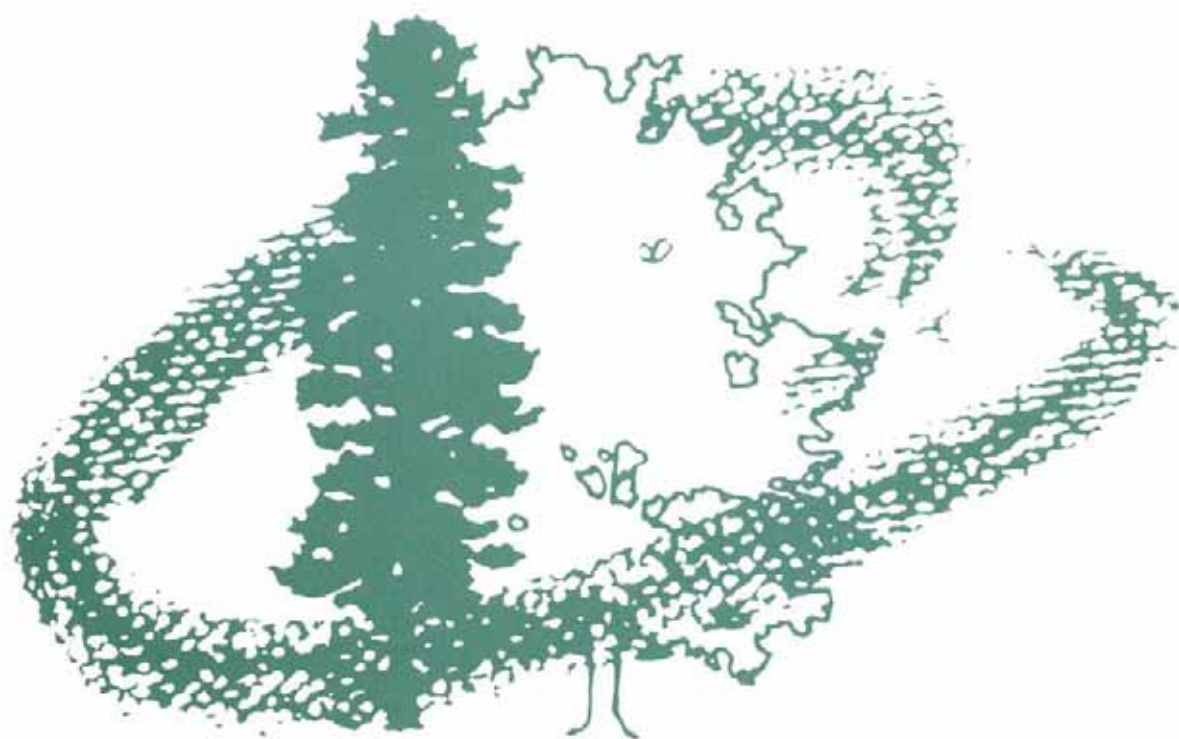


Autécologie de quelques espèces
de compétition d'importance pour
la régénération forestière au Québec.
Revue de littérature

par R. JOBIDON



Québec 

Robert JOBIDON est ingénieur forestier, diplômé de l'Université Laval depuis 1979. En 1981, ce même établissement lui décernait les titres de maître ès sciences (M.Sc.) et de *Philosophiae Doctor* (Ph.D.). Il a de plus étudié la sylviculture à l'Université de Zurich (ETH) et la phytochimie aux universités de Lyon et du Michigan. À l'emploi de la Direction de la recherche forestière (Forêt Québec) depuis 1987, ses principaux intérêts de recherche concernent la sylviculture des plantations résineuses, y compris l'étude des facteurs d'influence sur leur établissement, l'étude des relations de compétition en plantation et l'étude des effets des dégagements sur la croissance.



Depuis de nombreuses années, chacun des Mémoires et des autres rapports publiés par la Recherche forestière est révisé par un comité *ad hoc* d'au moins trois membres recrutés aussi bien à l'intérieur du Ministère que dans le milieu universitaire, la fonction publique du Canada ou les autres milieux de la recherche. Les responsables de la Recherche forestière remercient les scientifiques qui ont accepté bénévolement de revoir le texte présenté ici et de participer ainsi à la diffusion des résultats des recherches menées au Ministère des Ressources naturelles.

Les publications de la Recherche forestière sont produites et diffusées à même les budgets de recherche et de développement, comme autant d'étapes essentielles à la réalisation de chaque projet ou expérience. En conséquence, ces documents sont, par définition, à **tirage limité** et à **diffusion restreinte**.

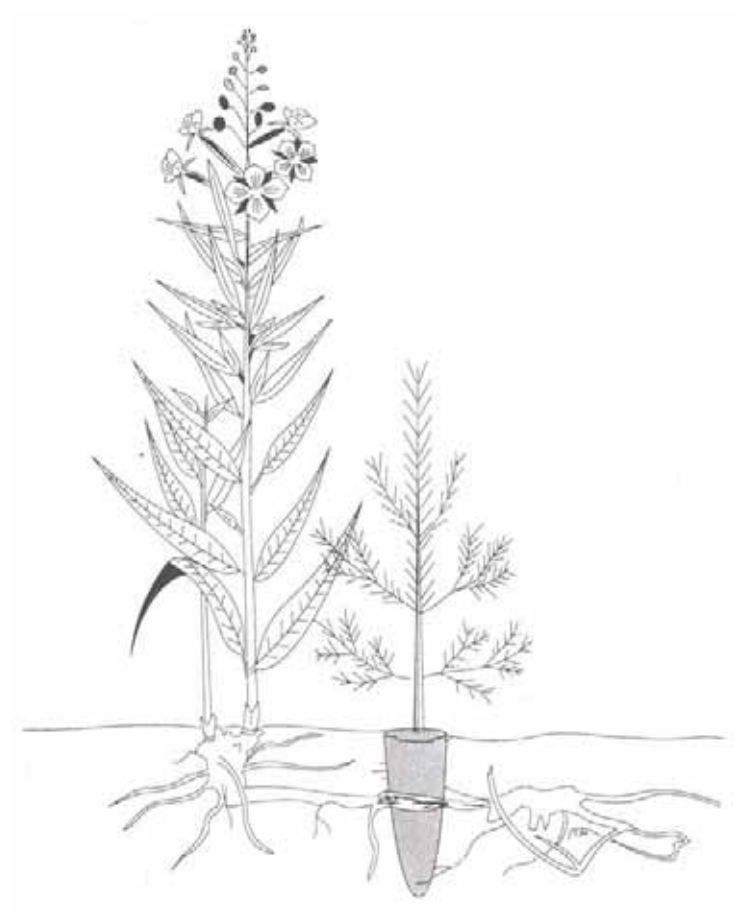
Adresser toute demande à :

Publications
Direction de la recherche forestière
Forêt Québec, MRN
2700, rue Einstein
SAINTE-FOY (QUÉBEC) G1P 3W8 Canada

Courriel : rech.for@mrn.gouv.qc.ca

**Autécologie de quelques espèces de compétition
d'importance pour la régénération forestière au Québec**

Revue de littérature



**Autécologie de quelques espèces de compétition
d'importance pour la régénération forestière au Québec**

Revue de littérature

par

Robert JOBIDON, ing.f., Ph.D.

Mémoire de recherche forestière n° 117

Gouvernement du Québec
Ministère des Ressources naturelles
Direction de la recherche forestière
1995

Deuxième tirage 2000

Ce texte est un rapport partiel du projet de recherche n° 0898-3460 intitulé :
Recherche et développement sur les modes de dégagement et d'entretien des plantations.

ISBN 2-550-24455-9
ISSN 1183-3912
Dépôt légal 1995
Bibliothèque nationale du Québec
Bibliothèque nationale du Canada
© Gouvernement du Québec 1995

Remerciements

Je remercie très sincèrement chacune des personnes suivantes : messieurs Claude Massicotte ing.f., Éric Gagné, ing.f., Jacques Carignan, techn.f., et Simon Désalliers, techn.f., qui ont collaboré avec enthousiasme et professionnalisme à la réalisation de cet ouvrage. Je suis tout aussi reconnaissant aux membres du comité de lecture, messieurs Louis Archambault, *Ph.D.*, Normand Dignard, M.Sc., Gilles Gagnon, M.Sc., Luc Sirois, *Ph.D.* et Gilles Vallée, Dr-Ing., dont les commentaires et suggestions ont grandement contribué à améliorer une version préliminaire de cet ouvrage. Je souligne la contribution très appréciée de monsieur Normand Dignard au chapitre de la description botanique des espèces. Je tiens de plus à remercier vivement madame Sylvie Tremblay, ing.f., M.Sc., et monsieur Denis Robert, ing.f., tous deux du Service des inventaires du MRN, pour avoir fourni les caractéristiques stationnelles de chaque espèce, contenues dans les fichiers des inventaires écologiques. Le soutien apporté par messieurs Stéphane Patry et Pascal Villeneuve à la compilation finale de ces données est tout aussi apprécié. Enfin, je remercie madame Lucie Jobin pour son aide précieuse à la recherche bibliographique, madame Mariette Fournier pour la dactylographie des textes et monsieur Fabien Caron, M.A., pour l'édition de cet ouvrage.

Table des matières

Remerciements	v
Liste des tableaux	ix
Liste des figures	xi
Introduction	1
Caractéristiques autécologiques de quelques espèces	6
Aulne rugueux	8
Bouleau à papier	16
Cerisier de Pennsylvanie	30
Épilobe à feuilles étroites	42
Érable à épis	54
Érable rouge	62
Fougère-aigle commune	78
Framboisier	90
Kalmia à feuilles étroites	102
Lédon du Groenland	112
Noisetier à long bec	120
Peuplier faux-tremble	130
Conclusion	149
Bibliographie	151

Liste des tableaux

Tableau 1	Caractéristiques stationnelles de l'aulne rugueux au Québec en regard de chaque région d'aménagement	10
Tableau 2	Caractéristiques stationnelles du bouleau à papier arbustif (< 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement	18
Tableau 3	Caractéristiques stationnelles du bouleau à papier arborescent (> 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement	20
Tableau 4	Caractéristiques stationnelles du cerisier de Pennsylvanie arbustif (< 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement	32
Tableau 5	Caractéristiques stationnelles du cerisier de Pennsylvanie arborescent (> 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement	34
Tableau 6	Caractéristiques stationnelles de l'épilobe à feuilles étroites au Québec en regard de chaque région d'aménagement	44
Tableau 7	Caractéristiques stationnelles de l'érable à épis au Québec en regard de chaque région d'aménagement	56

Tableau 8	Caractéristiques stationnelles de l'érable rouge arbustif (< 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement	66
Tableau 9	Caractéristiques stationnelles de l'érable rouge arborescent (> 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement	68
Tableau 10	Caractéristiques stationnelles de la fougère-aigle au Québec en regard de chaque région d'aménagement	80
Tableau 11	Caractéristiques stationnelles du framboisier au Québec en regard de chaque région d'aménagement	92
Tableau 12	Caractéristiques stationnelles du kalmia à feuilles étroites au Québec en regard de chaque région d'aménagement	104
Tableau 13	Caractéristiques stationnelles du lédon du Groenland au Québec en regard de chaque région d'aménagement	114
Tableau 14	Caractéristiques stationnelles du noisetier à long bec au Québec en regard de chaque région d'aménagement	122
Tableau 15	Caractéristiques stationnelles du peuplier faux-tremble arbustif (< 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement	132
Tableau 16	Caractéristiques stationnelles du peuplier faux-tremble arborescent (> 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement	134

Liste des figures

Figure 1	Délimitation et définition des grandes régions d'aménagement forestier au Québec	2
Figure 2	Abaque des classes texturales du sol	3
Cartes et graphiques de distribution		
	Aulne rugueux	8
	Bouleau à papier	16
	Cerisier de Pennsylvanie	30
	Épilobe à feuilles étroites	42
	Érable à épis	54
	Érable rouge	62
	Fougère-aigle commune	78
	Framboisier	90
	Kalmia à feuilles étroites	102
Figure 3	Effets potentiels d'un couvert de kalmia sur certains processus de l'écosystème	110
Cartes et graphiques de distribution		
	Lédon du Groenland	112
	Noisetier à long bec	120
	Peuplier faux-tremble	130
Figure 4	Représentation schématique de l'occupation partagée d'un même territoire par des espèces cultivées	150

Introduction

L'autécologie concerne l'étude de la réaction d'un individu ou d'une espèce à son environnement. Du point de vue de l'aménagiste forestier, cet environnement et, plus particulièrement, les conditions environnementales sont sujettes à des modifications, parfois soudaines, induites par divers facteurs anthropiques. Il devient donc nécessaire, voire essentiel, d'acquérir une connaissance approfondie du comportement d'une espèce en réaction à des activités sylvicoles. Cette connaissance est d'autant primordiale pour l'aménagiste forestier lorsqu'elle s'applique à des espèces de transition susceptibles d'exercer une compétition à l'endroit d'une espèce cultivée d'origine naturelle ou artificielle.

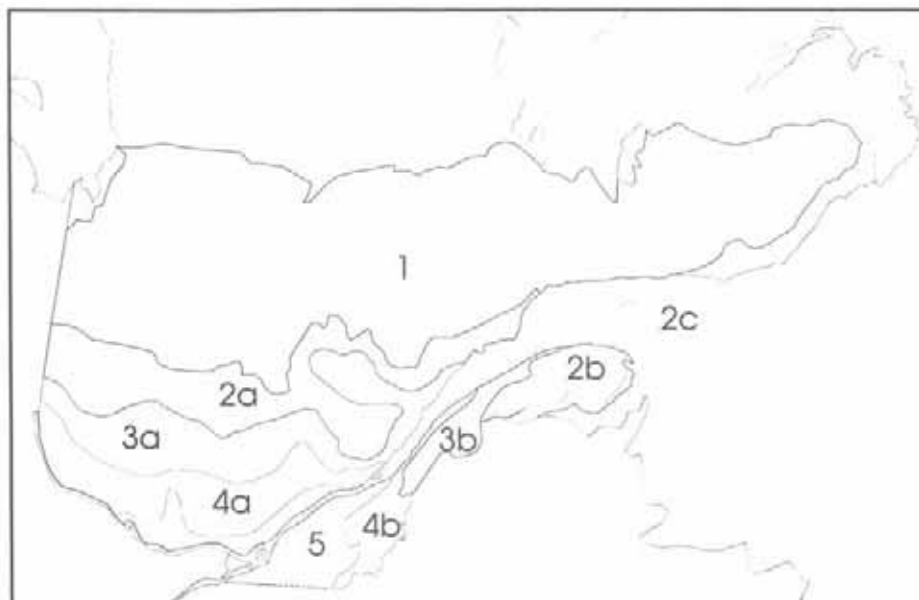
Le Québec est à l'heure d'un virage d'importance en ce qui a trait à sa ressource forestière, où la *Stratégie de Protection des forêts* identifie clairement plusieurs méthodes à suivre pour notamment recourir à des mesures préventives plutôt que curatives. Entre autres, il est recommandé d'accroître nos connaissances pour soutenir les objectifs. Cet ouvrage s'inscrit dans cet effort, où une connaissance approfondie du comportement d'une espèce dans un environnement en constante évolution deviendra une base de réflexion pour l'aménagiste et le soutiendra dans sa logique de décision lorsqu'il doit prescrire l'une ou l'autre intervention sylvicole. Par voie de corollaire, ce recueil permettra au lecteur d'apprécier le niveau de concordance existant entre une intervention sylvicole et l'autécologie de l'une ou l'autre espèce de transition traitée. Le lecteur se référera à l'ouvrage de Grandtner (1966) s'il veut parfaire ses connaissances des communautés végétales auxquelles les espèces traitées ici sont associées.

Au total, douze espèces de transition d'importance pour la régénération forestière sont couvertes par cet ouvrage. Celui-ci a été réalisé essentiellement par une revue de littérature la plus complète possible. La première source d'information provient d'une étude de la littérature scientifique publiée dans des revues avec comité de lecture, de comptes rendus de conférences et de congrès, de publications gouvernementales ou universitaires, et de la consultation de diverses thèses de maîtrise ou de doctorat. Dans un effort de synthèse, il n'a pas été possible, ni même envisageable, de présenter le détail de toutes les études consultées. C'est pourquoi, dans la plupart des cas, seuls les faits saillants ou les principales conclusions sont présentées. Le lecteur est à même de consulter la publication originale pour connaître certaines particularités des énoncés.

Chacune des espèces abordées peut compromettre l'établissement de la régénération forestière dans l'une ou l'autre des régions d'aménagement du Québec. La figure 1 présente et définit chacune de ces régions, établies à partir des cinq grands domaines bioclimatiques (Thibault 1985). Cette carte est reprise pour chaque espèce; on y indique le territoire où elle est le plus susceptible de gêner l'établissement de la régénération. La figure 2 présente une définition des classes texturales du sol. L'abaque est aussi repris pour chaque espèce où sont indiquées les fréquences probables de distribution de l'espèce.

* * *

LES GRANDES RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT FORESTIER



RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT FORESTIER

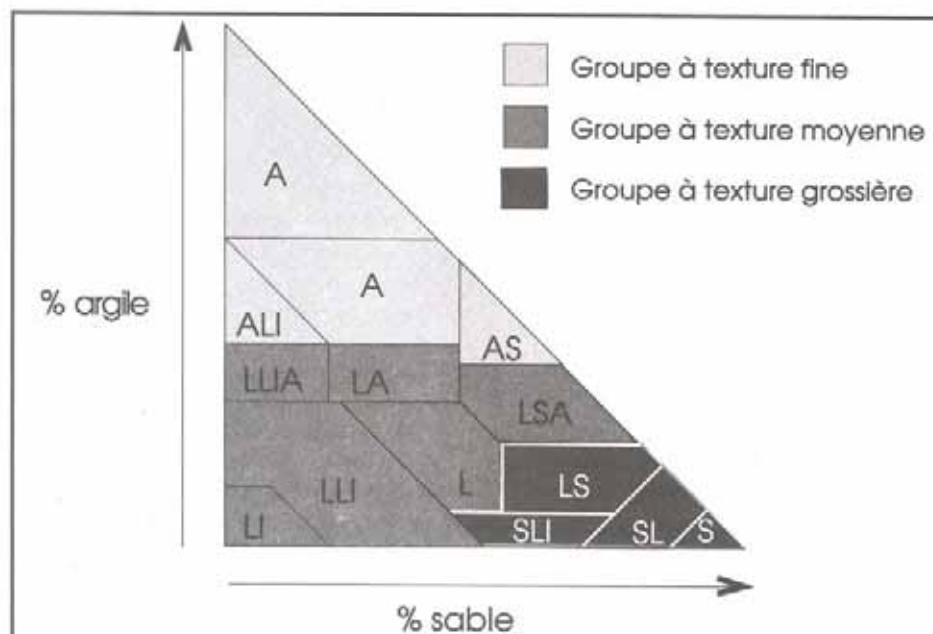
- 1 Abitibi-Nord, Mistassini, Manicouagan
- 2a Abitibi-Centre, Hautes-Laurentides, Côte-Nord
- 2b Gaspésie-Intérieure
- 2c Île-d'Anticosti
- 3a Abitibi-Sud, Basses-Laurentides, Saguenay-Lac-Saint-Jean
- 3b Bas-Saint-Laurent, Gaspésie-Côtière
- 4a Témiscamingue, Basses-Laurentides, Mauricie
- 4b Estrie, Beauce
- 5 Bas-Outaouais, Basses-Terres-du-Saint-Laurent

DOMAINES BIOCLIMATIQUES

Forêt coniférienne	1	Pessière à épinette noire
	2a,b	Sapinière à épinette noire Sapinière à bouleau blanc
	2c	Pessière à épinette blanche et sapin
Forêt mixte	3a,b	Bétulaie à bouleau jaune et sapin Sapinière à bouleau jaune
	4a,b	Érablière à érable à sucre et bouleau jaune
Forêt feuillue	5	Érablière à érable à sucre et tilleul ou caryer

Figure 1. Délimitation et définition des grandes régions d'aménagement forestier du Québec

CLASSES TEXTURALES DU SOL



La composition des groupes texturaux des familles. Pourcentage d'argile et de sable dans les principales classes texturales des sols; le pourcentage de limon se détermine par différence.

CLASSES TEXTURALES

Groupe à texture fine	Groupe à texture moyenne	Groupe à texture grossière
A : Argile	L : Loam	S : Sable
ALI : Argile limoneuse	LA : Loam argileux	SL : Sable loameux
AS : Argile sableuse	LI : Limon	SLI : Sable limoneux
	LLI : Loam limoneux	LS : Loam sableux
	LLIA : Loam limono-argileux	
	LSA : Loam sablo-argileux	

Figure 2. Abaque des classes texturales du sol.

Chaque espèce est traitée suivant une même structure, à savoir :

1. **CARACTÈRES DIAGNOSTIQUES.** Bref exposé des principaux caractères diagnostiques permettant d'identifier l'espèce. Pour une description plus exhaustive, le lecteur est invité à consulter une flore.
2. **L'HABITAT.** Cette section aborde la distribution, les caractéristiques des stations de même que les exigences en éléments nutritifs, en eau et en lumière de l'espèce. Pour chaque espèce et région d'aménagement, une compilation sommaire des principales caractéristiques stationnelles est présentée sous forme tabloïde. Cette compilation provient des données des inventaires écologiques du Québec.
3. **LES CARACTÉRISTIQUES PHYSIOLOGIQUES, MORPHOLOGIQUES OU PHÉNOLOGIQUES.** Cette section aborde les modes et exigences de la reproduction de même que les caractéristiques de croissance et de développement.
4. **LES CONSIDÉRATIONS D'AMÉNAGEMENT.** Cette section aborde les réactions de l'espèce à une coupe du peuplement, à un feu (naturel ou non), à une préparation du terrain, à un dégagement manuel (coupe de l'individu) et à un dégagement chimique. Il est très important de noter que cette dernière sous-section aborde la question comme toutes les autres, à savoir qu'une littérature scientifique tant canadienne qu'américaine a été consultée. Les substances chimiques doivent être utilisées strictement en fonction de leur étiquette. Il peut donc arriver que des résultats soient présentés à des doses ou des mélanges qui ne sont pas permis ici; le lecteur est prié d'en tenir compte.
5. **INTERFÉRENCE AVEC LES ESPÈCES CULTIVÉES.** Cette section aborde les effets de la compétition, ou d'autres effets que peut avoir l'espèce de transition sur une espèce cultivée.

Le processus de la succession végétale suppose une suite de changements de la communauté à travers le temps et l'espace; ces changements peuvent survenir aussi bien sur une courte que sur une longue période. Par exemple, à la suite d'une coupe de peuplements résineux ou mixtes, on observe généralement la séquence suivante de succession : 1) espèces herbacées; 2) broussailles et rejets ou drageons de feuillus de lumière; 3) jeunes arbres; 4) forêt mature; 5) peuplement âgé ayant en sous-étage diverses espèces tolérantes à

l'ombre. Chacune de ces étapes progresse subtilement l'une vers l'autre en fonction des conditions environnementales locales. Généralement, les premières étapes de la succession se réalisent relativement rapidement, puis la succession ralentit au fur et à mesure que les espèces pionnières adaptées à des environnements perturbés sont remplacées par des espèces climaciques. Il survient fréquemment que la succession persiste à l'étape des broussailles et rejets ou drageons de feuillus de lumière, résultat d'échecs répétés de l'établissement d'espèces appartenant aux étapes suivantes de la succession. Ces échecs sont, plus souvent qu'autrement, le fruit de la compétition.

Lorsque deux espèces sont introduites simultanément dans un même environnement, le taux de croissance d'une espèce est influencé par le taux d'utilisation des mêmes ressources environnementales par l'autre espèce. L'interaction qui survient entre les deux est la compétition. La compétition entre deux espèces ou populations d'espèces n'a que deux résultats possibles, soit qu'une seule espèce ou population survive, soit encore que les deux espèces ou populations coexistent. Dans une forêt à maturité, pratiquement toutes les niches écologiques sont occupées, de sorte que chaque individu minimise les effets de la compétition. À la suite d'une perturbation (coupe, chablis, épidémie), des espaces inoccupés sont créés et plusieurs espèces cherchent à occuper l'une ou l'autre niche. Les individus qui ne peuvent s'accaparer un niveau suffisant de ressources environnementales de leurs voisins sont éliminés et ces ressources sont partagées par les survivants. La compétition interspécifique est une forme d'interaction négative entre individus de différentes espèces. Si le partage ou l'accès à des ressources environnementales entre les espèces ne peut se réaliser, la coexistence des espèces formant une communauté n'est alors pas possible. Du point de vue de l'aménagement forestier, il importe que la productivité de la station soit principalement assurée par l'espèce cultivée et que les ressources environnementales lui soient donc disponibles. Dans plusieurs situations, sinon dans la majorité des cas, la séparation des niches écologiques entre l'espèce cultivée et les espèces de transition est suffisamment indistincte pour que l'espèce cultivée n'atteigne pas une productivité optimale pour la station. Toutefois, le niveau de spécialisation des espèces cultivées et des espèces de transition, à l'échelle du temps ou de l'espace, autorise un niveau de coexistence possible mais qui doit souvent être géré pour que l'espèce cultivée assure la productivité de la station selon l'optimum de ses capacités.

À une étape ou l'autre du développement d'une plante, la capacité de l'environnement à fournir des ressources peut devenir restreinte. Cette restriction peut en outre s'aggraver par la proximité d'espèces voisines de l'espèce cultivée. Le résultat d'une compétition est déterminé par les réactions physiologiques des individus en place aux ressources environnementales et par les conditions qui définissent le micro-environnement. Il importe donc de reconnaître quelle ressource environnementale devient un facteur limitant et d'identifier la nature de la réaction de la plante à ce facteur limitant. Les ressources environnementales pour lesquelles les plantes exercent, le cas échéant, une compétition sont la lumière, l'eau et les éléments nutritifs.

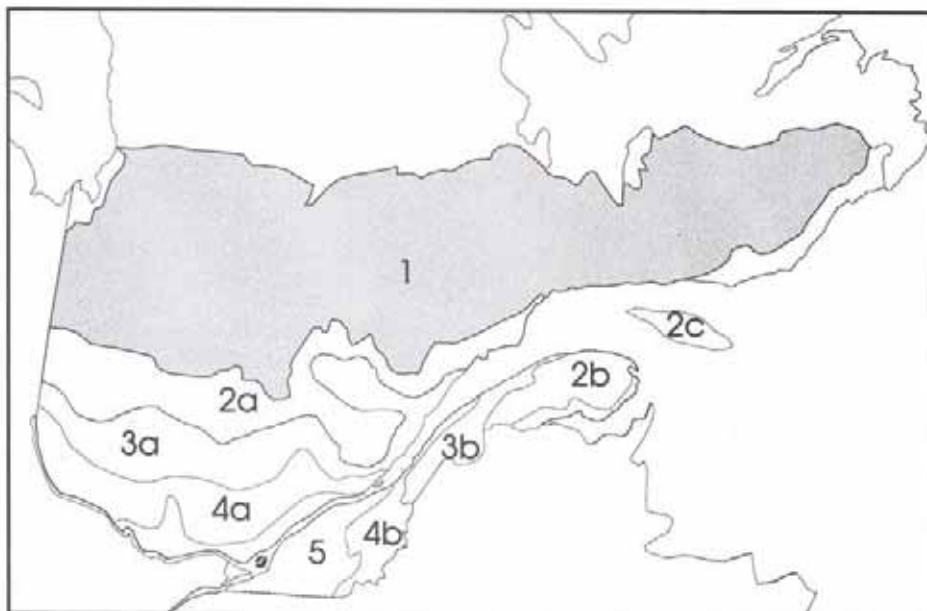
6. RÔLE DANS L'ÉCOSYSTÈME. Cette section traite d'abord des effets que peut avoir l'espèce sur son milieu (environnement immédiat), que ce soit en termes de stabilisation d'un sol en pente forte ou de mise en circulation d'éléments nutritifs. Chacune de ces espèces peut, dans une certaine mesure, contribuer à l'habitat ou à l'alimentation de la faune. Une attention particulière a été apportée pour exposer le rôle joué par ces espèces envers la faune, principalement le gibier, et leur contribution respective à l'alimentation de ces animaux. Par ailleurs, certaines espèces qui exercent parfois une compétition, sont cultivées sur d'autres stations. Il convient alors d'intégrer l'autécologie de ces espèces à l'une comme à l'autre situation.

Le travail des forestiers de terrain est considérable. Leur vaste expérience demeure indispensable et ne doit pas être passée sous silence dans cet ouvrage, car ce sont nos efforts conjugués qui s'avèrent profitables aux interventions sylvicoles et qui permettront d'atteindre les objectifs cités.

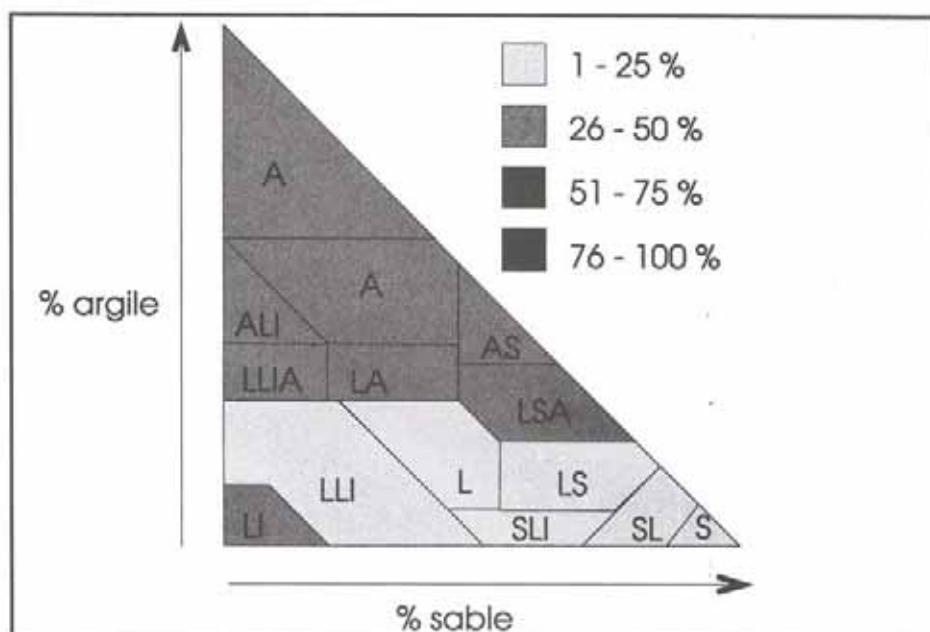
Caractéristiques autécologiques de quelques espèces

AULNE RUGUEUX

Alnus rugosa (Du Roi) Spreng.
(= *Alnus incana* spp. *rugosa* Clausen)



Région d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

AULNE RUGUEUX

[BÉTULACÉES]

Alnus incana (L.) Moench ssp. *rugosa* (Du Roi) Clausen

Caractères diagnostiques

TAILLE : 3-5 (-12) m de hauteur, 8-12 (-15) cm de diamètre; tiges généralement en bouquet et courbées à la base.

ÉCORCE : mate, brun grisâtre, à lenticelles blanchâtres.

RAMEAUX : grêles, brun grisâtre, mats, légèrement pubescents, en zigzag; bourgeons stipités, duveteux.

FEUILLES : alternes, simples, ovées, aiguës, arrondies ou subcordées à la base, doublement dentées, 5-10 cm de longueur; face inférieure glauque, glabre à velue.

FLEURS : petites, réunies en chatons, ceux-ci formés l'automne précédent; chatons staminés, dressés puis pendants, allongés, chatons pistillés 3-10, env. 2 cm de longueur, sessiles ou brièvement stipités portés sur le même rameau que les chatons mâles; floraison en avril-mai, précédant l'apparition des feuilles.

FRUITS : samares, essentiellement dépourvues d'ailes ou à ailes beaucoup plus étroites que la nucule, portées à l'aisselle de bractées lignifiées et persistantes du cône ovoïde, noirâtres; à maturité en août-septembre.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce boréale circumpolaire; sous-espèce boréale nord-américaine. Depuis la Saskatchewan jusqu'au Labrador et à Terre-Neuve et vers le sud, jusqu'en Virginie occidentale et en Indiana. Au Québec, l'aire de l'aulne rugueux s'étend jusqu'au 54^e degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans la région d'aménagement forestier 1.

STATION. L'aulne rugueux est une espèce boréale (moins cependant que l'aulne crispé), qui se retrouve sur des stations d'altitude dans la partie sud de son aire de distribution (Healy et Gill 1974). En forêt, on ne le trouve que dans les clairières ou dans les peuplements clairsemés (Hosie 1980). Il devient envahissant sur les stations très humides, le long des cours d'eau, des tourbières et des marécages. Généralement, il se retrouve sur des stations dont le sol est saturé en eau au printemps, même si ces stations deviennent plus

sèches en été (Healy et Gill 1974); un bon drainage facilite son développement (Parker et Schneider 1974). L'aulne rugueux se développe bien sur plusieurs types de sols de texture fine et moyenne (A, Ali, AS, LA, LLiA, LSA) (Healy et Gill 1974). Sur des stations pauvres du nord de l'Ontario dominées par l'aulne rugueux, Munson et Timmer (1989a) ont mesuré un pH de 3,9 et un rapport du carbone sur l'azote supérieur à 40, ce qui conduit à une faible disponibilité en azote. D'ailleurs, la minéralisation de N est très faible sur ces stations (Munson et Timmer 1991).

Une fois en place sur une station, l'aulne rugueux peut y demeurer plusieurs décennies, provoquant ainsi un sérieux ralentissement de la succession (Egler 1954). À Terre-Neuve, Damman (1964, 1971) souligne qu'à la suite de feux survenus entre 1910 et 1920, aucun signe de développement forestier n'était apparent après 50 ans. Toujours à Terre-Neuve, Richardson et Hall (1973) soulignent que l'aulne rugueux est susceptible d'envahir des stations productives après un feu et y demeurer de très nombreuses années, aux dépens d'une régénération forestière. Avant la création de la réserve faunique du lac Saint-François, au Québec, le feu était utilisé par des Amérindiens pour faciliter leur déplacement; une fois la réserve créée, le feu n'a plus été une pratique admise et l'aulne rugueux y a progressé aux dépens d'autres espèces, entraînant un certain déclin de la diversité floristique de l'habitat (Jean et Bouchard 1991).

Une étude de la végétation associée à des pessières noires boréales issues de feux suivant une chronoséquence de 26 à 120 ans, montre que l'aulne rugueux est associé aux peuplements les plus âgés (plus de 75 ans) qui ont subi des auto-éclaircies et où l'évapotranspiration de la couverture est en diminution alors que l'humidité du sol et l'épaisseur de la couche organique sont en progression (Taylor *et al.* 1987).

Le tableau 1 fournit les pourcentages moyens de fréquence et de couverture de l'aulne rugueux en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour la région d'aménagement 1, où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, il se retrouve principalement sur des stations d'origine de feu et fréquemment sur des stations d'origine naturelle. Il est principalement associé à des dépôts lacustres, sur des stations où un

Tableau 1. Caractéristiques stationnelles de l'auline rugueux au Québec en regard de chaque région d'aménagement
(F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%)) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE																												
BR		40	20	96	39	20	108	14	10	156	0	0	0	36	10	106	12	10	115	22	10	108	5	20	135	9	10	127
CHT		4	30	64	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CT		18	30	74	32	20	94	38	20	106	0	0	0	22	10	101	31	20	114	22	20	116	26	20	91	28	10	117
ES		3	20	83	6	20	90	1	20	50	5		4	20	110	5	20	122	1	10	72	1	5	0	0	0	0	0
FR		0	0	0	5	20	87	2	10	85	0	0	3	20	78	2	20	132	4	10	175	11	10	76	23	10	97	
NA		35	20	91	18	20	99	44	20	85	50	5	34	20	95	48	20	111	51	10	102	56	10	117	39	10	149	
P		0	0	0	0	0	0	1	5			0	0	0	0	2	10	108	0	0	0	1	5	1	20			
DÉPÔT																												
Dépôts glaciaires		24	10	95	33	10	113	61	10	107	0	0	0	47	10	106	37	10	121	34	10	116	72	10	102	18	10	135
D. fluvio-glaciaires		2	10	89	3	20	83	0	0	0	0	0	8	10	86	4	30	83	9	20	98	1	70	1	10			
D. fluviales		0	0	0	1	10	104	6	10	90	0	0	1	10	79	6	20	94	3	20	78	6	30	42	2	10	78	
D. lacustres		56	30	77	42	20	88	0	0	0	0	0	8	20	90	1	10	43	14	20	81	2	20	28	1	5		
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	20	91	6	10	131	3	10	137	1	20	52	10	102		
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	50	0	0	0	0	0	0	1	5	94	
D. organiques		17	20	93	16	30	78	22	30	80	0	0	14	20	87	26	20	106	25	20	84	13	20	85	24	10	108	
D. pentes & altérations		0	0	0	0	0	0	11	20	96	100	5	0	0	0	3	10	91	1	5	47	1	20	0	0	0	0	
D. éoliens		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	20	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Substratum rocheux		0	0	0	4	10	91	0	0	0	0	0	6	10	94	15	20	105	8	10	114	4	10	87	1	5		
D. très minces (<25 cm)		1	10	99	1	10	70	0	0	0	0	0	3	10	93	1	5	3	5	93	0	0	0	0	0	0	0	
TYPE D'HUMUS																												
Mull		0	0	0	2	20	51	2	5	94	0	0	1.5	10	93	5	10	90	7	20	119	9	20	67	12	10	126	
Moder		4	40	58	12	20	87	4	5	43	0	0	17	10	108	13	10	121	21	10	126	11.5	10	106	24	10	119	
Mor		54	20	88	51	10	114	52	10	114	0	0	54	10	103	37	10	135	34	10	108	50	10	119	20	10	128	
Tourbe		25	20	90	19	20	89	18	20	78	100	5	12	20	88	17	20	98	10	20	78	11.5	10	78	16	10	107	
Anmoor		0	0	0	0	0	0	3	20	25	0	0	1.5	20	66	1	30	90	1	20	149	5	40	44	2	10	59	
Sol organique		17	20	95	16	30	79	20	30	67	0	0	14	20	89	26	20	105	26	20	88	13	20	110	24	20	118	
Aucun		0	0	0	0	0	0	1	5			0	0	0	0	1	20	124	1	5	64	0	0	0	2	10	114	

Tableau 1. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																															
		1				2a				2b				2c				3a				3b				4a				4b			
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV					
TEXTURE DE L'HORIZON B																																	
Fine		49	30	76	31	20	127	19	20	94	100	5	5	10	95	12	10	113	6	20	86	11	20	98	7	10	85						
Moyenne		27	20	86	29	10	104	78	10	123	0	0	0	40	10	109	51	10	124	38	10	112	69	10	106	33	10	129					
Grossière		24	10	95	40	10	118	3	20		0	0	0	55	10	96	37	10	115	56	10	109	20	10	93	60	10	108					
DRAINAGE																																	
0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
1		0	0	0	1	10	92	0	0	0	0	0	3	10	92	0	0	2	10	126	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
2		4	10	101	10	10	117	3	5	63	0	0	16	10	113	5	5	150	11	10	160	1	5	5	5	5	130						
3		20	20	75	21	10	114	36	10	121	0	0	30	10	102	19	10	135	28	10	132	19	10	99	14	10	133						
4		37	20	82	34	20	94	32	20	102	100	5	26	10	96	30	10	108	20	20	96	35	10	118	37	10	98						
5		21	20	84	17	30	85	7	30	66	0	0	10	20	87	19	20	100	12	20	90	33	20	89	23	10	112						
6		18	20	91	17	30	76	22	30	66	0	0	14	20	88	26	20	100	26	20	84	12	20	106	21	10	115						
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	132	1	20	1	10	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		1	432		1	129		111		2		921		431		534		94		274													
Nombre total de points d'observation pour la région		3	550		3	276		1	377		510		3	551		2	463		3	546		605		2	200								
Fréquence (%)		40			34			8		0		26		17		15		16		12													

Légende:**Perturbations d'origine:**

Feu
Chablis total
Coupe totale
Épidémie grave
Friche
Naturelle
Plantation

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
Classe 1 (drainage rapide)
Classe 2 (drainage bon)
Classe 3 (drainage modéré)
Classe 4 (drainage imparfait)
Classe 5 (mauvais drainage)
Classe 6 (drainage très mauvais)
Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

humus de type mor se développe, à une texture fine de l'horizon B et à un drainage variant de modéré à mauvais. Pour les autres régions d'aménagement où cette espèce est moins susceptible de compromettre l'établissement de la régénération forestière, le lecteur est référé à l'étude du tableau 1.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. La tolérance de l'aulne rugueux à l'alcalinité ou à l'acidité du sol est peu définie dans la littérature. Toutefois, elle peut se comparer à celle de *Alnus glutinosa* ou de *Alnus incana*. Ceux-ci se développent bien sur des sols dont le pH varie de 3,4 à 7,7 (Healy et Gill 1974). L'aulne rugueux étant une espèce fixatrice d'azote atmosphérique par son association symbiotique (actinorhyze) avec *Frankia* (actinomycète), il peut se retrouver sur des stations dégradées, pauvres en azote.

Dans le nord de l'Ontario, Brumelis et Carleton (1988) ont associé les couverts denses d'aulne rugueux à des stations relativement riches où le rapport du carbone sur l'azote est inférieur à 25, quoique de jeunes peuplements (moins de dix ans) se retrouvent aussi sur des stations dont le rapport du carbone sur l'azote varie de 25 à 40. Dans le nord-ouest du Minnesota, Watt et Heinselman (1965) n'ont retrouvé l'aulne rugueux que sur des stations riches et soulignent que les hauts taux d'azote rencontrés sur ces sites peuvent s'expliquer par la présence de l'aulne. À titre indicatif, les contenus foliaires en azote, phosphore et potassium de l'aulne rugueux sont respectivement de 2,53, 0,101 et 0,46 %.

EXIGENCES EN EAU. Il se retrouve le plus souvent sur un sol caractérisé par un mauvais drainage (Healy et Gill 1974), quoiqu'il prenne avantage lorsque le drainage s'améliore (Parker et Schneider 1974). Il s'accommode bien d'une nappe phréatique élevée en début de saison (Healy et Gill 1974). Knighton (1981) a étudié, sous des conditions contrôlées, la tolérance de l'aulne rugueux à des conditions de sol inondé durant deux ans, où l'eau est maintenue au niveau du collet racinaire (0,0 cm), à 7,5 cm et à 15,0 cm. Après cette période, la mortalité de l'aulne a atteint respectivement 16, 33 et 33 %, comparativement au témoin. Bunce *et al.* (1977) ont démontré que lors d'un assèchement du sol, les espèces (*Quercus borealis*, *Pinus rigida*, et *P. strobus*) les mieux adaptées à une période de sécheresse réduisent moins leur transpiration que les espèces (dont l'aulne rugueux) les moins bien adaptées. Le maintien d'une transpiration élevée chez le premier groupe d'espèces stimule les pertes d'eau du sol au détriment du second groupe, ce qui, en d'autres termes, signifie que l'aulne rugueux est très susceptible à la compétition pour l'eau.

Exigences en lumière. L'aulne rugueux croît plus vigoureusement en plein soleil qu'à l'ombre. Il est considéré comme une espèce semi-tolérante à l'ombre (Healy et Gill 1974). Les rejets sont plus tolérants à l'ombre que les semis.

Pour le Minnesota, Bakuzis et Hansen (1959) ont classé les exigences relatives de l'aulne rugueux suivant une échelle de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée). Les valeurs obtenues pour l'eau, les éléments nutritifs, la chaleur et la lumière sont respectivement de 4,6, 1,6, 1,0 et 3,6.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. L'aulne rugueux fleurit tôt au printemps, le pollen étant déjà mature à la fin de l'automne précédent, mais la floraison ne semble pas être conditionnée par le régime thermique du printemps (Bassett *et al.* 1961). Cet aulne commence à produire des semences à l'âge de sept ans (Brown et Hansen 1954). Les fleurs sont pollinisées par le vent (Heinrich 1976). La dispersion des semences a lieu à compter de septembre (Healy et Gill 1974). Bien que la dissémination puisse atteindre 11 à 13 fois la hauteur des tiges, Brown et Hansen (1954) en ont récolté plus de 90 % à une distance variant de deux à trois fois la hauteur de la tige. Les bonnes années semencières surviennent pratiquement chaque année (Healy et Gill 1974) et les semences sont disséminées par le vent et l'eau (Brown et Hansen 1954).

La reproduction de l'aulne par les semences se réalise sur des stations où le sol a été récemment exposé; autrement il se maintient et se perpétue par reproduction végétative, ayant la possibilité de former des rejets de souche, de drageonner et de se reproduire par marcottage (Brown et Hansen 1954, Healy et Gill 1974). La formation de rejets constitue le mode de reproduction végétative le plus important, alors que le drageonnement est le moins important (Brown et Hansen 1954). Des tiges souterraines émergent parfois de la couronne racinaire et peuvent s'étendre dans l'humus jusqu'à une distance de 1,5 m, mais généralement ne dépassent pas 0,6 m. Ces tiges souterraines produisent des racines et des tiges aériennes qui contribuent à l'expansion du clone (Brown et Hansen 1954). Bien que ce genre d'étude soit rare, Huenneke (1985) a démontré que la distribution spatiale des individus à l'intérieur des fourrés d'aulne n'est pas influencée par la croissance du clone, de sorte que de proches voisins peuvent être génétiquement différents et qu'une population d'aulne présente une certaine diversité génétique.

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. Bien que l'aulne rugueux puisse atteindre une hauteur de 7,6 m et un DHP de 12,4 cm (Brown et Hansen 1954), il atteint généralement une hauteur de 1,5 à 2,4 m (Vincent 1964). Le taux de croissance annuelle en hauteur décline vers l'âge de neuf ou dix ans (Vincent 1964), et les tiges commencent à mourir vers l'âge de 20 ans; peu de tiges atteignent 30 ans (Healy et Gill 1974), quoique Brown et Hansen (1954) en aient trouvé une âgée de 45 ans. Même si une tige meurt, ses racines demeurent vivantes et fonctionnelles du fait de leur rattachement à d'autres tiges. Ainsi, un clone d'aulne peut se perpétuer sur une période d'au moins 45 à 65 ans (Brown et Hansen 1954), ce qui explique le sérieux ralentissement de la succession que peut provoquer cette espèce.

L'aulne rugueux est reconnu pour former un couvert très dense. Parmi huit places d'études, Vincent (1964) a dénombré de 15 600 à 30 300 tiges à l'acre (1 acre = 4 047 m²), avec une moyenne de 26 500 tiges à l'acre. Pour sa part, Brumelis et Carleton (1988) en ont dénombré de 570 à 600 par parcelle de 0,01 ha (10 x 10 m) ayant un faible rapport du carbone sur l'azote, ce qui est comparable aux résultats de Vincent (1964). Les densités les plus fortes sont surtout associées à de jeunes peuplements de 15 ans et moins (Brumelis et Carleton 1988).

Suivant un gradient de diamètres des tiges allant jusqu'à 15 cm (mesuré à la souche), la répartition de la biomasse anhydre des parties aériennes s'établit ainsi, en moyenne d'environ 117 individus : feuilles : 25,3 g; ramilles de l'année courante : 4,9 g; écorce : 40,0 g; tige: 189,3 g. Ces valeurs sont souvent utiles pour ensuite procéder à des estimations de biomasse d'une ou d'un groupe d'espèces données, à partir de mesures de diamètre utilisées dans des équations (Buech et Rugg 1989).

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. La coupe d'un peuplement peut avantager la venue de l'aulne rugueux, résultat d'une augmentation de la lumière disponible et de la remontée de la nappe phréatique. La coupe de peuplements d'épinette noire et de sapin baumier sur des stations humides est souvent bénéfique à l'aulne rugueux (Vincent 1964, 1965a, Healy et Gill 1974). Un inventaire de 122 peuplements issus de coupes réalisées depuis 0 à 56 ans a été effectué par Brumelis et Carleton (1988) dans le nord-est de l'Ontario. Ces inventaires montrent que l'aulne rugueux est très souvent présent après la coupe, à diverses densités, principalement sur des stations riches caractérisées par un faible rapport du carbone sur l'azote. Le plus

souvent, l'aulne est présent avant la coupe et envahit la station par reproduction végétative (Johnston 1968). En Abitibi, Harvey et Bergeron (1989) notent qu'après une coupe, l'aulne rugueux est le plus abondant (densité = 6 667 tiges/ha) sur les stations mal drainées où il y a accumulation importante de matière organique (profondeur de l'humus d'environ 58 cm), suivies des stations (densité = 3 306 tiges/ha) mal drainées d'argile et de sable fin où la profondeur de l'humus est en moyenne de neuf centimètres.

Une étude comparative de la végétation ligneuse de 131 peuplements issus de coupes à blanc de pessières à épinette noire et de 250 peuplements régénérés à la suite de feux naturels a été réalisée en Ontario par Carleton et MacLellan (1994). Il appert de façon évidente que le type et l'intensité des perturbations en forêt boréale déterminent des patrons de rétablissement différents. Ainsi, l'aulne rugueux est plus fréquent et abondant dans les peuplements issus de coupe dominés par le tremble que dans ceux issus de feux.

FEU. À la suite de feux survenus dans des peuplements de sapin baumier et d'épinette noire sur des stations riches et humides de Terre-Neuve, Richardson (1982) note que l'aulne rugueux envahit le terrain rapidement et forme en quelques années un peuplement très dense (en moyenne, sur les stations étudiées, 46 300 tiges à l'hectare, 14 ans après un feu), empêchant l'établissement d'une régénération forestière.

Un brûlage dirigé réalisé dans des conditions expérimentales dans l'état de New York est parvenu à 55 % de mortalité de l'aulne rugueux en peuplement pur, mesurant en moyenne 2,4 m de hauteur (Burgason 1976). Considérant la reprise vigoureuse par des rejets de souches et la piètre qualité de maîtrise ici obtenue, l'auteur en conclut que le feu n'est pas une méthode efficace de maîtrise de cette espèce.

PRÉPARATION DU TERRAIN. Une préparation du terrain qui ne fait que renverser les tiges risque de stimuler la formation de rejets et le marcottage. Pour éviter ce problème, il est préférable que la tige soit séparée de son système racinaire, le drageonnement n'étant que marginal pour cette espèce (Huenneke 1985). Dix ans après la coupe de peuplements d'épinette noire au Minnesota, Johnston (1972) souligne qu'une préparation du terrain par scalpage à une profondeur de plus de 10 à 15 cm est nécessaire pour séparer les tiges des systèmes racinaires de l'aulne rugueux et ainsi réduire sa croissance végétative, sans quoi les risques d'un échec d'établissement d'une régénération forestière deviennent très sérieux. Les travaux tant de

coupe que de préparation du terrain réalisés sur des stations propices à la venue de l'aulne (présence de celui-ci dans le peuplement avant la coupe) et qui contribuent au maintien d'un faible rapport du carbone sur l'azote, sont susceptibles de favoriser le développement rapide de l'aulne rugueux et d'autres espèces de transition, aux dépens d'une régénération forestière (Brumelis et Carleton 1988). Une préparation du terrain qui expose le sol minéral crée des conditions favorables à la germination.

Une étude comparative de divers modes de préparation du terrain, réalisée dans le canton d'Hébertcourt en Abitibi, indique que l'aulne rugueux est moins abondant à la suite d'un scarifiage à dents sous-soleuses réalisé sur des argiles mal drainées, comparativement au témoin; pour les autres types écologiques étudiés, la densité est comparable entre les parcelles préparées et le témoin (Durand *et al.* 1988).

DÉGAGEMENT MANUEL. Après un dégagement manuel, on observe souvent une reprise par des rejets de souche. À Terre-Neuve, Richardson (1979) a utilisé la débroussailluse pour dégager une régénération d'épinette noire et de pin gris d'une compétition dense d'aulne rugueux. Avant la coupe, il a dénombré 42 749 tiges d'aulne à l'hectare, et 23 550 et 37 544 tiges à l'hectare, un et deux ans respectivement après la coupe. Deux ans après la coupe, la grande majorité des tiges dénombrées, soit 37 211, étaient de nouvelles tiges issues de rejets. La coupe à la débroussailluse a aussi causé la mort de plusieurs tiges résineuses (coupes accidentelles).

Les travaux de Stoeckeler et Heinselman (1950) indiquent que la coupe de l'aulne rugueux au printemps ou en hiver conduit aux plus fortes reprises des rejets de souche, alors qu'une coupe réalisée en juillet et en août restreint la croissance en hauteur des rejets.

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. L'aulne rugueux est facilement maîtrisé par le 2,4-D (Egler 1947, 1952, Richardson 1979, Johnston 1977, 1986, Jensen et North 1987), quoiqu'une reprise par rejets de souches n'est pas exclue (Richardson 1979). L'aulne rugueux qui envahit des bleuétières (*Vaccinium* sp.) peut être maîtrisé par le 2,4-D appliqué à la fin de septembre ou au début d'octobre (Jensen et North 1987).
- Hexazinone. L'aulne est tolérant au *Velpar-L* (Corcoran 1989, Jensen et North 1987). Il faut plus de 14 l/ha pour le maîtriser sur des stations

de texture moyenne (Corcoran 1989). Après un traitement à l'hexazinone, Sutton (1993) a relevé sa présence après dix ans.

- Glyphosate. Le glyphosate appliqué à une dose de 2,1 kg/ha à la mi-août conduit à une maîtrise efficace de l'aulne rugueux (Prasad 1983).
- Triclopyr. L'aulne rugueux peut être maîtrisé par l'application du triclopyr. Toutefois, celui-ci ne permet pas de supprimer la germination de ses semences (Prasad 1983).

Interférence avec les espèces cultivées

Le couvert de l'aulnaie forme un écran relativement dense qui restreint le développement de la régénération résineuse sur une longue période et qui peut même l'empêcher complètement de s'établir. Vincent (1965a) a mesuré la quantité de lumière parvenant au bourgeon terminal de conifères en régénération sous un couvert d'aulne rugueux en Ontario, et a trouvé des valeurs souvent inférieures à 40 % de pleine lumière. Il conclut de son étude que la quantité de lumière disponible était le principal facteur explicatif de la croissance en hauteur des tiges de conifères. Johnston (1972) souligne qu'une couverture d'aulne doit être maintenue à une faible densité pour permettre à une régénération résineuse de s'établir. Il importe de souligner que l'aulne étant une espèce fixatrice d'azote, sa présence en faible densité peut être avantageuse pour une station pauvre et les espèces cultivées qui s'y trouvent. Toutefois, dans le nord de l'Ontario, Munson et Timmer (1989a,b, 1991) soulignent que la très faible disponibilité en azote sur des stations pauvres dominées par l'aulne rugueux conduit à une diminution importante de la croissance de l'épinette noire, résultat de déficiences en azote.

Rôle dans l'écosystème

Par ses racines, l'aulne fixe l'azote atmosphérique, ce qui favorise souvent la croissance des résineux sur certaines stations appauvries (Brown et Hansen 1954). Dans une étude portant sur des peuplements naturels d'aulne rugueux au Québec, Fortin *et al.* (1983) rapportent une production annuelle de 1 600 kg/ha de litière de feuilles, ce qui correspond à 43 kg/ha d'azote mis en circuit chaque année dont une portion provient de la fixation de l'azote atmosphérique. Il est estimé que l'aulne rugueux peut fixer chaque année de 79 à 150 kg d'azote atmosphérique à l'hectare (Chatarpaul et Calisle 1983). Toutefois, des mesures effectuées sur le terrain ont montré que l'aulne rugueux, en peuplement pur, fixe annuellement

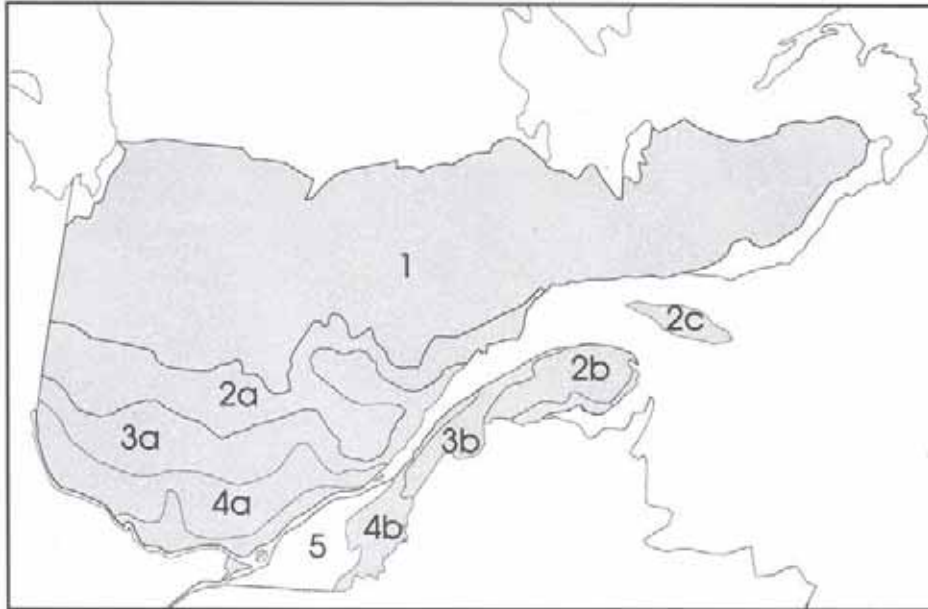
4,69 kg d'azote atmosphérique à l'hectare, contre seulement 0,84 lorsqu'il se retrouve en peuplement mélangé avec du peuplier faux-tremble, en raison d'interférences allélopathiques (Younger et Kapustka 1983). La litière d'aulne se décompose rapidement à la surface du sol, favorisant la mise en circuit d'éléments nutritifs (Daly 1966).

L'aulne rugueux fait partie du régime alimentaire de l'orignal, du chevreuil, du rat musqué, du castor et du campagnol (Healy et Gill 1974). Toutefois, il n'est que peu fréquemment brouté par le chevreuil (Newton *et al.* 1989) et par le caribou (Bergerud 1972) et est généralement évité par le castor, selon Johnston et Naiman (1990). Toutefois, Doucet et Ball (1994) et Fryxell *et al.* (1994) ont montré que cette espèce est broutée et utilisée par le castor; sa digestibilité est même relativement élevée. En Ontario, dans le parc provincial Algonquin, Doucet *et al.* (1994) ont, en outre, trouvé que l'aulne rugueux ainsi que des conifères sont préférentiellement utilisés par le castor pour la construction de barrages, comparativement à d'autres espèces feuillues qui sont davantage mises en réserve pour l'alimentation hivernale. Dans le sud-ouest du Québec (près de Rigaud), Brown et Doucet (1991) ont trouvé que cette espèce est modérément mais régulièrement broutée au cours de l'hiver par le

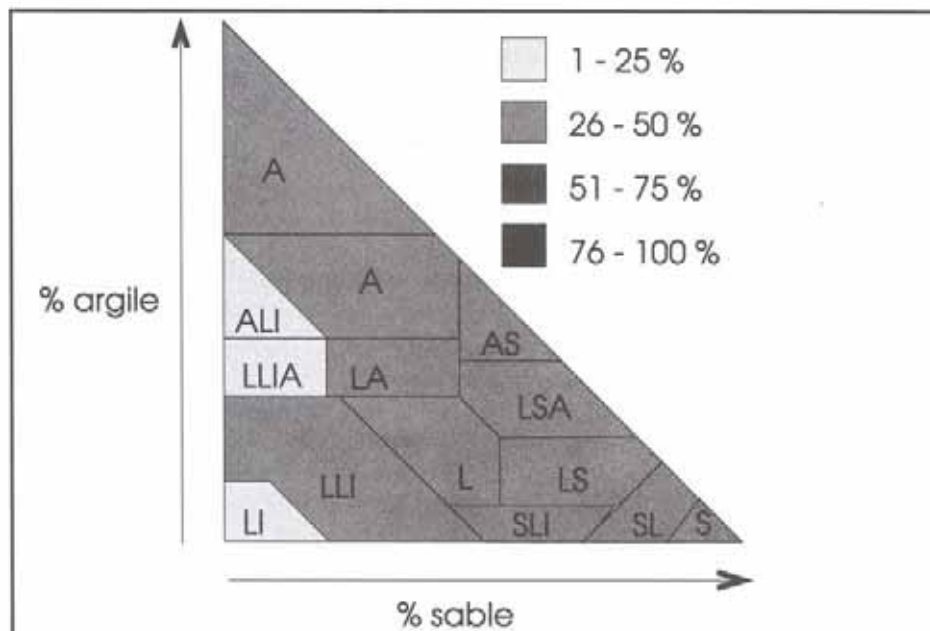
chevreuil. Dans l'état du Maine, une étude de préférence alimentaire saisonnière a montré que les feuilles représentent respectivement 2,4 % et 1,4 % du régime alimentaire estival et automnal du chevreuil, alors qu'en hiver (janvier et février), les ramilles y contribuent pour 7,8 % (Crawford 1982). C'est à une hauteur de 1,65 m que l'aulne rugueux a le plus de feuillage disponible pour le chevreuil adulte (Rogers et McRoberts 1992). L'aulne rugueux est susceptible d'être brouté en toutes saisons par l'orignal (Timmermann et McNicol 1988). Lorsque disponible et à sa portée, il est brouté par le lièvre (Parker 1984), bien qu'il soit très peu apprécié par cet animal (de Vos 1964). L'aulne sert de nourriture ou d'habitat pour les oiseaux suivants : sizerin, chardonneret, pic, bécasse et perdrix.

Par le ralentissement successional qu'il provoque et lorsque sa croissance en hauteur n'excède pas la réglementation en vigueur, l'aulne rugueux, à l'instar d'autres espèces de ce genre, peut devenir une espèce désirée dans les corridors de transport d'électricité (Nowak *et al.* 1992). Au Connecticut, Niering et Goodwin (1974) rapportent que l'aulne rugueux a formé des colonies stables sur des stations humides pour une période d'au moins 20 ans.

BOULEAU À PAPIER *Betula papyrifera* Marsh.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

BOULEAU BLANC

(Bouleau à papier)

[BÉTULACÉES]

Betula papyrifera Marsh.

(y compris les var. *commutata* [Regel] Fern., *cordifolia* [Regel] Fern. et *papyrifera*)

Caractères diagnostiques

TAILLE : 15-25 m de hauteur, 30-60 cm de diamètre.

ÉCORCE : mince, papyracée, luisante, brun rougeâtre virant au blanc crème, marquée de lenticelles brunes à jaunâtres, saillantes et allongées horizontalement, s'exfoliant avec l'âge.

RAMEAUX : grêles, brun rougeâtre, mats, pubescents devenant glabres, parfois légèrement glanduleux, marqués de lenticelles; bourgeons obtus, parfois aigus, brun verdâtre, souvent résineux.

FEUILLES : alternes, simples, ovées à elliptiques-oblongues, généralement acuminées, arrondies, atténuées ou cordées à la base, doublement dentées, 5-10 cm de longueur; face inférieure souvent plus pâle, plus ou moins pubescente.

FLEURS : petites, réunies en chatons, d'abord dressées à étalées puis pendantes; chatons staminés formés l'automne précédent, chatons pistillés pédonculés, 2-7 cm de longueur, fleurs mâles et femelles portées sur un même rameau; floraison en mai.

FRUITS : samares, ailes aussi larges à plus larges que la nucule; à maturité à la fin mai - début juin.

NOTE : trois variétés de *B. papyrifera* sont présentes au Québec. La var. *commutata* se distingue de la var. *papyrifera* par ses feuilles plus grandes et son écorce lisse et brune alors que la var. *cordifolia* se distingue essentiellement de ces deux variétés par ses feuilles cordées.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce boréale nord-américaine. Depuis l'Alaska jusqu'au Labrador et à Terre-Neuve et vers le sud, jusqu'en Pennsylvanie et en Idaho. Au Québec, l'aire du bouleau à papier s'étend jusqu'au 56° degré de latitude. La var. *cordifolia* remonte le long des rivières Koksoak et George jusqu'au 58° degré de latitude. La présence du bouleau à papier est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 1, 2, 3 et 4.

STATION. Le bouleau à papier se retrouve sur des sols de toutes textures et de toutes positions topographiques, mais il est des plus prospères sur les sols loameux, profonds, frais et bien drainés. Il croît et se développe bien à diverses températures du sol. La croissance en hauteur varie de bonne à excellente avec des températures du sol variant de 19° C à 31 °C. La croissance racinaire est optimale à une température du sol de 23° C, alors que la pénétration racinaire augmente avec une augmentation de la température (Heninger et White 1974). McCaughey et Iacobelli (1994) attribuent le succès du bouleau à papier à coloniser des stations nordiques où les extrêmes de température sont marqués, au fait que le feuillage de cette espèce présente une relativement grande conductance stomatique à des températures froides et chaudes. Il croît mieux et plus rapidement sur un sol minéral recouvert d'un humus que sur un loam sableux ou sur du bois en décomposition (Winget et Kozlowski 1965). Par ailleurs, il croît davantage si des débris de bois sont incorporés au sol minéral, comme source d'éléments nutritifs et pour la rétention d'eau (Perala et Alm 1990). Il se développe de préférence sur des stations dont le pH est supérieur à 5,0.

Les tableaux 2 et 3 fournissent les pourcentages moyens de fréquence et de couverture du bouleau en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, le bouleau est principalement associé à une origine de feu ou naturelle dans les régions 1 et 3a; de feu et de coupe totale dans la région 2a; de coupe totale et naturelle dans la région 2b; à dominance naturelle dans les régions 2c, 3b, 4a et 4b où, pour ces trois dernières, une origine de feu ou de coupe totale est également fréquente. Il se rencontre le plus fréquemment sur des dépôts glaciaires, quoiqu'il se rencontre aussi de façon importante sur des dépôts de pente dans la région 2c. Il est principalement associé à des stations où un humus de type mor se développe dans les régions 1 et 2 et un humus de type mor ou moder dans les régions 3 et 4. Ces stations sont caractérisées principalement par des sols (horizon B) de texture grossière, bien que des textures moyennes soient plus

Tableau 2. Caractéristiques stationnelles du bouleau à papier arbustif (< 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%)) de la couverture

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b					
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV			
ORIGINE																												
BR		47.2	5	146	37	5	129	19	5	146	2	5		43	5	131	15	5	160	31	5	142	5	5	88	21	5	90
CHT		6	10	117	1	10	72	1	10	77	0	0	0	1	10	72	0.5	5		0	0	0	0	0	0	0	0	0
CT		16.3	10	125	31	10	128	39	10	133	10	5	72	20	5	137	32	10	149	22	10	138	39	10	157	31	5	163
ES		5	10	84	9	10	112	9	10	99	15	10	126	5	10	110	4.5	10	131	1	10	82	1	5	99	0	0	0
FR		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	5	240	2	5	171	6	5	93	8	5	91
NA		25.3	5	132	22	5	137	31	10	126	73	5	87	31	5	141	45	5	153	44	5	130	46	5	143	39	5	146
P		0.2	5	94	0	0	0	1	5	76	0	0	0	0	0	0	1.5	5	89	0	0	3	5	98	1	5	5	
DÉPÔT																												
Dépôts glaciaires		56	10	140	65	10	133	67	10	134	27	5	127	60	5	139	51	5	138	50	5	138	75	5	153	34	5	143
D. fluvio-glaciaires		5	10	149	6	5	135	0	0	0	4	5	63	11	5	128	5.5	10	123	15	5	123	1	5	63	2	5	83
D. fluviales		0	0	0	0	0	0	1	5	86	1	5	94	1	5	75	1.5	5	99	0.5	5	51	2	5	74	1	10	
D. lacustres		26	10	128	12	5	146	0	0	0	0	0	0	3	5	144	0	0	3	10	103	2	5	63	37	5	83	
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	5	33	4	5	133	2	5	176	1	5	48	1	5	63	37	5	127
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	5	90	0	0	0	1	5	178	0	0	0	1	5	67	8	5	93
D. organiques		4.5	5	176	4	5	128	2	5	91	2	5		5	5	119	6	5	119	6.5	5	120	4	5	67	8	5	93
D. pentes & altérations		0	0	0	1	10	97	28	10	117	48	5	118	0	0	0	9	5	117	1	5	99	3	10	77	1	5	47
D. éoliens		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	5	94	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Substratum rocheux		4	10	148	10	5	152	1	10	72	0	0	0	10.5	5	131	22	10	136	19	5	114	9	5	106	12	5	109
D. très minces (<25 cm)		4.5	10	140	2	10	152	1	10	89	4	5	144	5	5	156	2	10	112	4	5	120	2	5	74	2	5	77
TYPE D'HUMUS																												
Mull		0	0	0	0	0	0	1	5	89	0	0	0	0	0	0	5	5	130	3	5	149	8	10	175	10	5	188
Moder		3	10	145	9	10	141	8	10	128	0	0	0	20	5	162	23	10	147	33	5	151	20	5	150	43	5	146
Mar		80	10	145	75	10	144	86	10	131	72	5	153	68	5	138	59	10	148	54	5	131	58.5	5	167	28	5	162
Tourbe		12	10	116	11	10	137	3	5	83	26	5	90	7	10	123	6	10	178	3	10	122	8	5	168	7.5	5	87
Anmoor		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	5	0.5	5	5		
Sol organique		5	5	170	4	5	134	1	5	92	2	5		5	5	121	6	5	150	6.5	5	141	4	5	90	8	5	91
Aucun		0	0	0	1	5	126	1	10	102	0	0	0	0	0	0	1	10	202	0.5	10	124	1	5	99	3	5	93

Tableau 2. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																															
		1				2a				2b				2c				3a				3b				4a				4b			
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV					
TEXTURE DE L'HORIZON B		16	5	120	5	5	156	6	5	105	49	5	142	2	5	147	5	5	121	0	0	0	2	5	7	5	79						
Fine		29	10	140	44	10	126	91	10	131	49	5	104	42	5	145	58	5	136	41	5	138	73	5	145	48	5	144					
Moyenne		55	10	139	51	10	139	3	5	77	2	5	56	5	130	37	10	134	59	5	125	25	5	124	45	5	94						
Grossière																																	
DRAINAGE		0	0.5	5	55	1	5	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10							
1		3	10	112	3	5	141	1	10	77	0.5	5	4	10	111	2	10	176	6	5	124	3	5	186	5.5	5	92						
2		26.5	10	171	30	10	146	20	10	120	18	5	178	32	5	121	23	10	143	38	5	145	15	5	157	24	5	152					
3		36	10	133	42	10	136	69	10	132	46.5	5	152	40	5	144	46	5	148	36	5	145	28	5	146	26	5	140					
4		21	10	124	13	5	136	7	5	111	28.5	5	89	14	5	142	18	10	145	9	5	122	39	5	182	27	5	87					
5		8	10	136	6	5	134	1	5	83	5.5	5	94	4	10	126	5	5	148	3	10	122	11	5	86	8	5	84					
6		5	5	162	4	5	119	2	5	92	1	5	5	5	5	120	6	5	148	6	5	121	4	5	92	7.5	5	91					
16		0	0	0	1	10	157	0	0	0	0	0	0	1	5	131	0	0	2	5	128	0	0	1	5	99							
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		1 666			2 314			1 090			226		2 281		1 218		1 344		232						294								
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550			3 276			1 377			510		3 551		2 463		3 546		605						2 200								
Fréquence (%)		47			71			79			44		64		49		38		38						13								

Légende:**Perturbations d'origine:**

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

Tableau 3. Caractéristiques stationnelles du bouleau à papier arborescent (> 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%)) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																																			
		1				2a				2b				2c				3a				3b				4a				4b				5			
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV						
ORIGINE																																					
BR CHT CT ES FR NA P	52	20	82	41	20	71	22	20	78	2	10	86	44	30	59	19	20	69	36	20	66	8	20	72	20	10	74										
	5	10	83	1	20	54	1	10	70	0	0	0	0.5	20	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
	14	20	81	28	20	73	39	20	78	9	20	50	19	20	69	26	20	79	18	20	69	34	20	70	30	10	95										
	5	20	70	9	20	67	8	20	91	12	10	72	4	20	56	4	10	73	1	20	57	1	20	25	0	0	0										
	0	0	0	0	0	0	1	10	77	0	0	0	0.5	20	83	2	10	67	2	30	78	6	10	76	6	20	106										
	24	10	86	21	20	70	29	10	85	77	10	77	32	20	61	49	20	74	43	20	63	51	20	71	43	10	77										
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	87										
	DÉPÔT																																				
Dépôts glaciaires D. fluvioglaciaires D. fluviales D. lacustres D. marins D. littoraux marins D. organiques D. pentes & altérations D. éoliens Substratum rocheux D. très minces (<25 cm)	59	20	82	65	20	69	68	20	82	27	10	70	63	30	59	50	20	71	53	20	67	77	20	73	38	10	84										
	5	20	75	6	20	77	0	0	0	5	20	44	9	20	65	5	20	83	13	20	60	1	10	128	2	10	57										
	0	0	0	0	0	0	1	10	86	0.5	20	0	1	10	71	2	20	76	1	10	56	2	20	37	1	10											
	25	20	77	13	20	74	0	0	0	0	0	0	4	20	55	0	0	0	4	20	57	1	10	2	10	81											
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	20	29	5	20	70	2	10	75	1	20	91	2	20	44	36	10	89										
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	20	47	0	0	0	1	10	75	0	0	0	1	10	64	2	10	97										
	3	10	76	4	10	89	1	10	125	1	10	85	4	10	79	5	10	92	5	10	78	3	10	110	8	10	89										
	0	0	0	1	20	46	27	20	86	48	10	78	0	0	9	20	63	1	20	40	4	10	78	1	10	94											
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
	4	10	99	9	20	74	2	20	66	0	0	0	10	20	58	24	20	74	18	20	59	7	10	66	9	10	65										
	4	10	98	2	20	43	1	10	53	4.5	20	69	4	20	64	2	30	55	4	20	69	2	20	32	1	10	56										
	TYPE D'HUMUS																																				
Null Moder Mor Tourbe Anmoor Sol organique Aucun	0	0	0	0	0	0	1	10	81	0	0	0	1	20	107	6	20	67	3	20	86	7	20	72	11	10	86										
	4	30	69	10	30	66	10	20	75	0	0	0	22	20	61	29	20	78	36	20	67	23	20	70	46	10	88										
	84	20	81	77	20	70	86	20	84	77	10	74	67	20	60	54	20	70	54	20	64	59	20	67	26	10	76										
	9	10	95	9	10	75	1	10	102	22	10	71	6	20	75	6	10	89	2	20	62	6	10	70	7	10	93										
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	20	46	1	5	64											
	3	10	79	4	10	93	1	10	122	1	10	85	4	20	79	5	10	101	5	10	76	3	10	102	8	10	91										
0	0	0	0	0	0	1	10	140	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	1	10	108												

Tableau 3. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1		2a		2b		2c		3a		3b		4a		4b		5										
		F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV									
TEXTURE DE L'HORIZON B																												
Fine		15	20	76	6	20	62	5	10	90	51	10	82	2	20	64	5	10	71	1	20	58	2	20	51	5	10	90
Moyenne		29	20	81	43	20	67	92	20	83	46	20	62	43	20	60	56	20	71	40	20	68	75	20	72	46	10	80
Grossière		56	20	79	51	20	73	3	20	64	3	20	55	20	60	39	20	75	59	20	64	23	20	55	49	10	91	
DRAINAGE																												
0		0	0	0	0.5	10	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
1		3	10	137	3	20	81	1	10	127	0	0	3	20	69	2	20	69	4	20	58	3	10	90	4	10	75	
2		31	20	80	31	30	68	21	20	81	17	20	73	32	20	61	25	20	72	41	20	66	15	20	68	23	10	76
3		37	20	81	42	20	69	70	20	83	49	10	74	42	20	59	46	20	72	37	20	69	32	20	65	30	10	89
4		20	20	83	13	20	76	6	10	92	28	10	71	14	20	65	17	20	76	9	20	67	35	10	76	25	10	85
5		7	10	70	6	20	73	1	10	70	5	10	73	4	20	62	5	10	82	3	20	49	12	20	59	9	10	95
6		2	10	86	4	10	91	1	10	129	1	10	85	4	10	80	5	10	99	5	10	77	3	10	115	8	10	79
16		0	0	0	0.5	10	88	0	0	0	0	0	1	10	61	0	0	1	20	57	0	0	0	0	0	0	0	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		1 450		2 354		1 020		198		2 777		1 628		1 931		302		538										
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550		3 276		1 377		510		3 551		2 463		3 546		605		2 200										
Fréquence (%)		41		72		74		39		78		66		54		50		24										

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu
Chablis total
Coupe totale
Épidémie grave
Frêche
Naturelle
Plantation

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
Classe 1 (drainage rapide)
Classe 2 (drainage bon)
Classe 3 (drainage modéré)
Classe 4 (drainage imparfait)
Classe 5 (mauvais drainage)
Classe 6 (drainage très mauvais)
Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

communes dans les régions 2b, 2c, 3b et 4b, et fines dans la région 2c. De manière générale, le drainage varie de bon à imparfait.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. Généralement, le bouleau tolère un sol modérément acide, mais se développe aussi sur des sols calcaires (Fowells 1965). Il nécessite une teneur moyenne à élevée en calcium et en magnésium dans le sol.

C'est une espèce exigeante en éléments nutritifs, ce qui peut expliquer sa croissance rapide et sa capacité à dominer une station riche (Chapin *et al.* 1983). Il est sensible à la disponibilité en phosphate (Chapin *et al.* 1983) et une insuffisance ou un excès d'azote réduisent sa croissance (Bjorkbom 1973a,b). Au Wisconsin, Nadelhoffer *et al.* (1984) ont étudié les patrons saisonniers de minéralisation, de nitrification et de prélèvement de l'azote dans neuf types forestiers. Contrairement aux autres peuplements feuillus et comparativement aux peuplements de pins rouge et blanc, les peuplements dominés par le bouleau prélèvent une proportion relativement importante (29 %) d'ammonium par rapport au nitrate (71 %), ce qui, *a priori*, n'est pas une indication de préférence pour l'une ou l'autre forme d'azote.

En comparaison avec des conifères (épinette blanche, pins blanc et rouge), la concentration en éléments minéraux dans des branches (bois et écorce) de bouleau (et aussi de peuplier) est plus élevée, notamment en N, K, Ca et Mg, ce qui est nécessaire pour compenser les pertes foliaires et amorcer la croissance printanière (Hendrickson 1987).

En Alaska, Chapin et Kedrowski (1983) ont montré que les concentrations en N et P sont les plus élevées dans les feuilles jeunes et décroissent au cours de la saison de sorte qu'à la fin de celle-ci une portion importante est transférée aux parties pérennes et d'autant plus sur une station fertile. Les auteurs en concluent que dans un milieu riche en éléments nutritifs (par exemple, en début de succession), une résorption élevée conduira à un niveau élevé de rétention de N à l'intérieur de l'individu de sorte qu'une proportion importante de N prélevé sera convertie en biomasse. À l'opposé, dans un milieu moins riche (par exemple, en fin de succession), moins de N est prélevé mais de celui-ci, une plus faible proportion est retenue par la plante et une plus grande est mise en circuit par les litières. D'ailleurs, parmi toutes les espèces étudiées par Wetzel et Greenwood (1991), le bouleau blanc a le plus fort potentiel d'entreposage de protéines (source d'azote) dans l'écorce, ce qui est susceptible d'expliquer sa croissance rapide.

Les litières formées par le bouleau ont un pH relativement élevé, une concentration élevée en éléments minéraux et un faible rapport du carbone sur l'azote, ce qui constitue des conditions favorables à la décomposition et à la mise en circuit des éléments nutritifs (Troth *et al.* 1976). En Abitibi, près du lac Duparquet, Paré *et al.* (1993) ont étudié les concentrations en matière organique et en éléments nutritifs dans les dépôts organiques de peuplements issus de feux, suivant une chronoséquence de 231 ans. Il appert que la présence du bouleau à papier dans les peuplements matures contribue au maintien de taux élevés de minéralisation de l'azote, contrairement à des peuplements purs de conifères qui présentent une plus faible disponibilité en azote. La présence d'une litière d'espèces feuillues, dont celle du bouleau à papier qui possède un faible rapport du carbone sur l'azote, augmente la qualité générale de la litière du parterre forestier et contribue ainsi à maintenir une disponibilité élevée en azote (Paré *et al.* 1993). Dans le sud du Québec, Côté et Fyles (1994) ont étudié la teneur en éléments nutritifs de litières de nombreuses espèces associées à des peuplements climaciques d'érable à sucre. La litière foliaire du bouleau à papier est acide (pH 5), mais présente une concentration intermédiaire (voir l'érable rouge) en éléments nutritifs: la concentration en N, P, K, Ca et Mg atteint respectivement 9,3, 0,92, 5,1, 17,0 et 4,4 mg/g.

Au lac Laflamme (Forêt Montmorency), Taylor et Jones (1990) ont montré qu'une litière de feuilles de bouleau peut se décomposer au cours de l'hiver, sous un couvert de neige. Après un hiver (183 jours), la perte de masse a atteint en moyenne 10,3 %. La concentration en N est demeurée stable au cours des quatre premiers mois pour ensuite augmenter au cours des deux mois suivants. Toutefois, les auteurs soulignent qu'une telle augmentation ne devrait pas persister, puisque cette litière se situe déjà à un rapport du carbone sur l'azote de 35 (l'azote est relâché lorsque ce rapport est d'environ 30). Dans le nord du Wisconsin, Bockheim *et al.* (1991) ont étudié, sur une période d'un an, la dynamique de 12 éléments dans la décomposition de la litière foliaire du bouleau. Alors que N, Ca, S, Zn, Mn, Fe, Cu et Al sont immobilisés au cours de la période d'étude, P, K, Mg et B sont mis en circulation. De plus, les auteurs ont montré que les éléments majeurs sont libérés plus rapidement d'une litière de feuilles de tremble que d'une litière de feuilles de bouleau; toutefois, cette dernière libère ses éléments plus rapidement qu'une litière de pin gris.

Le lessivage du feuillage du bouleau par les eaux de pluie contribue à la mise en circuit d'éléments minéraux, notamment du potassium. Au Minnesota, Comerford et White (1977) ont évalué qu'un couvert

de bouleau (1119 tiges/ha, âgées de 60 ans et représentant 19,7 m²/ha) contribue, par lessivage, à un apport saisonnier de 5,17 kg/ha en K, de 0,58 kg/ha en Mg et de 1,03 kg/ha en Ca. Ces taux représentent une proportion de l'apport total des précipitations de respectivement 43,8 %, 29,0 % et 11,4 %. L'importance relative du potassium est attribuable à la fois à une concentration foliaire (1,44 %) relativement élevée et à une grande mobilité de cet élément.

Le pouvoir tampon de la feuille du bouleau (capacité à neutraliser une pluie acide) est intermédiaire entre celui du peuplier à grandes dents, d'ailleurs très élevé, et celui du sapin baumier. De plus, ce pouvoir tampon n'est pas en relation avec la fertilité de la station, ce qui confirme que le pH intra-cellulaire des feuilles n'est pas régi par des variations de la fertilité du sol (Liu et Côté 1993).

EXIGENCES EN EAU. Le bouleau à papier croît plus fréquemment sur les sols frais ou secs. À l'intérieur de son aire de distribution, il tolère des variations relativement marquées du régime annuel de précipitations. En Alaska, par exemple, il se retrouve sur des stations dont la précipitation annuelle moyenne est de 300 mm, alors que dans l'Est, il se trouve associé à des stations recevant jusqu'à 1520 mm (Safford *et al.* 1990). Sa meilleure croissance se situe sur des sols très bien drainés (Haeussler et Coates 1986). On l'observe moins souvent sur un sol humide (Fowells 1965). En fait, le bouleau est une espèce sensible à la fois à la sécheresse ou à un excès d'eau dans le sol, en plus d'être un consommateur inefficace de l'eau. Ses stomates sont relativement grands et la transpiration diminue rapidement avec un assèchement du sol (Perala et Alm 1990). Les travaux de Ranney *et al.* (1990) montrent qu'en état de stress hydrique, le bouleau a une faible capacité à maintenir la turgescence, ce qui explique sa faible performance sur des stations sèches. De plus, la faible profondeur d'enracinement atteinte par un individu adulte (soit en moyenne 0,5 m (Pomerleau et Lortie 1962)) peut aussi expliquer sa sensibilité à un assèchement du sol. Des semis de bouleau à papier âgés de 150 et de 230 jours ont réagi à une inondation induite par une diminution significative du rapport racine sur tige, résultat d'une inhibition de la croissance, de la dégradation des racines et de la chute des feuilles (Tang et Kozlowski 1983).

EXIGENCES EN LUMIÈRE. Le bouleau à papier est intolérant à l'ombre (Fowells 1965). Dans la forêt du nord, il se mêle naturellement au tremble et aux conifères. Il doit s'élever au-dessus des autres sous peine de disparaître (Marie-Victorin 1964).

Un jeune semis de bouleau n'exige pas une pleine lumière solaire pour croître, contrairement à un individu plus âgé, quoique Marquis *et al.* (1964) aient noté que de jeunes (un an) semis de bouleau blanc se développent mieux sur des stations ensoleillées qu'ombragées. Logan (1965) a démontré que le bouleau à papier (de même que le bouleau jaune) croît au mieux à 45 % de pleine lumière solaire. La croissance racinaire est proportionnelle à l'intensité lumineuse. Une augmentation de l'ombrage a pour effet d'allouer plus de produits courants de la photosynthèse aux tiges, aux dépens des racines, entraînant une diminution du rapport racine sur tige (Logan 1965). La croissance du bouleau est favorisée par des jours longs et est discontinuée par des jours courts, sans pour autant que ce soit le résultat d'une accumulation d'acide abscissique (Powell 1976).

Pour le Minnesota, Bakuzis et Hansen (1959) ont classé les exigences relatives du bouleau à papier suivant une échelle de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée). Les valeurs obtenues pour l'eau, les éléments nutritifs, la chaleur et la lumière sont respectivement de 2,9, 2,1, 1,7 et 5,0.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. Le bouleau à papier produit des semences dès l'âge de 15 ans et atteint son rendement maximum à l'âge de 40 à 70 ans. Les graines ont une durée de vie estimée entre deux et cinq ans, quoiqu'elles puissent demeurer viables dans le sol durant de nombreuses années. Graber et Thompson (1978) ont démontré que des graines de bouleau blanc enfouies dans l'humus de peuplements âgés de 95 ans et de plus de 200 ans (ne contenant pas de bouleau blanc) ont conservé une capacité germinative. Archibold (1979) souligne également que des semences ont conservé leur viabilité dans des sols, même après le passage d'un feu. Par ailleurs, il semble y avoir une relation directe entre l'occurrence d'une bonne année semencière et la capacité germinative (Bjorkbom *et al.* 1965). À l'inverse, Moore et Wein (1977) n'ont pas trouvé de semences viables de bouleaux (*Betula* sp.) enfouies dans les couches organiques de peuplements. La viabilité du pollen est de courte durée, même à une température de 2 à 5° C (Alam et Grant 1971). En conditions d'entreposage, la germination des graines augmente jusqu'à la quatrième année, pour ensuite décroître jusqu'à la douzième où, après ce temps, de nombreux lots ne possèdent plus de semences viables (Clausen 1975).

Une étude réalisée au Nouveau-Brunswick, près de la baie de Fundy où l'occurrence de brouillards acides est fréquente, montre que l'acidité n'a pas d'effet sur la germination du tube pollinique et que la température, plus que le pH, a des effets significatifs sur la croissance du tube pollinique. De manière générale, la croissance du tube pollinique augmente avec une augmentation de la température jusqu'à 22 ou 27° C (Hughes et Cox 1994).

Les meilleures années semencières chez le bouleau ont une fréquence de retour, quoique variable, de deux à trois ans (Bjorkbom *et al.* 1965, Godman et Mattson 1976). La production moyenne annuelle de semences est de l'ordre de 250 graines déposées par mètre carré. Toutefois, Bjorkbom *et al.* (1965) notent que lors d'excellentes années semencières, la production de semences peut varier de 17 à 36 millions de graines à l'acre (1 acre = 4 047 m², ce qui représente de 4 200 à 8 900 graines/m²), bien que des valeurs encore supérieures aient été enregistrées (Perala et Alm 1990). Les graines sont dispersées au cours des mois d'automne à des distances relativement faibles du point d'émission. Alors que Vézina et Roberge (1981) notent une distance de propagation de 200 m, Bjorkbom (1971) estime que 10 % des semences atteignent une distance de propagation de 50 m, et Perala et Alm (1990) précisent que seulement 4 % des semences atteignent une distance variant de 50 à 90 m.

En Ontario, Gross (1972) souligne qu'une production très forte de semences peut conduire à une dégradation de la cime (bourgeons terminaux qui ne se développent pas, feuillage épars) et à une réduction de la croissance.

La germination des graines a lieu après la fonte des neiges, le printemps suivant la dispersion, ou encore au cours de l'été après des pluies importantes. La germination est optimale avec un ombrage partiel, une grande disponibilité en eau et des températures modérées (Clautice *et al.* 1979, Marquis 1966). Les graines germent mieux sur un sol minéral ou un sol minéral où la matière organique est incorporée, que sur un humus; une litière fraîche ne constitue pas un bon lit de germination (Marquis *et al.* 1964, Perala et Alm 1990). Dans des conditions contrôlées, les graines germent facilement à la lumière, à une température de 20 à 25° C et sans traitement préalable, qui sera toutefois nécessaire à des températures inférieures (5 à 10° C). Dans des conditions naturelles, la survie du semis dépend des mêmes exigences que la germination, quoique sa croissance soit optimale sur un humus, là où la disponibilité en éléments nutritifs est plus grande.

Le bouleau blanc, à l'instar d'autres espèces du genre, peut produire de nombreux rejets de souches à partir de bourgeons dormants situés à la base de la tige. Ces rejets émergent après une coupe ou un feu. Le bouleau blanc perd progressivement sa capacité à produire des rejets, à compter de l'âge de 40 à 60 ans (Perala et Alm 1990). Cinq ans après un brûlage d'un parterre de coupe, Perala (1974) a dénombré en moyenne dix rejets de bouleau par souche, dont la hauteur moyenne des rejets dominants était de trois mètres. Le nombre de rejets produits augmente avec le diamètre de la tige-mère jusqu'à une classe de diamètre intermédiaire. Dix saisons de croissance après une coupe, Bjorkbom (1972) a dénombré en moyenne 5,7 rejets de bouleau à papier par souche, où les plus hauts rejets mesuraient en moyenne 3,9 m. Un an après la coupe de tiges de bouleau blanc âgées d'environ 12 ans dans la région de Pohénégamook au Québec, nous avons dénombré 7,5 rejets par souche dont la hauteur moyenne était de 36,0 cm.

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. Parvenu à maturité, le bouleau blanc est un grand arbre pouvant atteindre 30 m de hauteur et un diamètre de plus d'un mètre. Sa longévité maximale est de 100 à 140 ans et il est à maturité entre 60 et 90 ans (Safford 1983). La distribution de la biomasse, mesurée chez 21 individus d'un diamètre moyen de 13,7 cm (variation du DHP de 3,5 à 26,3 cm) et d'une hauteur moyenne de 14,0 m (variation de la hauteur de 5,7 à 21,2 m), se répartit ainsi : tige : 68,8 %; écorce : 12,3 %; branches : 15,8 %; feuilles : 3,1 %. La faible proportion de la biomasse totale chez les branches est attribuable au fait que le bouleau blanc forme peu de grosses branches et de nombreuses branches courtes (Crow et Blank 1978). Le semis croît la première année de 7 à 10 cm (Fowells 1965), mais peut exceptionnellement atteindre 40 cm (Marquis 1966). Après trois ans, la hauteur du semis peut atteindre 70 cm (Fowells 1965), quoique des valeurs inférieures aient été enregistrées (32 cm après trois ans) par Grant et Thompson (1975). La croissance des rejets de souche est beaucoup plus importante que celle des semis, atteignant 60 cm la première année et 1,5 m à l'âge de trois ans (Haeussler et Coates 1986).

Au cours d'une étude portant sur la régénération naturelle après une coupe dans le nord-est de l'Ontario, Brumelis et Carleton (1988) mentionnent que les plus fortes croissances annuelles en hauteur chez le bouleau à papier sont associées à des stations ayant un faible rapport du carbone sur l'azote (inférieur à 25), alors que la croissance de l'épinette noire est avantagée sur des stations ayant un rapport élevé du carbone sur l'azote.

La croissance en hauteur du bouleau à papier se poursuit sur une portion seulement de la période sans gel (contrairement au cerisier de Pennsylvanie qui peut exploiter toute cette période) (Marks 1975). Par ailleurs, une augmentation du CO₂ atmosphérique pourrait avoir un effet significatif positif sur la croissance du bouleau à papier et donc augmenter son potentiel compétitif par rapport à d'autres espèces, le cas échéant (Bazzaz *et al.* 1990). À la suite de tests réalisés en culture hydroponique, McCormick et Steiner (1978) concluent qu'il tolère une concentration relativement élevée (80 mg/l) d'aluminium, sans réduction de la croissance racinaire. Par ailleurs, des concentrations de métaux lourds (cuivre, nickel ou cobalt) allant jusqu'à 100 mg/l sont nécessaires pour inhiber l'élongation de la racine sur substrat minéral ou organique; la sensibilité au nickel et au cobalt est supérieure à celle du cuivre et la tolérance du bouleau à ces métaux est nettement inférieure à celle de conifères (Patterson et Olson 1983).

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. Le bouleau à papier est susceptible d'occuper une station après une coupe soit à partir de semis soit à partir de rejets de souches; il fait couramment partie du cortège d'espèces de transition, quoiqu'il forme une partie du couvert dominant après plusieurs dizaines d'années (Hibbs 1983). Le recrutement du bouleau à papier par des semis est assuré en laissant sur pied des tiges pouvant produire des semences; autrement, la faible distance de dispersion des semences exige la présence d'arbres semenciers à proximité de l'aire de coupe. À la suite de leurs travaux réalisés au Québec, Déry et Bélanger (1994) soulignent l'importance de ne pas conserver les tiges de bouleau à papier sur les parterres de coupe pour ainsi réduire le recrutement par semis. Selon ces auteurs, une telle approche devrait être mise en application suivant une échelle relativement importante pour ainsi considérer une dispersion accrue des semences à la surface d'un couvert de neige. Dans le New Hampshire, Leak (1988) a trouvé une plus grande abondance de bouleau à papier en régénération après une coupe totale d'un couvert feuillu, qu'après une coupe à diamètre limité ou des coupes sélectives. Un an après la coupe d'un peuplement feuillu dans le Maine, White (1991) souligne que le recrutement du bouleau à papier s'est réalisé principalement par la germination de semences. Par contre, Scheiner *et al.* (1988) rapportent qu'après une coupe et le brûlage des déchets, le recrutement du bouleau à papier s'est effectué par voie végétative et par semis.

Bjorkbom (1972) a dénombré plus de bouleau à papier sur des stations de coupe d'été que de coupe d'hiver, mais ces différences devenaient peu significatives après quatre ans et avaient pratiquement disparues après dix ans; la croissance en hauteur n'a pas été influencée par la saison de la coupe. En Abitibi, après une coupe, Harvey et Bergeron (1989) ont retrouvé le bouleau principalement associé à des dépôts d'argile ou de loam sableux et moins fréquemment sur des dépôts organiques. Que ce soit après une coupe conventionnelle ou une coupe par arbres entiers, le contenu en éléments nutritifs (N, K, Ca et Mg) de la régénération de bouleau à papier est semblable alors que la biomasse est légèrement supérieure après une coupe conventionnelle (soit 56 kg/ha), comparative-ment à une coupe par arbres entiers (soit 46 kg/ha) (Hendrickson 1988). Un débardage par arbres entiers produit une certaine scarification du sol favorable à la germination et à la croissance du bouleau (Safford 1983).

Une étude comparative de la végétation ligneuse de 131 peuplements issus de coupes à blanc de pessières à épinette noire et de 250 peuplements régénérés à la suite de feux naturels a été réalisée en Ontario par Carleton et MacLellan (1994). Il appert de façon évidente que le type et l'intensité des perturbations en forêt boréale déterminent des patrons de rétablissement différents. Ainsi, le bouleau est plus fréquent et abondant dans les peuplements issus de coupes dominés par le tremble, suivi des peuplements dominés par le sapin baumier et issus de coupes anciennes ou des plus vieux feux.

À la suite d'une mortalité dans un couvert forestier causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, dans l'état du Maine, Osawa (1994) a établi une relation entre deux groupes d'espèces végétales (sapin, épinette et bouleau à papier pour l'un et cerisier de Pennsylvanie et framboisier pour l'autre) qui se sont régénérés différemment selon un gradient de perturbation du couvert. Il appert que le bouleau à papier s'est principalement régénéré à des niveaux intermédiaires de mortalité (environ 20% en surface terrière) du sapin dans le couvert.

FEU. La grande inflammabilité de l'écorce fait du bouleau blanc une espèce très susceptible au feu et les rejets de souche sont abondants après un feu (Hosie 1973). Le bouleau à papier est une espèce adaptée à des cycles de récurrence de feux et se régénère habituellement très bien après son passage. Dans le sud du Labrador, Foster et King (1986) ont très bien démontré l'association qui existe entre le passage d'un feu et la venue d'une bétulaie blanche. Il s'installe rapidement après le passage d'un feu, principalement

par semis (contrairement à d'autres études, ces auteurs n'ont retrouvé qu'un faible recrutement par rejets, étant donné que les feux surviennent principalement dans des peuplements dominés par les conifères), pour autant que trois conditions soient rencontrées : 1) un lit de germination humide sur un sol bien drainé; 2) une source de semences voisine de l'aire brûlée; et 3) une aire ouverte, bien dégagée. Ces bétulaies se distinguent des peuplements conifériens voisins en ce qu'elles supportent une plus grande richesse et diversité floristique et moins de bryophytes. Contrairement à une régénération de conifères, celle du bouleau après un feu est abondante et rapide, assurant à l'espèce l'occupation et la domination de la station. Le peuplement se dégrade vers l'âge de 75 à 100 ans pour laisser la place progressivement à la régénération de conifères (Foster et King 1986). En Abitibi, près du lac Duparquet, Bergeron et Charron (1994), pour leur part, concluent de leur étude que les espèces feuillues (bouleau blanc et peuplier faux-tremble), issues il y a 75 ans de l'incendie d'un peuplement coniférien, persisteront au sein du peuplement de conifères en émergence pour former un peuplement mixte. Cette persistance serait attribuable à un recrutement relativement soutenu dans les trouées.

Des brûlages expérimentaux ont montré que des feux d'intensité moyenne à sévère sont les plus favorables à la germination de graines de bouleau à papier, comparativement à un feu léger (Zasada *et al.* 1983). À la suite d'un brûlage dirigé, le bouleau est généralement avantagé (Sidhu 1973a). Au cours des six années qui ont suivi des feux naturels ou prescrits survenus dans le nord-est du Minnesota dans des peuplements de pin gris, Ahlgren (1959) a trouvé que le recrutement du bouleau par semis s'est réalisé majoritairement au cours de la seconde et troisième année, alors que l'émergence de rejets est survenue dès la première année et, à un degré très inférieur, au cours des années suivantes. La germination s'est réalisée principalement aux endroits les plus humides. La croissance en hauteur des semis a été lente au cours des trois premières années; elle a augmenté à partir de la quatrième année.

PRÉPARATION DU TERRAIN. Une scarification où la couche organique de surface est incorporée au sol minéral est hautement bénéfique à la germination de graines de bouleau à papier et à sa croissance, au même titre qu'un brûlage des déchets de coupe (Bjorkbom 1972). Perala et Alm (1989) notent qu'après la dispersion des semences, une préparation du terrain permet d'incorporer la matière organique au sol minéral; facilite un léger enfouissement des semences de bouleau à une profondeur idéale pour la

germination; maîtrise la végétation de transition, en ayant pour résultat de créer des conditions favorables à son établissement.

Bjorkbom (1972) mentionne que dix saisons de croissance après la coupe, le nombre moyen de tiges de bouleau à papier (provenant de semis) et la hauteur moyenne atteignent respectivement 4 800 tiges à l'acre (1 acre = 4 047 m²) et 2,2 m après un brûlage, comparativement à 3 300 tiges à l'acre et 1,5 m après un scarifiage par disques. Une situation inverse prévalait au cours des premières années après le traitement. Au terme de la période d'étude (10 ans), l'auteur a dénombré en moyenne 2000 tiges à l'acre de 2,2 m de hauteur sur les stations coupées seulement, ce qui indique que des préparations du terrain avantagent la venue de cette espèce en créant des conditions favorables à la germination et à la croissance du semis. À la suite d'une perturbation (coupe, préparation du terrain), il a été démontré, en Alaska, que la majorité (88 % des semis présents, cinq ans après la coupe et la préparation du terrain) du recrutement a lieu la première année, ce qui indique que ce recrutement se fait à partir des semences dispersées l'automne ou l'hiver précédant la coupe (Safford *et al.* 1990).

Marquis *et al.* (1964) soulignent que des conditions idéales à la germination du bouleau à papier (soit un sol minéral et un micro-site ombragé) ne sont pas les mêmes pour sa croissance (soit une couche organique très peu perturbée et beaucoup de lumière).

Une préparation du terrain conduit généralement à réduire le nombre de rejets. Par exemple, Bjorkbom (1972) a dénombré 121 rejets à l'acre (1 acre = 4047 m²) après une coupe d'hiver, 27 sur les parcelles brûlées et 13 sur les parcelles préparées par disques.

Densmore et Page (1992) ont étudié la venue d'une régénération naturelle de bouleau à papier en relation avec la qualité du substrat et la végétation de compétition, après une scarification. Ils notent que le bouleau à papier ne s'établit pas sur des couches organiques de plus de deux centimètres d'épaisseur. La croissance du bouleau est optimale sur la lisière de la partie scarifiée ou sur l'horizon A du sol, et médiocre sur l'horizon B. Les graminées et herbacées entravent sérieusement l'établissement du bouleau à papier (Densmore et Page 1992). Aucune préparation du terrain, qu'elle soit mécanique ou chimique, ne restreint la croissance du bouleau à papier (Ohmann 1982). Un an après diverses préparations mécaniques du terrain, Jobidon (1990) n'a relevé la présence du bouleau à papier qu'après le passage d'une pelle en V.

DÉGAGEMENT MANUEL. Après un dégagement manuel, il se régénère rapidement par rejets de souche (Fowells 1965). Deux ans après la coupe du bouleau à papier au Québec, dans le cadre d'une étude portant sur le dégagement mécanique d'une régénération forestière, le FRDF (1988) rapporte que les mois de juillet et d'août occasionnent les plus forts taux de mortalité des rejets, suivis des mois de juin et de septembre. La croissance en hauteur des rejets est également la plus faible lorsque les tiges-mères ont été coupées en juillet et en août. La hauteur de coupe des tiges-mères peut également influencer le taux de mortalité subséquent des rejets. À cet égard, le FRDF (1988) rapporte des taux de mortalité, deux ans après la coupe, de 65, 82, 67 et 27 % pour des hauteurs de coupe de 0 (niveau du sol), 15, 45 et 75 cm, respectivement. Toutefois, il y a une relation directe entre la hauteur de coupe et le nombre de rejets produits après deux ans. À une hauteur de coupe au niveau du sol (0 cm), 3,1 rejets ont été dénombrés en moyenne, comparativement à 5,0 pour une coupe effectuée à 75 cm. Plus la hauteur de coupe augmente, plus la hauteur relative des rejets par rapport au sol augmente.

Une coupe manuelle en saison feuillée (juillet à septembre) conduit à une meilleure croissance des conifères, en raison d'un moins fort dynamisme des rejets, comparativement à d'autres périodes de coupe (Jobidon et Charette 1992).

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. Le bouleau à papier peut être facilement maîtrisé par l'application du 2,4-D (Chemagro Corporation 1953, Ohmann 1982). Toutefois, un mélange de 2,4-D et de 2,4,5-T n'a pas permis de maîtriser le bouleau à papier à long terme (Wood et Dominy 1988).
- Hexazinone. Le bouleau à papier est quelque peu résistant au *Velpar-L*. Il faut de 12 à 14 l/ha pour le maîtriser sur un sol de texture moyenne (Corcoran 1989). Une application localisée d'hexazinone n'a produit qu'une maîtrise variable, après trois ans (Prasad et Feng 1990).
- Glyphosate. Le bouleau à papier est très susceptible au glyphosate (Sutton 1984, Pitt *et al.* 1992). Une dose de 2,24 kg i.a./ha est suffisante pour le maîtriser (Sutton 1978).
- Triclopyr. L'application du triclopyr peut maîtriser le bouleau à papier. Toutefois, il est peu susceptible au triclopyr en traitement basal (Maass et Arsenault 1986). Une application foliaire de triclopyr le maîtrise très bien (Perala 1980).

Interférence avec les espèces cultivées

Une coupe effectuée en hiver, dans laquelle des individus de bouleau blanc demeurent sur pied, peut entraîner de sérieux problèmes de suppression des conifères en régénération après quelques années (Ker 1981, Piene 1981). Dans l'est de Québec, Ruel (1992) souligne qu'une régénération naturelle de sapin baumier est supprimée par un couvert de feuillus de lumière, dont le bouleau à papier.

Il nuit considérablement à la croissance et à la survie des résineux en bas âge (5-10 ans). À la suite de la récolte d'une bétulaie, la régénération du bouleau à papier compétitionne fortement avec les conifères, notamment par l'interception de la lumière. Une préparation de terrain favorise la germination des graines du bouleau faisant compétition avec les résineux (Haeussler et Coates 1986). Les feuilles d'une litière fraîche de bouleau blanc sont susceptibles d'endommager la régénération résineuse ou de l'empêcher de s'établir (Gregory 1966). La germination de graines des pins gris, rouge et blanc, du thuya et de l'épinette blanche est significativement inhibée par une litière de bouleau blanc (Ahlgren et Ahlgren 1981).

En Colombie-Britannique, Simard (1990) a analysé l'effet compétitif exercé par le bouleau à papier à l'endroit du sapin Douglas. Il note que l'effet compétitif est le plus important sur les sites de meilleure qualité parce que le sapin y est déprimé par une moindre densité de tiges de bouleau et qu'en plus, celles-ci s'accaparent mieux les ressources environnementales et croissent plus rapidement.

Par ailleurs, un couvert de feuillus de lumière, y compris le bouleau à papier, dans de jeunes plantations de conifères crée un abri favorable aux lièvres qui broutent les conifères (Parker 1984).

En Abitibi, Longpré *et al.* (1994) ont montré que le bouleau, associé (jusqu'à un maximum de 5 m²/ha) à des peuplements de pin gris, favorise la croissance en diamètre de celui-ci. Les auteurs émettent l'hypothèse que cet effet bénéfique d'une espèce compagne est davantage attribuable à une meilleure disponibilité en lumière pour le pin gris qu'à une plus grande disponibilité en éléments nutritifs, comparativement à un peuplement pur de pin gris; cet effet bénéfique n'a pas été observé dans le cas du peuplier faux-tremble même s'il améliore tout autant la disponibilité en éléments nutritifs.

Rôle dans l'écosystème

Le bouleau à papier participe au prélèvement et à la mise en circuit des éléments minéraux (MacLean et Wein 1977a) favorisant le maintien de la fertilité du sol (Haeussler et Coates 1986). Comme il a été mentionné précédemment (voir la section portant sur les exigences en éléments nutritifs) et sur la base des travaux de Tappeiner et Alm (1975), la litière d'un peuplement de bouleau est relativement riche (comparativement à un peuplement de pin rouge ou d'autres conifères) en calcium, potassium, magnésium, phosphore et bore et relativement réduite en manganèse, aluminium, fer et zinc. Les taux plus élevés sont attribuables à un rythme de décomposition plus rapide que pour une litière de conifères.

Un peuplement en régénération de bouleau à papier sert de lieu de broutage à l'orignal et au chevreuil durant l'été (Aldous 1952, Safford et Jacobs 1983). En hiver, le bouleau contribue pour plus de 31 % au régime alimentaire de l'orignal (McNicol et Gilbert 1980). Toutefois, l'orignal préfère, en ordre, les saules et le tremble au bouleau blanc, qui est moins digestible que les deux premières espèces (Schwartz *et al.* 1988). Lorsqu'il est brouté en début de saison, une nouvelle feuillaison peut survenir, mais ces feuilles plus petites sont généralement moins broutées par l'orignal, probablement en raison d'une teneur accrue de substances allélochimiques de défense (Miquelle 1983). Par ailleurs, des gouttelettes de résine s'accumulent davantage sur les ramilles juvéniles que sur des ramilles matures et leur confèrent un certain niveau de défense contre le broutage (Bryant *et al.* 1983). Ces gouttelettes sont notamment constituées de triterpènes (les acides papyriférique et pendulique) (Taipale *et al.* 1994). En Ontario, Brusnyk et Gilbert (1983) ont estimé, sur une période de deux ans, que parmi dix espèces broutées par l'orignal, le noisetier, le bouleau à papier, l'érable à épis, le tremble et les saules ont représenté environ 87 % de la consommation. Pour une station, cette étude a classé le bouleau au cinquième rang de préférence des dix espèces considérées. Au Québec, en Abitibi-ouest, Bourque (1982) a étudié de près la nutrition hivernale de l'orignal et souligne que l'essentiel du régime alimentaire (98,3 %) repose sur 15 espèces. Alors que les saules occupent de loin la première place (38,3 %), le bouleau blanc vient en troisième position avec 6,8 %. Newton *et al.* (1989) ont classé le bouleau à papier comme étant une espèce préférée ou commune à la diète hivernale du chevreuil et de l'orignal. La digestibilité de la cellulose contenue dans la pousse annuelle du bouleau à papier (la cellulose représente 13,5 % de l'échantillon sec) s'établit à 20,7 %, soit une valeur au-dessus de la moyenne (16,9 %) de 18 espèces

broutées par le chevreuil et rencontrées dans l'état de New York. La digestibilité des autres composantes est également supérieure à la moyenne (Robbins et Moen 1975). En Gaspésie, Crête et Bédard (1975) soulignent que l'érable à épis, le sapin baumier, le noisetier et le bouleau à papier constituent l'essentiel de la diète hivernale de l'orignal. Dans l'état du Maine, Crawford (1982) a démontré que les feuilles du bouleau contribuent pour respectivement 9,3 % et 4,3 % aux régimes alimentaires estival et automnal du chevreuil. Une autre étude réalisée dans le Maine sur des stations défoliées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, ou défoliées puis coupées, ou défoliées, coupées puis brûlées, ou encore intactes, montre qu'en moyenne le bouleau à papier représente 5,6 et 7,0 % du poids frais total des espèces consommées par le chevreuil et l'orignal respectivement (Crawford *et al.* 1993).

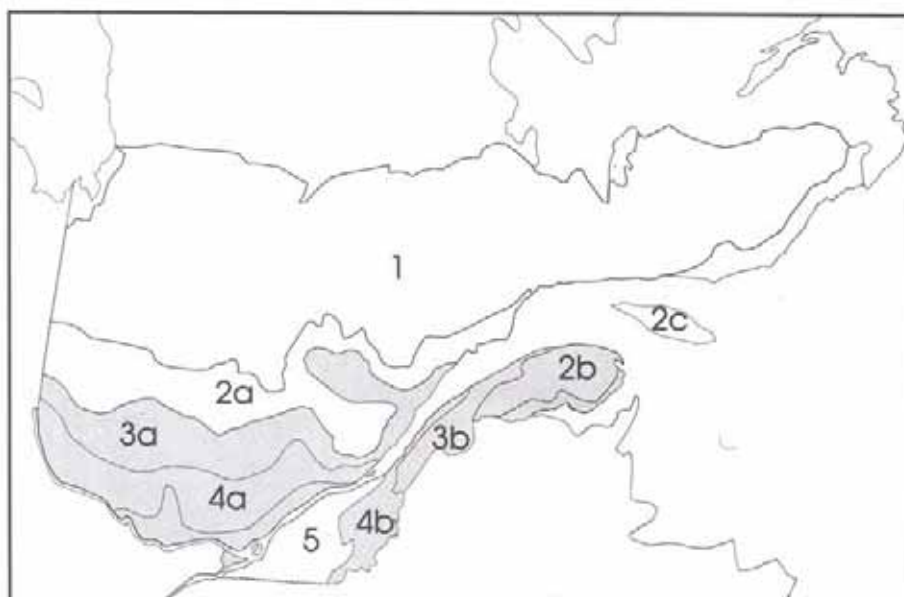
Il est aussi une source importante de nourriture pour le castor, les oiseaux et les petits animaux (Haeussler et Coates 1986, Safford et Jacobs 1983). Après le peuplier faux-tremble, le bouleau est une espèce préférée du castor pour ses ouvrages. Une étude réalisée dans le Parc des Grands Jardins indique que le diamètre moyen des individus prélevés est de 16,7 cm, les plus petits individus n'étant que rarement utilisés (Bordage et Fillion 1988). Toutefois, une étude récente a montré que le bouleau blanc n'est pas utilisé préférentiellement tant pour la construction du barrage que pour servir à l'alimentation hivernale du castor (Doucet *et al.* 1994). Au Vermont, Runde et Capen (1987) ont noté que la mésange à tête noire utilise des cavités du bouleau pour y faire son nid. Contrairement à plusieurs autres espèces, celle-ci n'est pas endommagée (dommages observés à l'écorce) ni fréquentée durant l'hiver par le porc-épic (Tenneson et Oring 1985).

Les bourgeons et l'écorce servent de nourriture hivernale aux lièvres. Une étude alimentaire du lièvre démontre qu'il existe un gradient latitudinal de préférence. Les ramilles matures sont consommées par les lièvres sans égard à leur origine géographique, alors qu'ils semblent faire une discrimination à l'endroit des ramilles juvéniles sur la base de leur origine; cette préférence diminue avec une augmentation de la latitude (Swihart *et al.* 1994). Il semble qu'en milieu boréal l'espèce produise davantage de substances de défense au broutage hivernal qu'en milieu plus tempéré, en raison d'une faible disponibilité d'éléments nutritifs qui favorise cette production (Bryant *et al.* 1983). Les travaux de Bryant *et al.* (1994) de même que ceux cités précédemment démontrent clairement l'existence d'un patron biogéographique de défense contre les brouteurs (notamment le lièvre) en milieu boréal. Les conclusions générales sont que la

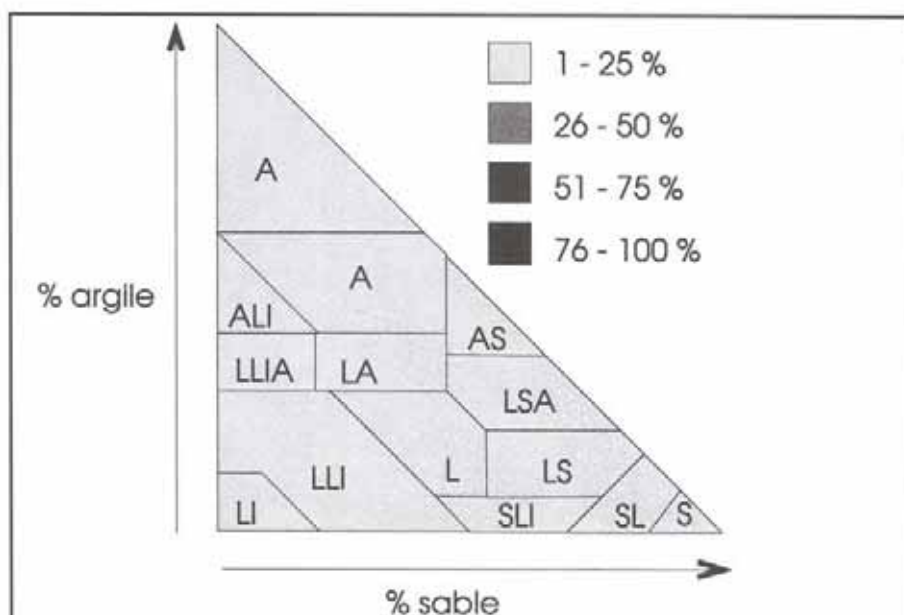
variation climatique qui s'est développée à travers l'Amérique du Nord subarctique après l'âge glaciaire a produit un patron géographique de l'évolution de la faune. Les effets sur la végétation ont influencé l'intensité du broutage sélectif par les mammifères en hiver, conduisant à un gradient biogéographique de défense chimique au stade juvénile contre le broutage hivernal.

Alors que le bouleau à papier exerce une compétition parfois forte à l'endroit d'une régénération résineuse sur certaines stations, il devient une espèce cultivée sur d'autres. Une étude à long terme a démontré les possibilités de cultiver une régénération naturelle de bouleau à papier, pour autant qu'elle soit dégagée des tiges de compétition en bas âge (LaBonte et Nash 1978, LaBonte et Leso 1990). Même en effectuant des travaux qui stimulent la germination et la croissance juvénile du bouleau, il faudra le dégager rapidement de la compétition exercée par les framboisiers et le cerisier de Pennsylvanie pour assurer son établissement (Marquis 1965). Des plantations de bouleau à papier peuvent aussi être envisagées, mais en y apportant de grands soins (Bjorkbom 1972).

CERISIER DE PENNSYLVANIE *Prunus pensylvanica* L.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

CERISIER DE PENNSYLVANIE

[ROSACÉES]

Prunus pensylvanica L. var. *pensylvanica*

Caractères diagnostiques

TAILLE : 3-12 (-15) m de hauteur, 10-30 cm de diamètre.

ÉCORCE : mince, papyracée, luisante, brun rougeâtre, marquée de lenticelles orangées saillantes et allongées horizontalement, s'exfoliant un peu et devenant fissurées avec l'âge.

RAMEAUX : grêles, rougeâtres, luisants, glabres; bourgeons de l'extrémité des rameaux groupés par trois, 3-4 mm de longueur.

FEUILLES : alternes, simples, lancéolées, acuminées, finement dentées, 6-12 cm de longueur; luisantes sur les deux faces, plus pâles inférieurement.

FLEURS : grandes, blanches, hermaphrodites, réunies en ombelles ou en corymbes; floraison en mai-juin.

FRUITS : drupes globuleuses, rouge vif, en groupes de 2 à 6, longuement pédonculées, 4-7 mm de diamètre : à maturité en août-septembre.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce boréale nord-américaine. La variété *pensylvanica* se rencontre depuis la Colombie-Britannique et les Territoires du Nord-Ouest jusqu'au Labrador et à Terre-Neuve et vers le sud jusqu'en Caroline du Nord. Au Québec, l'aire du cerisier de Pennsylvanie s'étend jusqu'au 56° degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 2b, 3 et 4 et à un degré moindre dans la région 2a.

STATION. Le cerisier de Pennsylvanie se retrouve rarement dans la forêt parvenue à maturité. On le trouve surtout dans les éclaircies, les brûlis, les secteurs récemment déboisés et le long des rivières (Hosie 1980), où il forme un couvert dense, seul ou en association avec d'autres espèces de feuillus de lumière de transition. Il peut croître sur différents types de sol avec un faible pourcentage d'occupation. Le cerisier de Pennsylvanie ne se rencontre pas sur des terres abandonnées par l'agriculture et colonise des stations forestières d'au moins 0,1 ha de superficie (Marks 1971). À l'intérieur de son aire de distribution, il se retrouve sur des stations dont le nombre annuel

moyen de jours où la température est inférieure à 0° C varie de 90 à 180 et où les précipitations annuelles moyennes varient de 410 à 2030 mm (Wendel 1990).

Les tableaux 4 et 5 fournissent les pourcentages moyens de fréquence et de couverture du cerisier en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, le cerisier est principalement associé à des origines de feu et de coupe totale dans les régions 3a et 2b et de coupe totale et naturelle dans les régions 3b et 4. Il est principalement associé à des dépôts glaciaires, quoiqu'il se retrouve aussi de façon importante sur des dépôts fluvioglaciaires dans les régions 3a et de pente dans la région 2b. Il se retrouve surtout sur des stations où un humus de type mor ou moder se développe; un humus moder prédomine dans la région 4a. Ces stations sont caractérisées principalement par des sols (horizon B) de texture moyenne et grossière où le drainage varie de bon à imparfait.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. Le cerisier croît habituellement sur une station caractérisée par une teneur en éléments minéraux variant de pauvre à moyennement riche. Il occupe généralement un sol dont le pH varie de 5,0 à 6,0 (Spurway 1941), mais se retrouve aussi sur des stations de pH 4,0. Le cerisier est une espèce adaptée à des cycles de perturbation et présente une exigence élevée en azote pour supporter sa forte productivité (Covington et Aber 1980), qui d'ailleurs augmente avec une augmentation de la disponibilité en N, P et K (Elliott et White 1993). Le cerisier est une espèce exigeante en azote mais qui accumule peu de calcium dans le bois et l'écorce (Mou *et al.* 1993). Bien que la semence de l'espèce germe plus facilement en présence de nitrate (Auchmoody 1979), les travaux de Truax *et al.* (1994) indiquent que l'activité foliaire de la nitrate réductase est très faible, qu'une fertilisation azotée ne stimule pas cette activité (contrairement au framboisier) et qu'en conséquence le cerisier serait davantage adapté à prélever l'azote sous forme de NH_4^+ , rendant celui-ci moins disponible aux bactéries nitrifiantes. Les auteurs émettent l'hypothèse que le passage du framboisier au cerisier au cours de la succession serait, le cas échéant, partiellement attribuable à une

Tableau 4. Caractéristiques stationnelles du cerisier de Pennsylvanie arbustif (< 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE		37	5	138	52	5	116	23	5	127	0	0	0	43.5	5	131	13	5	128	27	5	140	4	5	91	8	5	187
BR		2	5	76	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CHT		49.5	5	117	30	10	133	51	5	155	0	0	0	27.5	5	134	42	5	148	32.5	10	143	51	10	161	38	5	187
CT		4	5	77	5	5	105	8	5	134	0	0	0	3	5	133	5	5	127	0	0	0	1	5	0	0	0	0
ES		0.5	5	94	1	5	91	1	5	5	0	0	0	1	5	72	2	5	137	2	5	84	2	5	15	5	142	
FR		6	5	119	11	5	82	14	5	88	0	0	0	23	5	143	36	5	149	37.5	5	141	39	5	164	38	5	89
NA		1	5	47	1	10	89	3	10	103	0	0	0	1	10	161	2	10	95	1	10	89	3	5	1	5	100	
P																												
DÉPÔT		50	5	121	57	5	131	71	5	149	0	0	0	57	5	138	72	5	138	51	5	164	85.5	5	189	52.3	5	167
Dépôts glaciaires		10	5	81	10	5	93	0	0	0	0	0	0	16	5	124	7	10	116	20.4	10	129	2	10	2	5	5	0
D. fluvioglaciaires		0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	1	10	115	2	10	89	1	5	0.5	5	0	0	0	0	0
D. fluviales		35	5	122	19	5	93	0	0	0	0	0	0	4	5	72	0	0	0	3	5	83	0.5	5	2.2	5	5	155
D. lacustres		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	5	72	2	5	131	1	5	57	0	0	0	0	0	0
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	10	111	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D. littoraux marins		0.5	5	1	5	0.5	5	0.5	5	0	0	0	0	1.5	5	109	1.5	5	86	2	10	100	2	5	63	2.5	5	5
D. organiques		0	0	0	1	5	115	26.5	5	143	0	0	0	0	0	0	10	5	110	1	5	3	10	89	1	5	67	
D. pentes & altérations		0	0	0	1	5	70	0	0	0	0	0	0	2	10	83	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	5	94	
D. éoliens		2.5	5	77	10	5	112	1	5	5	0	0	0	8.5	5	115	3	10	86	17.6	5	151	6	5	111	5	5	61
Substratum rocheux		2	5	132	1	10	178	0	0	0	0	0	0	3	5	116	2	10	109	3	5	128	0.5	5	2	5	71	
D. très minces (<25 cm)																												
TYPE D'HUMUS		0.5	5	0.8	5	1	5	0	0	0	0	0	0	1	5	5	6	5	147	5	5	129	8	5	18	5	151	
Mull		6	10	96	13	5	129	11	5	134	0	0	0	26	5	147	33	5	142	49	5	167	35	5	176	47	5	180
Moder		85	5	123	81	5	133	84	5	154	0	0	0	69	5	126	56.3	5	149	42	5	150	51	5	161	24	5	152
Mer		8	5	139	3.5	5	123	1.5	5	98	0	0	0	2	10	163	1.3	5	93	1	5	86	3	5	3	5	5	
Tourbe		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	5	
Anmoor		0.5	5	0.8	5	0.5	5	0.5	5	5	0	0	0	1.5	5	196	1.4	5	94	2	10	140	2	5	99	2	5	
Sol organique		0	0	0	0.9	5	150	2	10	146	0	0	0	0.5	10	166	2	10	98	1	10	106	1	5	4	5	145	
Aucun																												

Tableau 4. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT															
		1				2a				2b				2c			
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F
TEXTURE DE L'HORIZON B		22	5	131	7	5	78	2	5	71	0	0	0	0	0	0	0
Fine		23	5	103	36	5	143	96	5	146	0	0	0	0	0	0	0
Moyenne		55	5	117	57	5	111	2	5	87	0	0	0	0	0	0	0
Grossière																	
DRAINAGE		0	0	0	1	5	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1		3.5	5	123	4	5	128	1	5	0	0	0	0	4.5	5	92	3
2		28	5	123	40.5	5	116	18	5	129	0	0	0	36	5	139	28
3		35	5	124	35	5	137	76	5	152	0	0	0	43	5	126	53
4		28.5	5	121	15	5	112	4	5	89	0	0	0	12.5	5	158	13
5		4	5	140	3.5	5	118	0	0	0	0	0	0	2	5	76	2
6		1	5	1	5	92	1	5	0	0	0	0	0	1.5	5	195	1
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	5	98	0
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		401		883		406		0		1 098		673		699		173	
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550		3 276		1 377		510		3 551		2 463		3 546		605	
Fréquence (%)		11		27		29		0		31		27		20		29	

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note: Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

Tableau 5. Caractéristiques stationnelles du cerisier de Pennsylvanie arborescent (> 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%) de la couverture)

RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																											
1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5			
F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	
ORIGINE																											
BR	37	10	108	51	10	110	26	10	128	0	0	0	43.5	10	103	18	10	94	24	10	94	4	10	130	8	5	104
CHT	1	5		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	5		0	0	0	0	0	0	0	0	
CT	49	10	86	29	10	100	55	10	101	0	0	0	27.5	10	92	36	10	105	36	10	84	56	10	94	48	10	84
ES	6	5	71	4	10	115	6	10	96	0	0	0	3	10	92	3.2	10	101	0.4	5		2	5		0	0	0
FR	0	0	0	2	10	98	1	10	116	0	0	0	1	10	84	2	10	89	1	5	132	2	5		16	10	91
NA	7	10	104	14	10	85	12	10	98	0	0	0	25	10	90	40.4	10	83	38.2	10	83	35	10	152	28	10	95
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	5		1	5		0	0	0	
DÉPÔT																											
Dépôts glaciaires	48	10	88	64	10	100	74.5	10	105	0	0	0	64	10	96	61	10	89	54.3	10	85	88	10	100	47.5	10	85
D. fluvio-glaciaires	6	10	79	9	10	96	0.25	5		0	0	0	12	10	94	2.5	10	110	19.4	10	90	2	5		1	10	86
D. fluviatiles	0	0	0	1	5		0	0	0	0	0	0	1	10	88	2	10	73	1	10	46	1	5		0	0	0
D. lacustres	41	10	100	14	10	100	0	0	0	0	0	0	4	10	89	0	0	0	3	10	62	0	0	0	2	5	38
D. marins	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	10	89	1	10	86	1	5		0	0	0	38.5	10	95
D. littoraux marins	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	5	48	0	0	0	0	0	0	1	10	150
D. organiques	0	0	0	1	5	31	1	5		0	0	0	0.5	5	38	1	10	89	0	0	0	1	5		2	10	28
D. pentes & altérations	0	0	0	1	10	53	24	10	103	0	0	0	0	0	0	10	10	95	0.5	5		4	20	110	1	10	57
D. éoliens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	
Substratum rocheux	3	56	74	8	5	88	0.25	5	103	0	0	0	7.5	10	100	19	10	85	17.5	10	84	4	5	47	5	10	82
D. très minces (<25 cm)	2	5		2	10	99	0	0	0	0	0	0	3	10	72	2	10	89	3.3	10	81	0	0	0	1	5	
TYPE D'HUMUS																											
Mull	1	5		1	10	73	1	5		0	0	0	1	10	90	7.5	10	96	5	10	78	8	10	109	13	10	89
Modér	10	10	99	14	10	108	14	10	86	0	0	0	27	10	93	31	10	92	50	10	89	40	10	105	55.7	10	90
Mor	85	10	98	82	10	102	82	10	109	0	0	0	70	10	97	58	10	93	42	10	88	47	10	111	22.6	10	93
Tourbe	4	5	89	2	5	77	1	5	99	0	0	0	1	5	38	2	10	127	1	10	82	4	5	100	2	5	38
Anmoor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	5	64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7	5	94
Sol organique	0	0	0	1	5	38	1	5	94	0	0	0	0.5	5	64	1	10	114	1	5	63	1	5		2	10	84
Aucun	0	0	0	0	0	0	1	10	69	0	0	0	0	0	0	0.5	5		1	5		0	0	0	4	10	103

Tableau 5. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
TEXTURE DE L'HORIZON B		29.5	10	102	6	10	110	2.2	10	117	0	0	0	2	10	79	3	10	108	1	5	2	5	4	5	101		
Fine		20	10	87	43	10	102	96.4	10	107	0	0	0	43	10	95	63	10	97	41	10	86	79	10	95	47	10	87
Moyenne		50.5	10	82	51	10	101	1.4	10		0	0	0	55	10	93	34	10	79	58	10	88	19	10	108	49	10	83
Grossière																												
DRAINAGE		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1		4	10	134	2	5	85	0	0	0	0	0	0	3.5	5	105	2	5	64	3	10	95	1	5	2.9	10	102	
2		23	10	96	41	10	109	16.3	10	114	0	0	0	33.2	10	94	25.5	10	95	40.3	10	92	25	10	92	22.7	10	93
3		36	10	88	40	10	94	78.4	10	104	0	0	0	48	10	92	58	10	88	46	10	85	38	10	104	36.7	10	84
4		33	10	101	14	10	105	4	5	48	0	0	0	13.3	10	94	12	10	88	8.4	10	96	29	10	108	31.7	10	94
5		4	10	104	2	10	105	0.3	5		0	0	0	1.5	5	98	2	5	113	1	10	80	6	5	4	5	35	
6		0	0	0	1	5	51	1	5	99	0	0	0	0.5	5	64	0.5	5	94	0.3	5	1	5	1	5	5		
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	50	0	0	1	10	116	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		147			616			282			0			919			479			571			107			278		
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550			3 276			1 377			510			3 551			2 463			3 546			605			2 200		
Fréquence (%)		4			19			20			0			26			19			16			18			13		

Légende:Perturbations d'origine:

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note: Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

diminution de la teneur en nitrate dans le sol en raison du prélèvement en ammonium par le cerisier, ce qui crée des conditions moins favorables au framboisier.

Dans le New Hampshire, Hughes et Fahey (1994) notent que 15 ans après une perturbation, le parterre forestier reçoit une quantité relativement importante de débris ligneux de cerisier et de feuilles, tous deux faibles en azote, ce qui conduit à un taux de décomposition plus lent et susceptible d'influencer les processus de succession. L'arrivée relativement rapide de débris ligneux de cerisier reflète sa courte espérance de vie et peut-être aussi son faible potentiel de compétition pour des ressources environnementales limitées au moment où d'autres espèces font leur apparition.

EXIGENCES EN EAU. Le cerisier de Pennsylvanie se développe sur des stations moyennement sèches (Bell 1991).

EXIGENCES EN LUMIÈRE. Il est très intolérant à l'ombre (Fulton 1974). Comparativement à des espèces qui surviennent plus tard dans la succession (bouleau jaune, érable à sucre et hêtre à grandes feuilles), les feuilles du cerisier ont une conductance stomatique et une photosynthèse plus élevées, ce qui peut avoir des conséquences sur le potentiel de résilience d'une station à la suite d'une perturbation (Amthor *et al.* 1990).

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. Le cerisier de Pennsylvanie est une espèce typique du mode de reproduction par graines enfouies (Marks 1974, Scheiner *et al.* 1988). Il produit des semences qui demeurent viables de 75 à 150 ans (Graber et Thompson 1978). Ces résultats rejoignent ceux de Marquis (1975) qui souligne que les semences demeurent viables dans l'humus durant de nombreuses décennies, ce qui explique le mode de recrutement de cette espèce après une perturbation. Les travaux de ces auteurs indiquent toutefois que 71,1 % des graines récoltées dans des sols provenaient de peuplements âgés de 95 ans et moins et qu'il est difficile d'établir une tendance nette de possibilité de germination entre 95 et 200 ans. La majeure partie des graines qui ont germé provenaient de la couche d'humus H, plus particulièrement dans des peuplements âgés (Graber et Thompson 1978). Après une coupe dans le Maine, White (1991) souligne que le cerisier n'envahit la station que par reproduction sexuée. Marks (1974) a dénombré une possibilité de 2 761 500 fruits par hectare et par année produits par

un peuplement pur de cerisier. Il a également déterminé à 49,4 le nombre de graines enfouies par mètre carré dans le parterre d'une forêt non perturbée. Une autre étude estime une variation de 1 à 111 le nombre de graines viables enfouies par mètre carré dans le sol de peuplements de divers âges (Marks 1974). La propagation des semences est assurée par les petits mammifères et les oiseaux (Fulton 1974). Toutefois, Graber et Thompson (1978) soulignent que pratiquement aucune graine de cerisier n'est déposée par les oiseaux sur le parterre de peuplements âgés de 95 ans ou de plus de 200 ans. L'augmentation de la nitrification après une coupe favorise la germination des graines (Auchmoody 1979), ce qui indique qu'une fertilisation azotée sous forme de nitrate avant la récolte finale pourrait réduire la banque de semences viables enfouies et par conséquent réduire la venue de cette espèce après une coupe.

Le cerisier peut aussi se reproduire par drageonnement ou par rejets de souche (Fulton 1974), une fois les tiges-mères en place. Dans la région de Pohéngamook, nous avons mesuré qu'une tige coupée de cerisier (âgée d'environ 12 ans) produit en moyenne 5,2 rejets par souche de 76,2 cm de hauteur après un an.

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. Le cerisier atteint une hauteur moyenne de 10 à 12 m et une espérance de vie d'environ 25 à 30 ans. Dans le New Hampshire, Bicknell (1982) rapporte que l'accroissement annuel en hauteur atteint un sommet de 1,4 m par année à l'âge de trois ans. De plus, Bicknell (1982) note que la croissance en hauteur se poursuit durant toute la saison de croissance et l'espèce conserve ses feuilles physiologiquement actives sur une période de temps plus longue à l'automne, que des espèces qui apparaissent plus tard dans la succession (Amthor *et al.* 1990). Mou *et al.* (1993) soulignent que le système racinaire du cerisier peut s'étendre à plusieurs mètres de la tige pour explorer un grand volume de sol et y retrouver des micro-sites plus fertiles. Marks (1974) note que des peuplements âgés de 4 à 14 ans ont un système racinaire peu profond, généralement de moins de 36 cm, mais bien étendu.

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. Le cerisier émerge très rapidement et vigoureusement du sol après une coupe (Fulton 1974) où, sur certaines stations, il forme une composante importante des nouvelles tiges (White 1991). Plus la densité de la régénération du cerisier est élevée, plus la hauteur totale des plants et leur croissance relative en hauteur est réduite, en raison d'une compétition intraspécifique qui débute dès les

premières années après la coupe (Shabel et Peart 1944). Huit ans après une coupe forestière, Leak (1988) souligne que le cerisier est plus abondant sur des stations de coupe totale, comparativement à des stations de coupe à diamètre limité. En 1938 dans le centre de la Nouvelle-Angleterre, un ouragan a détruit 253 000 hectares de forêt, principalement des peuplements de pin blanc. Le cerisier de Pennsylvanie a été la première espèce dominante avec 5000 tiges par hectare. Après dix ans, il a progressivement décliné pour disparaître en 1978, après 40 ans (Hibbs 1983).

Une étude comparative de la végétation ligneuse de 131 peuplements issus de coupes à blanc de pessières à épinette noire et de 250 peuplements régénérés à la suite de feux naturels a été réalisée en Ontario par Carleton et MacLellan (1994). Il appert de façon évidente que le type et l'intensité des perturbations en forêt boréale déterminent des patrons de rétablissement différents. Ainsi, le cerisier est plus fréquent et plus abondant dans les peuplements issus de coupes que chez ceux issus de feux.

À l'Institut forestier national de Petawawa, Hendrickson (1988) a comparé, sur une période de quatre ans, la résurgence de la végétation et son contenu en éléments nutritifs entre deux méthodes de coupe d'un peuplement âgé de 95 ans et composé principalement de pin rouge (28 %), de tremble (28 %) et de pin blanc (16 %). La densité du cerisier mesurée un et deux ans après la coupe est plus élevée à la suite d'une coupe par arbres entiers, comparativement à une coupe conventionnelle. Les concentrations foliaires en N et K sont significativement plus élevées quatre ans après une coupe conventionnelle (probablement le résultat d'une moins grande disponibilité de ces éléments dans le parterre d'une coupe d'arbres entiers), alors que les concentrations en Ca et Mg sont similaires à celles mesurées sur un parterre de coupe par arbres entiers (Hendrickson 1988). Marks (1974) souligne que le cerisier peut rapidement prélever les éléments nutritifs devenus disponibles après une coupe, ce qui peut expliquer en partie sa position dominante en début de succession.

Dans le New Hampshire, Mou *et al.* (1993) ont étudié les patrons de succession au cours des six années qui ont suivi une coupe forestière avec un sol non perturbé, un sol scarifié ou un sol fortement perturbé (couche minérale exposée). Après un an, il y a significativement plus de cerisier sur les stations fortement perturbées (119 800 tiges à l'hectare) que sur les stations non perturbées (43 200 tiges à l'hectare). Le même patron demeure après 6 ans avec toutefois une quantité moindre de tiges à l'hectare, en raison d'une forte compétition intraspécifique. Dès la première

année, l'accumulation de biomasse a été la plus forte sur les stations non perturbées (1,5 t/ha), comparativement aux stations fortement perturbées (0,6 t/ha) et le phénomène s'est poursuivi jusqu'à la sixième année. Ceci s'explique par la plus faible disponibilité d'éléments nutritifs et la plus forte compétition sur la station perturbée, comparativement à la station non perturbée (Mou *et al.* 1993).

À la suite d'une mortalité dans un couvert forestier causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'état du Maine, Osawa (1994) a établi une relation entre deux groupes d'espèces végétales (sapin, épinette et bouleau à papier pour l'un et cerisier de Pennsylvanie et framboisier pour l'autre) qui se sont régénérés différemment selon un gradient de perturbation du couvert. Il appert que le cerisier, à l'instar du framboisier, se régénère et croît davantage là où la mortalité du sapin est de l'ordre de 100 %.

Au Nouveau-Brunswick, Wall (1986) note que le nodule noir du cerisier (*Apiosporina morbosa*) dans de jeunes peuplements de cerisier (âgés de 1 à 9 ans) survient plus tôt après une coupe qu'après un feu et que cette maladie tend à devenir plus prononcée chez les plus gros sujets dominants que chez des sujets supprimés. Le nodule noir est susceptible d'entraîner la mort d'individus atteints gravement. Il semblerait que l'espèce investisse peu dans la production de substances de défense, ce qui expliquerait sa susceptibilité élevée à des insectes et pathogènes (Hughes et Fahey 1994).

En Abitibi au Québec, Harvey et Bergeron (1989) notent qu'après une coupe, le cerisier de Pennsylvanie se retrouve principalement sur des stations où la texture voisine celle d'un loam sableux avec un humus d'environ huit centimètres.

FEU. Le taux de germination des semences enfouies dans le sol augmente après le passage d'un feu (Fulton 1974).

PRÉPARATION DU TERRAIN. En général, les espèces de transition qui se régénèrent par semences enfouies sont plus abondantes sur les stations perturbées où la matière organique de surface a été enlevée (Roberts et Dong 1993). Ces auteurs ont noté une plus grande densité (tiges/m²) de cerisier sur les stations perturbées, comparativement aux stations où la surface du sol est demeurée intacte; toutefois, ces différences avaient disparues la troisième année. Dans l'est du Québec, Jobidon (1990) n'a relevé la présence en faible densité du cerisier qu'après une préparation de terrain par disques; il était absent des parcelles préparées par la pelle en V ou par le râteau.

Dans le New Hampshire, Thurston *et al.* (1992) ont étudié, sur une période de 18 ans, les facteurs responsables de l'établissement et de la survie de la régénération feuillue dans deux bassins de 12 et 36 ha de superficie qui, avant la coupe, supportaient des peuplements composés d'érable à sucre, de hêtre et de bouleau jaune. Un et deux ans après la perturbation, la densité du cerisier était principalement et positivement associée à l'intensité de la scarification et, à un degré moindre, négativement associée à l'abondance des débris de coupe grossiers. La corrélation positive avec la scarification n'est pas surprenante et s'explique par le mode de recrutement du cerisier (semences enfouies dont la germination est stimulée par la nitrification); l'association négative avec l'abondance des débris s'explique par un manque d'espace pour le cerisier là où ces débris sont les plus abondants. Dix-huit ans après la perturbation, les caractéristiques physiques de la station qui prévalaient après la coupe (la scarification et principalement l'abondance des débris de coupe grossiers) expliquent davantage la densité du cerisier, par rapport à la densité mesurée après un an. En somme, les auteurs soulignent l'importance qu'il convient d'attribuer aux facteurs physiques de la station pour comprendre les patrons d'établissement des espèces de début de succession, et aux facteurs biotiques (présence de semences, de semis ou de rejets) en ce qui a trait aux patrons d'établissement d'espèces plus avancées dans la succession.

Comparativement à une densité de 43 200 tiges à l'hectare, un an après une coupe où le sol n'est pas perturbé, Mou *et al.* (1993) en ont dénombré 134 600 sur des parcelles scarifiées (sans exposition du sol minéral). Les mêmes valeurs atteignent respectivement 22 600 et 53 900 tiges à l'hectare après six ans. Ils ont noté un taux de germination du cerisier de 83 tiges par m² sur des stations non perturbées et de 297 tiges par m² sur des stations scarifiées. Toutes espèces confondues, l'accumulation de biomasse après six ans était semblable sur les parcelles non perturbées et scarifiées mais supérieure à celle des parcelles fortement perturbées (sol minéral exposé). Toutefois les auteurs de l'étude soulignent qu'ils ne peuvent proposer de mesures précises concernant la scarification pour aider à prédire les patrons exacts de succession (Mou *et al.* 1993). D'ailleurs, Hornbeck et Leak (1992) notent la variabilité d'occurrence du cerisier selon divers types de perturbation du sol.

Le cerisier est avantagé après un scarifiage par disques ou râpeaux, suivi d'un dégagement manuel; il est moins abondant sur les stations qui n'ont pas été préparées ou qui ont été préparées par une méthode chimique (Ohmann 1982).

DÉGAGEMENT MANUEL. La coupe du cerisier ne fait que stimuler les repousses. Aldous (1952) a rapporté des augmentations de taux de croissance de 88 à 121 %, après quatre années de coupes successives. Une coupe manuelle en saison feuillée (juillet à septembre) conduit aux meilleures réactions de croissance de conifères, en raison d'un moins fort dynamisme des rejets, comparativement à d'autres périodes de coupe (Jobidon et Charette 1992). Les mois de juillet et d'août sont les plus propices pour couper le cerisier, alors que le taux de mortalité des rejets est le plus élevé, comparativement à des coupes effectuées en juin, septembre et octobre. Il en va de même pour la croissance en hauteur des pousses (FRDF 1988). La hauteur du point de coupe exerce une influence significative sur la mortalité subséquente des rejets. Le FRDF (1988) a testé quatre hauteurs de coupe, soit 0 cm (au niveau du sol), 15 cm, 45 cm et 75 cm, qui ont respectivement conduit à des taux de mortalité de 31, 62, 21 et 11 % des rejets; la coupe à 15 cm du sol donne les meilleurs résultats. La longueur totale des rejets n'est pas influencée par la hauteur du point de coupe; toutefois, la hauteur relative moyenne des rejets par rapport au sol s'accroît avec une augmentation de la hauteur de coupe.

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. Le cerisier est très susceptible au 2,4-D et il peut être facilement maîtrisé (Chemagro Corporation 1953, Fulton 1974). Un traitement de souche du cerisier ne maîtrise pas complètement la venue de rejets, neuf ans après l'application (Bjorkbom 1972).
- Hexazinone. L'application à la mi-juillet d'hexazinone au taux de 4 kg i.a./ha n'a maîtrisé que modérément le cerisier (Sutton 1984). Reynolds, Pitt *et al.* (1991) ne sont pas parvenus à maîtriser le cerisier avec des formulations liquide ou granulaire d'hexazinone.

Au Nouveau-Brunswick, une application aérienne d'hexazinone à des doses variant de 2 à 4 kg/ha à la fin d'août a procuré de bons résultats de maîtrise du cerisier, sans effets nuisibles pour la plantation d'épinette noire ou au sapin régénéré naturellement (Reynolds *et al.* 1986).

Quatre ans après un traitement réalisé au Minnesota, Alm et Whorton (1988) ont obtenu une maîtrise satisfaisante avec des applications de *Velpar-L* en avril, mai ou juillet.

Dans le Maine, des bleuetières traitées à l'hexazinone au printemps, à une dose de 2,2 kg/ha, ont connu des rendements supérieurs, qui sont le

résultat de la maîtrise des espèces de compétition en place dont le cerisier (Yarborough et Bhowmik 1986).

Par ailleurs, Maass (1983) souligne qu'un traitement d'automne à l'hexazinone ne procure aucune maîtrise de la repousse de feuillus de lumière, mais qu'un traitement de printemps permet la maîtrise du cerisier.

- Glyphosate. Une dose de glyphosate variant de 0,56 à 2,24 kg i.a./ha assure une excellente maîtrise du cerisier pour une période d'un an (Anonyme 1988). Une dose de 2,2 à 4,5 kg/ha procure une défoliation de 90 % (MacKasey 1983). Six ans après une application foliaire de glyphosate à une dose de 4,0 kg i.a./ha, Sutton (1984) a mesuré des rejets de souches de 50 cm de hauteur.

Dans le Maine, McCormack *et al.* (1980) ont obtenu une maîtrise variant de bonne à excellente de plusieurs espèces, dont le cerisier, à la suite d'une application aérienne de glyphosate. Stasiak *et al.* (1991) ont étudié l'effet d'une double application, en autant d'années, de glyphosate à de faibles doses (0,04 à 0,5 kg/ha) sur la maîtrise du cerisier. Après deux ans, les doses inférieures à 0,5 kg/ha n'ont entraîné qu'une très faible mortalité du cerisier; à une dose de 0,5 kg/ha, la mortalité a atteint 38 %, alors qu'à une dose standard (2,1 kg/ha), la mortalité a atteint 90 %.

- Triclopyr. Le cerisier de Pennsylvanie est très susceptible à un traitement basal de triclopyr effectué en mai, en juillet ou en août (Maass et Arsenault 1986). Une application aérienne de triclopyr à des doses de 2,2 et 4,5 kg/ha a procuré une très bonne maîtrise du cerisier, sur des stations en régénération naturelle d'épinettes rouge et blanche, de pin blanc et de sapin baumier (McCormack *et al.* 1981).

Interférence avec les espèces cultivées

Le cerisier nuit à la croissance des semis résineux s'il n'est pas maîtrisé (Jablanczy 1979). La compétition se situe au niveau de l'eau, des éléments nutritifs et de la lumière. Ruel (1992) note que le sapin baumier demeurera sous couvert et ne pourra s'affranchir de cette compétition que s'il est dégagé. Dans une étude portant sur les effets compétitifs de feuillus de lumière à l'endroit du pin rouge en plantations, White et Elliott (1992) notent que par son très fort indice de surface foliaire et sa forte productivité (exprimée en terme d'accumulation de biomasse), le cerisier exerce une compétition sérieuse à l'endroit du pin rouge.

Il semble qu'une régénération naturelle de feuillus nobles (érable à sucre et frêne d'Amérique) ne soit pas entravée par la présence du cerisier de Pennsylvanie après une coupe (Leak 1988). Toutefois, Safford et Filip (1974) soulignent que le cerisier a largement bénéficié d'une fertilisation (appropriation importante d'éléments nutritifs), au détriment de la régénération de bouleaux blanc et jaune. De même, Marquis (1965) note que la présence du cerisier dans un parterre de coupe de trois ans nuit énormément à la régénération des bouleaux blanc et jaune. Dans l'état de New York, Heitzman et Nyland (1994) ont étudié le patron de développement d'une régénération feuillue sur des parcelles supportant une faible ou une forte densité de cerisier. Vingt ans après la coupe, il appert que les parcelles dominées à l'origine par le cerisier ont significativement moins d'érable à sucre dans l'étage dominant et co-dominant, moins de tiges de cerisier tardif dans l'étage dominant, moins de tiges d'érable à sucre et de moindre surface terrière, un plus faible DHP du frêne d'Amérique et du cerisier tardif et une plus faible hauteur totale du frêne d'Amérique, que les parcelles ne supportant à l'origine qu'une faible densité de cerisier. Les auteurs concluent qu'après la mort du cerisier, les parcelles qui auront supporté une forte densité contiendront alors moins de tiges d'érable à sucre et de cerisier tardif.

Rôle dans l'écosystème

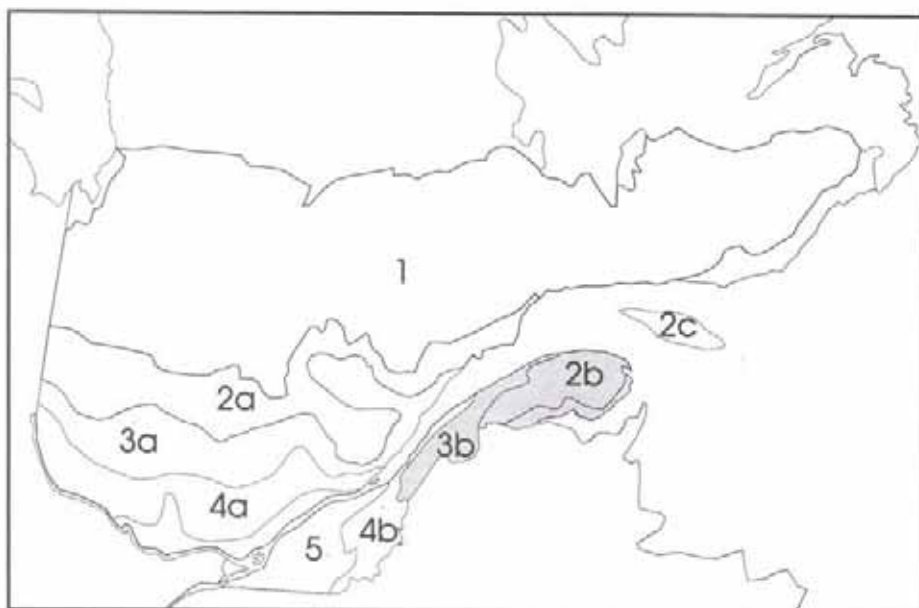
Le cerisier est l'une des composantes alimentaires de l'orignal et du chevreuil (McNicol et Gilbert 1980, Aldous 1952), quoique sa qualité nutritive soit considérée comme intermédiaire (Carter *et al.* 1975). L'orignal broute le cerisier en toutes saisons (Timmermann et McNicol (1988). Toutefois, lorsqu'une nouvelle feuillaison apparaît après un premier broutage, ces nouvelles feuilles sont généralement évitées par l'orignal, en raison d'un contenu élevé en glucosides cyanogénés (substance allélochimique de défense) (Miquelle 1983). Tant le chevreuil que l'orignal préfèrent les plants les plus grands (mesures effectuées au cours des deux années qui ont suivi une coupe forestière et l'envahissement par le cerisier). Les plants broutés présentent ensuite une plus grande croissance relative en hauteur que ceux qui ne le sont pas, de sorte qu'ils conservent un statut dominant. Ce patron de réaction au broutage n'a cependant lieu que sur les stations légèrement (3 tiges/m²) ou modérément (13 tiges/m²) occupées par le cerisier; les plants des stations denses (55 tiges/m²) en cerisier n'ont pas de croissance compensatoire après un broutage et ne peuvent donc pas regagner une position dominante (Shabel et Peart 1994).

Sur une station en Ontario, une étude de préférence alimentaire de l'orignal a classé le cerisier au sixième rang de préférence parmi dix espèces (Brusnyk et Gilbert 1983). Une étude réalisée dans le Maine sur des stations défoliées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, ou défoliées puis coupées, ou défoliées, coupées puis brûlées ou encore intactes, montre qu'en moyenne le cerisier de Pennsylvanie est l'espèce la plus broutée par le chevreuil (8,1 % du poids frais total des 35 espèces broutées) et très broutée par l'orignal (7,0 % du poids frais total des 28 espèces broutées) (Crawford *et al.* 1993). Au Québec, en Abitibi-Ouest, Bourque (1982) a étudié de près la nutrition hivernale de l'orignal et souligne que l'essentiel du régime alimentaire (98,3 %) repose sur 15 espèces. Alors que les saules occupent de loin la première place (38,3 %), le cerisier de Pennsylvanie vient en huitième position avec 4,2 %. Le castor utilise à l'occasion le cerisier pour la construction de sa hutte (Fulton 1974). Plusieurs petits mammifères et oiseaux (25 espèces) mangent le fruit du cerisier (Marks 1974, Fulton 1974). Les bourgeons sont mangés par les gélinottes (Fulton 1974).

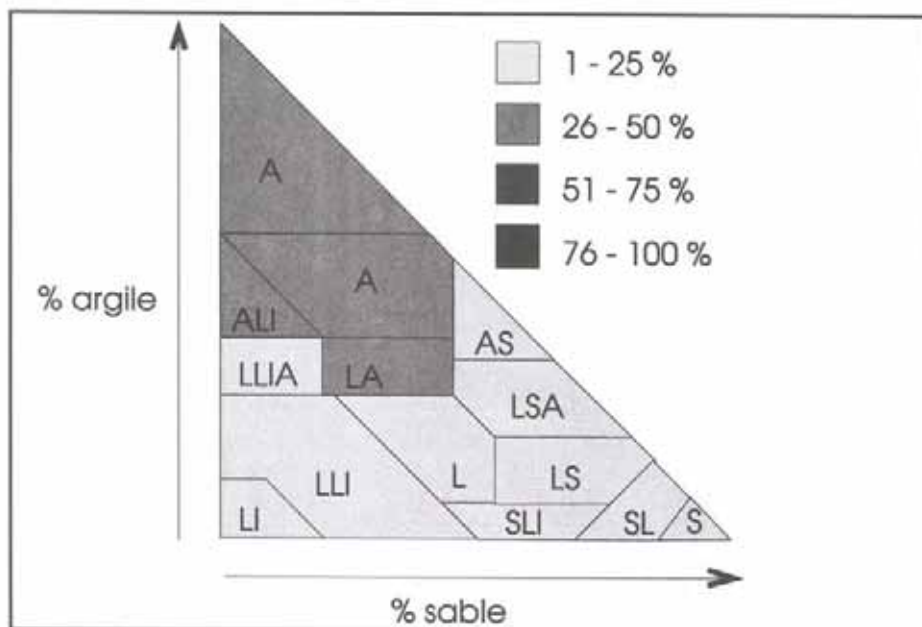
Après une coupe, la venue du cerisier de Pennsylvanie contribue au prélèvement et à la mise en circuit des éléments minéraux (Marks 1974). Cependant, le cerisier est une espèce à la fois exigeante et très productive, ce qui peut, à long terme, entraîner des retombées négatives sur la productivité de la station (Covington et Aber 1980). D'autre part, Marks (1974) souligne que le cerisier peut facilement occuper tout l'espace après une coupe forestière, aux dépens d'autres espèces et aussi aux dépens d'une diversité floristique. Tant pour le chevreuil (DelGiudice *et al.* 1991) que pour l'orignal (Timmermann et McNicol 1988), la diversité de l'alimentation, autant que la disponibilité, est importante pour assurer une diète équilibrée; ces auteurs recommandent d'ailleurs de recourir à des pratiques d'aménagement qui favorisent l'établissement d'une flore variée (Siderits 1975).

Alors que le fruit du cerisier est très apprécié des oiseaux (Marks 1974), les insectes visitent peu les fleurs, celles-ci ne produisant qu'une très faible quantité de nectar, soit en moyenne 0,13 mg de sucre par fleur et par jour (Whitney 1984).

ÉPILOBE À FEUILLES ÉTROITES *Epilobium angustifolium* L.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

ÉPILOBE À FEUILLES ÉTROITES

[ONAGRACÉES]

Epilobium angustifolium L.

(y compris les ssp. *angustifolium* et *circumvagum* Mosquin)

Caractères diagnostiques

TAILLE : 1-2 (-3) m de hauteur, tiges simples ou ramifiées supérieurement, glabres à pubescentes, très feuillées, issues d'un pseudorhizome pérennant.

FEUILLES : alternes, simples, linéaires à largement elliptiques ou lancéolées, entières ou presque, sessiles à subsessiles, 3-22 cm de longueur; face inférieure plus pâle.

FLEURS : grandes, pourpres ou roses, rarement blanches, hermaphrodites, pétales 7-22 mm de longueur, réunies en une grappe allongée atteignant jusqu'à 70 cm de longueur; floraison en juillet-août.

FRUITS : capsules cylindriques, 5-8 cm de longueur; graines oblongues, très nombreuses, env. 1 mm de longueur, à soies blanchâtres; à maturité en août-septembre.

NOTE : la sous-espèce *circumvagum* se distingue essentiellement de la sous-espèce typique par ses feuilles et son pollen de plus grandes dimensions.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce boréale circumpolaire : ssp. *angustifolium* circumboréale, ssp. *circumvagum* boréale nord-américaine et asiatique. Depuis l'Alaska jusqu'à l'île de Baffin et vers le sud jusqu'en Caroline du Nord et au Nouveau-Mexique. Au Québec, l'aire de l'épilobe à feuilles étroites s'étend jusqu'à l'extrême nord du territoire. La ssp. *circumvagum* est plus méridionale et dépasse à peine le 49° degré de latitude. L'espèce est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement 2b et 3b.

STATION. L'épilobe couvre un large éventail de stations et peut tolérer des conditions climatiques très variables (van Andel 1974, Myerscough 1980). À la limite nord de sa distribution, il est confiné à des stations protégées des vents (Myerscough et Whitehead 1966) et est souvent stérile (Mosquin 1966); à la limite sud de sa distribution, il occupe des stations montagneuses (Mosquin 1966).

L'épilobe se situe de préférence sur les sols sablonneux ou loameux et les sols à texture fine (Myerscough 1980). L'épilobe peut aussi se retrouver sur des sols pauvres en matière organique ou, à l'inverse, sur des sols organiques (Myerscough 1980). En France, Gensac (1986) a trouvé que l'épilobe en colonies denses préfère un sol à teneur élevée en particules fines. Il est particulièrement abondant dans les peuplements forestiers de résineux ou les peuplements mixtes récemment exploités (Broderick 1990). Il pousse également le long des routes et dans les terrains vacants là où le sol est acide. Dans le nord du Québec (Schefferville), Henderson *et al.* (1979) ont conduit une étude sur la biologie de cette espèce qui démontre que sa grande facilité à coloniser des stations perturbées (coupes forestières, chablis et feu) tient : 1) à la souplesse de l'espèce qui est apte à croître et à survivre avec diverses communautés végétales et étapes de la succession; 2) à sa capacité à tirer profit de nouvelles conditions environnementales, ce qui lui permet de se reproduire aisément et d'exploiter rapidement les ressources environnementales d'une station; et 3) à sa longévité qui lui permet de persister par voie végétative en association avec des peuplements matures d'épinette. Ces trois caractéristiques associées à la vaste distribution de l'espèce lui confèrent un avantage important sur d'autres espèces pour occuper et dominer une station (Henderson *et al.* 1979). Toutefois, s'il est en compétition avec le *Calamagrostis canadensis*, ce dernier prendra rapidement le dessus sur l'épilobe et occupera la station, en raison d'un potentiel compétitif supérieur (Landhäusser et Lieffers 1994).

Le tableau 6 fournit les pourcentages moyens de fréquence et de couverture de l'épilobe en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, l'épilobe est principalement associé à des origines de coupe totale et aussi de feu dans la région 2b et naturelles dans la région 3b. Il est principalement associé à des dépôts glaciaires ainsi qu'à des dépôts de pente. Il se retrouve le plus fréquemment sur des stations où un humus de type mor se développe et occasionnellement de type moder dans la région 3b. Ces stations sont

Tableau 6. Caractéristiques stationnelles de l'épilobe à feuilles étroites au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%)) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE																												
BR		45	5	90	46	5	112	24	5	86	40	5		45.5	5	129	13	5	89	48	5	108	3	5		8	5	94
CHT		3	5	87	0	0	0	0.5	5		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CT		32	5	112	31	5	103	44	10	151	0	0	0	31	5	142	53	10	134	28	5	77	41	5	164	40.5	5	88
ES		3	5	92	6	5	115	9	5	130	40	5		4	5	94	5	5	140	0	0	0	1	5		0	0	0
FR		0	0	0	8	10	105	0.5	10	116	0	0	0	6.5	10	106	2	5	79	6	10	123	6	5		19	5	150
NA		15	5	100	8	5	88	19	5	126	20	5		11	5	88	21	5	222	18	5	57	43	5	81	30.5	5	89
P		2	10	133	1	5	56	3	10	80	0	0	0	2	5	100	6	10	74	0	0	0	6	5	100	2	5	94
DÉPÔT																												
Dépôts glaciaires		26	5	108	43	5	118	66	5	158	20	5		35	5	107	62	10	116	38	5	67	81	5	143	36	5	90
D. fluvioglaciaires		4	5	80	6	5	63	0.4	5		0	0	0	25.5	5	87	2	10	46	16	5	31	4	5	99	0	0	0
D. fluviatiles		0.2	5		0.4	5			0	0	20	5		3	5	70	1	5		3	10		1.5	5		1	5	36
D. lacustres		65	5	101	41	5	93		0	0	0	0	0	10	10	111	0	0	0	30	5	87	1.5	5		8	5	143
D. marins		0	0	0	0.2	5			0	0	0	0	0	12	5	76	3.5	5	72	0	0	0	0	0	0	36	5	143
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	1	5		0	0	0	0	0	0	1	5	5
D. organiques		4	5	81	2	5	91	1	5	0	0	0	0	3	5	125	6	5	138	2	5		9	5		13	5	88
D. pentes & altérations		0	0	0	1	5	31	30	5	100	60	5		0	0	0	13	5	75	1	5		0	0	0	0	0	0
D. éoliens		0	0	0	0.4	5			0	0	0	0	0	2.5	5	64	0.5	5		0	0	0	0	0	0	1	5	5
Substratum rocheux		0.3	5	94	4	5	73	1	5	99	0	0	0	6.5	5	37	10	10	92	9	5	57	1.5	5		2	5	5
D. très minces (<25 cm)		0.5	5	99	2	5	93	1	5	80	0	0	0	2.5	5		1	5	47	1	5		1.5	5		2	5	5
TYPE D'HUMUS																												
Mull		1	5	100	4	5	106	2	5	138	0	0	0	1.5	5	99	9	5	265	14	10	109	18	5	91	14	5	149
Modier		5	5	60	18	5	91	10	10	145	0	0	0	22.5	5	115	21	10	146	42	5	71	20	5	172	31	5	155
Mor		76	5	109	69	5	125	82.5	5	133	100	5		68	5	136	53	5	138	36	5	71	43	5	90	24	5	91
Tourbe		14	5	99	6	5	85	2.5	10	228	0	0	0	3	5	96	5	5	192	7	5	98	7	5		11	5	93
Anmoor		0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	1	5		1	5	94	0	0	0	3	5		0	0	0	
Sol organique		4	5	91	2	5	165	1	5		0	0	0	3	5	165	6	5	178	1	5		9	5		13	5	92
Aucun		0	0	0	1	5	99	2	10	137	0	0	0	1	5		5	20	88	0	0	0	0	0	0	7	5	91

Tableau 6. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
TEXTURE DE L'HORIZON B		45	5	97	25	5	98	7	5	209	0	0	0	8	10	116	10	5	76	7	5	59	11	5	32	12	10	78
Moyenne		31	5	81	32	5	115	91	5	140	100	5		33	5	116	75	5	122	36	5	81	77	5	108	39	5	76
Grossière		24	5	96	43	5	96	2	5	76	0	0	0	59	5	87	15	10	98	57	5	62	12	5	49	5	61	
DRAINAGE		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		1	5	98	3	5	80	1	5	64	0	0	0	10	5	92	1	5	99	7	5	73	0	0	1	5		
		2	11	5	79	23	5	87	16	5	76	60	5	36	5	82	12	10	165	35	5	112	13	5	9	5	86	
		3	27	5	121	32	5	130	74	5	141	40	5	30	5	132	57	10	145	39	5	98	23	5	166	22	5	89
		4	47	5	93	34	5	98	7	10	194	0	0	18	5	135	19	5	95	14	5	59	34	5	73	36	5	149
		5	9	5	117	6	5	97	1	5	63	0	0	3	5	51	6	5	138	3	5	99	24	5	81	23	5	152
		6	5	5	86	2	5	88	1	5		0	0	3	5	165	5	5	78	2	5	6	5	5	9	5	84	
		16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		568			500			537			5			205			316			88			70			107		
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550			3 276			1 377			510			3 551			2 463			3 546			605			2 200		
Fréquence (%)		16			15			39			1			6			13			3			12			5		

Légende:**Perturbations d'origine:**

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

caractérisées par un sol (horizon B) de texture moyenne où le drainage varie de bon à imparfait, le plus souvent modéré.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. Alors que les premiers travaux portant sur les exigences nutritives de l'épilobe aient classé l'espèce comme exclusivement dépendante de l'azote sous forme de nitrate, Tamm (1956) a démontré que l'épilobe peut utiliser tout aussi bien l'ammonium que le nitrate pour se développer. Toutefois, les travaux de cet auteur supportent l'hypothèse que l'espèce est associée à des stations riches en azote. Les travaux de van Andel (1976) rejettent cette hypothèse et suggèrent plutôt que l'épilobe possède une grande capacité d'adaptation à des teneurs élevées en N, P, K et Ca mais n'en est pas dépendant. Ces résultats ont été confirmés par van Andel et Nelissen (1979) qui notent que l'épilobe peut facilement persister sur des stations pauvres en azote et qu'il ne peut pas être considéré comme une espèce calcicole ou calcifuge (van Andel *et al.* 1978). En Colombie-Britannique, Messier et Kimmins (1992) n'ont trouvé aucune corrélation entre des variables stationnelles (pH du sol, décomposition de la cellulose, quantité totale de N et P et disponibilité en ammonium ou en nitrate) et la distribution et la hauteur de l'épilobe sur des parterres de coupe de quatre ans. Ces résultats confirment, à nouveau, que l'épilobe n'est pas directement influencé par la disponibilité des éléments nutritifs.

Sur des stations pauvres, l'épilobe ne fleurit pas (van Andel et Vera 1977); toutefois, Nams *et al.* (1993) ont démontré qu'une fertilisation azotée stimule la floraison. À la suite d'un feu, l'épilobe peut prélever de grandes quantités d'éléments minéraux, principalement Cu, Fe, K, Mg, Mn, Na, P et Zn (Stark 1977). En Finlande, une étude portant sur la fertilisation d'une plantation de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) avec des cendres d'écorce de bois, a montré que les parcelles les plus fortement fertilisées ont été colonisées par l'épilobe, en raison du meilleur statut nutritif du sol après le traitement (Ferm *et al.* 1992).

L'épilobe occupe principalement les sols correspondant à un pH de 3,7 à 5,6 mais est susceptible d'occuper des stations dont le pH est très variable (pH 3 à 9) (van Andel 1974, van Andel *et al.* 1978). Occasionnellement, il se retrouve sur un sol dont le pH varie de 8,0 à 9,0 (van Andel 1974). Les analyses de préférence stationnelle de Gensac (1986) indiquent que les épilobes préfèrent former des colonies sur des sols légèrement acides, dont le pH est en moyenne de 5,9.

EXIGENCES EN EAU. L'épilobe se retrouve le plus fréquemment sur des stations bien drainées (Myerscough 1980), et Etherington (1983, 1984) note qu'il ne tolère pas des conditions de saturation en eau; le cas échéant, la plante se flétrit en moins de 12 heures. En Suède, Kellner et Marshagen (1991) ont éliminé deux ressources environnementales limitantes, l'eau et les nutriments, limitant la croissance d'un peuplement ouvert de pin sylvestre et ont noté un envahissement de la station par l'épilobe et le framboisier (*Rubus idaeus* L.) après sept ans; cette occupation rapide de la station est attribuable à une forte capacité de reproduction végétative alors que les ressources en eau et en nutriments étaient optimales. En France, Gensac (1986) a réalisé des analyses canoniques sur des variables stationnelles et des variables biologiques propices à l'installation des colonies d'épilobe; il en ressort que l'humidité du sol a une influence prépondérante sur le développement de l'épilobe en colonies, ce qui concorde avec sa préférence pour des stations à teneur élevée en particules fines.

EXIGENCES EN LUMIÈRE. L'épilobe est une espèce intolérante à l'ombre et colonise essentiellement des milieux ouverts où l'intensité de la radiation solaire est maximale. Toutefois, les taux de croissance de l'épilobe sont similaires pour des plantules exposées à la pleine lumière, ou à 70 ou 43 % de pleine lumière; une diminution de la lumière au-delà de 43 % inhibe sérieusement la croissance de la plante (Myerscough et Whitehead 1967). L'épilobe ne fleurit pas à l'ombre (Myerscough 1980). Sous des colonies bien établies d'épilobe, la forte atténuation de la lumière et le prélèvement des éléments minéraux sont les deux facteurs responsables de l'élimination des semis de l'espèce (Myerscough et Whitehead 1967).

Dans la région boréale de l'Alberta, Lieffers et Stadt (1994) ont étudié la couverture, la fréquence et la croissance en hauteur de l'épilobe (et aussi du *Calamagrostis canadensis* [Mich.] Beauv.) suivant un gradient de luminosité atteignant le parterre de peuplements dominés par le peuplier faux-tremble ou l'épinette blanche. Les résultats indiquent que la couverture et la croissance en hauteur diminuent avec une réduction de la luminosité. À un seuil de 40 % de luminosité, les espèces à l'étude deviennent fortement limitées, comparativement à une pleine lumière, et sont pratiquement éliminées du parterre de peuplements recevant moins de 10 % de luminosité. Par ailleurs, les auteurs soulignent qu'au seuil de 40 % de luminosité, l'épinette blanche en régénération présente de bonnes croissances en hauteur. Des coupes partielles orientées pour régir l'intensité lumineuse atteignant le parterre forestier seraient

envisageables pour à la fois stimuler une régénération forestière et restreindre l'établissement et la croissance d'espèces de lumière, dont l'épilobe.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. Un semis d'épilobe peut fleurir dès la première année (Myerscough et Whitehead 1967). La production de nectar chez une fleur joue un rôle vital dans le processus de la pollinisation, constituant la récompense de l'insecte pour sa visite. Il semblerait que la production de nectar soit indépendante de l'humidité relative de l'air et qu'à 20 °C cette production s'établit en moyenne à 1,55 mg de sucrose par fleur par jour (Bertsch 1983). En Colombie-Britannique, Michaud (1990) a mesuré des productions quotidiennes (24 heures) variant de 0,66 à 4,11 mg de sucrose par fleur. La variation est attribuable à l'ensoleillement et à la température de l'air. Dans des conditions de lumière saturante, la production atteint 5,2 mg de sucrose par fleur par jour à 14 °C et 8,7 mg de sucrose par fleur et par jour à 24 °C; une température plus élevée fait décroître la production (Michaud 1990). En Ontario, Galen et Plowright (1985) ont démontré que les bourdons visitent davantage les fleurs plus rémunatrices (plus forte teneur en sucrose) et y demeurent plus longtemps que celles qui le sont moins et que la quantité de pollen déposé est plus importante sur les fleurs âgées et plus rémunatrices; ces caractéristiques conduisent à l'autofécondation. Les dimensions de l'inflorescence ne jouent pas un rôle significatif dans le processus de pollinisation (Schmid-Hempel et Speiser 1988). La germination du pollen des fleurs d'épilobe est optimale à une humidité relative de l'air de 85 à 95 % et sans accès direct à de l'eau (Hesloparrison et Hesloparrison 1993). Le développement de l'embryon survient de sept à dix jours après la pollinisation, mais une quantité importante (50 %) est sujette à avorter (Calvin *et al.* 1986).

La floraison a lieu du début de juillet à la fin d'août (Heinrich 1976) et se poursuit sur plusieurs semaines car l'inflorescence commence à fleurir à la base et poursuit son élongation au cours de l'été. Dans la région de Schefferville, la floraison débute vers le 10 juin pour se terminer aux environs du 10 août et culmine entre le 20 et le 30 juillet (année d'observation : 1983) (Bruneau et Bartsch 1985). Sur différentes stations situées au Québec, correspondant à l'aire de distribution de l'épinette blanche, Mercier et Langlois (1993) ont trouvé une corrélation significative entre l'ouverture des capsules situées à la base de l'inflorescence de l'épilobe et la maturité des semences de l'épinette blanche; l'épilobe pourrait ainsi servir

d'indicateur visuel pour procéder à la récolte de semences d'épinette blanche. Une suggestion semblable avait été faite par Boivin et Benoit (1987) concernant la maîtrise d'un insecte nuisible à la culture de l'oignon. Les semences sont libérées à la fin de l'été, avant la sénescence des tiges. La production des semences est dépendante des conditions de nutrition minérale et d'ensoleillement (van Andel et Vera 1977). Myerscough (1980) a évalué de 250 à 500 le nombre de graines contenues par capsule (moyenne de 380) et a estimé une production de 20 000 à 76 000 graines par tige d'épilobe. Dans le nord de la Saskatchewan, Archibold (1980) a estimé à 5,66 millions le nombre de graines d'épilobes libérées par hectare, un an après un feu. Les graines sont dispersées principalement par le vent mais aussi par les animaux (Ahlgren 1960). En Suède, Solbreck et Andersson (1987) ont mesuré qu'une forte proportion (20 à 25 %) des graines disséminées de l'épilobe se retrouvent à plus de 100 m au-dessus du niveau du sol et sont probablement transportées à des distances de 100 à 300 kilomètres par le vent. La très faible vitesse de chute des graines dans l'air, soit environ 6,5 cm par seconde, facilite la dispersion par le vent (Gensac 1986).

La viabilité des graines fraîchement libérées est très élevée. Jusqu'à 100 % des graines d'épilobe récoltées sur des tiges ont germé à l'intérieur d'une période de dix jours dans des conditions de laboratoire (Jobidon 1986). Dans des conditions naturelles, Granström (1987) note un taux de germination de 89 %. Les graines de l'épilobe n'ont pas de dormance (Granström 1987) et ne peuvent pas contribuer à édifier une banque de semences dans le sol. La viabilité des graines dans le sol est de courte durée, généralement moins d'un an. La germination des graines de l'épilobe diminue exponentiellement avec la profondeur d'enfouissement dans le substrat; la germination devient nulle à une profondeur excédant environ 0,5 cm dans un sol minéral et 3 cm dans un parterre forestier (McGee et Feller 1993). Les meilleurs taux de germination sont obtenus lorsque les graines sont à la surface du sol, à des températures variant de 15 à 30° C et dans des conditions de bonne humidité. Oberbauer et Miller (1982) ont montré que la germination de graines d'épilobe est optimale à une tension en eau du sol de zéro bar; à des tensions inférieures, la germination n'a pas lieu. Une teneur élevée en éléments nutritifs et une faible acidité du sol contribuent à améliorer le taux de germination (Myerscough et Whitehead 1966). Par contre, un ombrage inhibe la germination des graines de l'épilobe (Salonen 1992). La germination est optimale sur un sol minéral (McGee et Feller 1993) comparativement à un humus. L'établissement de semis d'épilobe est optimal sur des stations de fertilité moyenne (une fertilisation est

inhibitrice, selon van Andel et Rozema (1974)), humides et où il y a peu de compétiteurs (Myerscough et Whitehead 1966). La germination est réduite par des lessivats allélopathiques de feuilles et de litières de conifères (Jobidon 1986).

Bien que l'épilobe produise de grandes quantités de semences, une fois en place sur une station, la propagation s'accomplit par la reproduction végétative. Celle-ci est assurée par un système racinaire horizontal qui supporte des bourgeons, principalement sur les portions les moins profondes (2 à 8 cm) (Myerscough 1980) qui, un an après leur formation, donnent des tiges. Les racines peuvent vivre de 20 ans (Moss 1936) à 27 ans (van Andel 1975) et conserver durant cette période leur capacité à produire des bourgeons, grâce à un cycle relativement étanche de nutrition minérale à l'intérieur de la population (van Andel 1975). En Alberta, Landhäusser et Lieffers (1994) ont observé que l'épilobe a exprimé une plus forte reproduction végétative en sol frais, comparativement à des conditions de sol chaud. Des sections de racines coupées de plus de 8 cm de long peuvent facilement produire des tiges (Broderick 1990). Selon Henderson *et al.* (1979) environ 60 % des produits courants de la photosynthèse sont consacrés à la production des racines. Une telle proportion explique les fortes croissances racinaires, qui peuvent atteindre un mètre par année (Broderick 1990) et aussi la production des tiges (van Andel 1975). Une fois que les jeunes pousses ont émergé, le développement de la tige dépend principalement des conditions environnementales (van Andel 1975). Dans le nord du Québec, Broderick (1990) a mesuré que des racines s'étendent à plusieurs mètres d'une tige d'épilobe. Au Luxembourg, Ruwet (1980) a aussi noté la grande vitesse d'envahissement d'une station par l'épilobe, attribuable à un rythme élevé de croissance racinaire; il a dénombré une vingtaine de jeunes pousses sur un rhizome détérré d'une tige isolée. Chez des populations d'épilobe en phase de développement, un plus grand nombre de tiges proviennent des jeunes racines plutôt que des racines âgées (van Andel 1975).

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. Au printemps, la croissance racinaire débute souvent avant celle des tiges; la croissance racinaire peut s'accomplir à une température de 4 à 5° C, alors que des températures supérieures sont nécessaires à la croissance des tiges aériennes (Myerscough 1980). Cette activité racinaire précoce est le prélude à une croissance rapide des tiges feuillées qui atteint 50 % de la capacité de couverture maximale de la colonie, au début de juin en Colombie-Britannique (DeLong 1988). La couverture foliacée croît très rapidement au printemps et peut même être complétée avant la fin du mois de juin

(Myerscough 1980). Dans la région de Schefferville, au Québec, Henderson *et al.* (1979) ont noté que la hauteur des tiges et la densité de la colonie sont stables à compter de la mi-juillet (année 1977). Un semis printanier d'épilobe peut atteindre une pleine hauteur et fleurir dès la première année; toutefois, un semis d'été ou d'automne peut survivre à l'hiver (Myerscough 1980) bien que l'espèce soit considérée comme une géophyte, parfois une hémicryptophyte (Myerscough 1980, Gensac 1986).

Le semis développe rapidement un système racinaire sur lequel des bourgeons de tiges sont formés, ce qui conduit rapidement à la formation d'une colonie (épilobaie). Au Luxembourg, Ruwet (1980) a calculé un taux de progression frontale d'une épilobaie de 1,25 m par année. Les tiges aériennes dépassent facilement un mètre de hauteur à maturité; la hauteur maximale peut atteindre deux mètres sur certaines stations (Gensac 1986). Une épilobaie peut atteindre et même dépasser une densité de 100 tiges/m² (Myerscough 1980, Gensac 1986), excluant la présence de toute autre végétation, à l'exception du framboisier (*Rubus idaeus* L.) (Gensac 1986). La densité des tiges d'une épilobaie est en étroite relation avec la biomasse racinaire par unité de surface; la capacité de croissance et d'expansion racinaire fixe donc la densité des tiges de la colonie (van Andel 1975). Des observations réalisées sur une période de 20 ans dans une épilobaie ont permis à Myerscough (1980) de préciser que la biomasse aérienne s'accroît au cours des sept premières années; cette phase est suivie d'une période de stabilité d'environ 12 ans. Ensuite, la colonie commence à dépérir par son centre. Van Andel (1975) souligne qu'une épilobaie peut atteindre 30 ans, principalement parce que la mise en circulation des éléments minéraux est interne à la colonie qui, parvenue à une certaine densité, se maintient faute d'apports externes d'éléments nutritifs; les pertes d'éléments minéraux sont minimales et se font par la dissémination des semences. Par ailleurs, les études anatomiques de Moss (1936) révèlent la présence de couches concentriques de périoderme chez les racines les plus âgées, formées chaque année pour en quelque sorte isoler le rhizome de la tige aérienne sénesciente, ce qui confère à la plante une excellente protection contre la dessiccation et les pathogènes et contribue donc au maintien et à la persistance de l'espèce sur une station.

Les racines se retrouvent en abondance entre 5 et 20 cm de profondeur, certaines pouvant atteindre 40 cm (Myerscough 1980). Les bourgeons de tiges se retrouvent sur des racines ou à la base de vieilles tiges à des profondeurs de 2 à 8 cm (Moss 1936), quoique Haeussler *et al.* (1990) rapportent une profondeur de

1,5 à 5 cm. Van Andel et Vera (1977) ont étudié les patrons d'allocation des nutriments chez l'épilobe, du stade de la rosette à la maturité. Au stade de rosette, de 68 à 83 % de nutriments sont alloués aux feuilles. Au cours de l'élongation des tiges, il y a une forte augmentation de la production de racines et de feuilles. Durant la phase de la reproduction sexuée, il se produit une forte augmentation de la biomasse racinaire, ce qui indique que la plante dirige prioritairement ses ressources aux organes de la reproduction végétative plutôt que sexuée; celle-ci dépend alors de la disponibilité des nutriments.

L'efficacité de la multiplication végétative et de la reproduction sexuée, la capacité d'occuper des milieux perturbés, inoccupés, sous des conditions climatiques très variables, les caractéristiques de survie de la population et le taux de croissance rapide sont en accord pour attribuer à l'épilobe un profil démographique de type *r* (par opposition à un profil de type *k*) (Gensac 1986); il appert donc que le comportement écologique de cette espèce est relativement complexe.

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. À la suite d'une coupe, l'épilobe est susceptible de coloniser rapidement la station (Mosquin 1966, Dyrness 1973, McGee et Feller 1993). En Orégon, Dyrness (1973) a noté que l'épilobe envahit un parterre dès l'année qui suit la coupe et que l'envahissement est plus prononcé si les débris de coupe sont brûlés. Bien que l'épilobe puisse être présent en petite quantité avant la coupe, sa venue s'explique autant par l'expansion rapide du système racinaire que par la germination de semences, ce qui autorise à classer l'épilobe comme une espèce pionnière plutôt que résiduelle (Dyrness 1973, Myerscough 1980). Dans le centre-sud de l'Alaska, Zasada *et al.* (1981) rapportent que des coupes effectuées en été stimulent davantage la venue de l'épilobe qu'une coupe réalisée en hiver, résultat d'une perturbation moins intense du sol et de l'occupation de l'espace par d'autres espèces. En Colombie-Britannique, Eis (1981) a étudié les patrons de la succession végétale après une coupe sur diverses stations et souligne que l'épilobe occupe rapidement un espace laissé vacant, mais exploite difficilement un lieu déjà occupé par d'autres espèces; l'épilobe n'est pas un bon compétiteur. Une étude similaire réalisée en Orégon a montré que la couverture moyenne de l'épilobe a augmenté de la deuxième à la cinquième année après une coupe, un brûlage des résidus et une plantation, pour ensuite diminuer progressivement jusqu'à la quinzième année et abruptement jusqu'à la vingtième année; entre la vingtième et la quarantième

année, l'épilobe ne représentait plus qu'une composante très mineure de la flore (Schoonmaker et McKee 1988).

FEU. Comme l'indique son nom anglais *fireweed*, l'épilobe survient fréquemment après un feu. Le retrait de toute compétition par le feu permet aux graines de l'épilobe de germer et à la colonie de se former ensuite par reproduction végétative (Mosquin 1966, Wein et Bliss 1973). Il importe de reconnaître que le feu ne provoque pas une réaction stimulante pouvant favoriser la germination. Au contraire, les graines de l'épilobe meurent à une température relativement basse (50 °C) en sol humide, laquelle doit atteindre 100 °C en sol sec (Clark et Wilson 1994). Au Labrador, Foster (1985) souligne que l'épilobe a été la seule des espèces vasculaires de la strate inférieure à voir sa fréquence augmenter remarquablement (fréquence = 84,2 %) cinq ans après un feu d'une pessière noire à *Pleurozium*, bien qu'elle fût absente avant le feu.

Le brûlage des déchets de coupe favorise l'implantation de l'épilobe, d'autant qu'il est intense. Au Wyoming, Bartos et Mueggler (1981) ont conduit des expériences où le brûlage dirigé était utilisé pour régénérer des clones de peuplier; après une période de 12 ans, ils ont observé de profondes modifications de la couverture végétale où l'épilobe occupe dorénavant une position dominante, principalement là où le feu a été le plus intense (Bartos *et al.* 1994). En Orégon, Dyrness (1973) a aussi observé une couverture de l'épilobe qui s'accroît avec une augmentation de l'intensité du brûlage, mesuré après cinq ans. Toujours en Orégon, Morris (1970) souligne que 14 ans après un brûlage des déchets de coupe, des parcelles sont envahies par l'épilobe, bien que certaines soient régénérées par des espèces forestières, les différences étant attribuables à la méthode de brûlage utilisée et à la géographie du lieu. En Alaska, Dyrness et Norum (1983) ont montré qu'au cours des trois années suivant des feux expérimentaux, des espèces envahissantes comme l'épilobe ont dominé les stations densément brûlées, alors que des espèces à rejets, comme le lédon, ont dominé les stations légèrement brûlées.

L'épilobe n'est que modérément susceptible au feu, parce que son système racinaire se retrouve principalement dans les cinq premiers centimètres du sol minéral (une espèce est considérée comme résistante à un feu si elle possède des rhizomes situés entre 5 et 13 cm de profondeur) (McLean 1969). Au Nouveau-Brunswick, Flinn et Wein (1977) ont évalué que l'épilobe peut souffrir d'un feu relativement intense (température supérieure à 60° C), en raison de son système racinaire peu profond, généralement confiné

aux horizons F et H. Dans les Territoires du Nord-Ouest, Sylvester et Wein (1981) ont étudié l'inflammabilité de plusieurs espèces appartenant à la toundra et ont trouvé que l'épilobe est la moins inflammable, à cause de son contenu en eau élevé; l'épilobe agit ainsi en capteur de la chaleur.

PRÉPARATION DU TERRAIN. la préparation du terrain peut contribuer à créer des conditions favorables à la germination des semences de l'épilobe. Des racines fragmentées peuvent facilement produire de nouvelles tiges (Henderson *et al.* 1979). En outre, la réduction de la compétition exercée par d'autres espèces de transition peut faciliter l'envahissement d'une station par l'épilobe. En Gaspésie, Mosquin (1966) a observé des épilobaies affaiblies là où la couche supérieure du sol minéral a été enlevée; ces conditions sont tout aussi défavorables à l'établissement d'une régénération forestière. Dans le centre-sud de l'Alaska, Densmore et Page (1992) soulignent que l'épilobe s'installe davantage sur des parterres faiblement perturbés par la préparation du terrain. Myerscough et Whitehead (1967) ont d'ailleurs noté que le semis de l'épilobe s'installe difficilement sur un sol minéral appauvri.

DÉGAGEMENT MANUEL. En Colombie-Britannique, LePage et Coates (1994) ont réalisé une étude comparative de cinq ans sur l'effet de dégagements manuels et chimiques d'une compétition de broussailles (*Rubus parviflorus*, *Rosa acicularis*, *Rubus pubescens*, l'épilobe et d'autres espèces) sur la croissance de conifères. Sans tenir compte des patrons de résurgence des espèces après le traitement, il appert que les conifères n'ont eu aucun effet provenant des dégagements manuels, peu importe la date du traitement. Toutefois, un fauchage continu et souvent répété pourra parvenir à maîtriser l'espèce (Myerscough 1980).

Dans une végétation de compétition composée de framboisier et d'épilobe, le FRDF (1988) rapporte les résultats obtenus de la coupe manuelle ou mécanique effectuée à diverses périodes de l'année et répétée une deuxième ou une troisième fois en autant d'années. De manière générale, la reprise de la végétation a été vigoureuse après le traitement. Trois ans après un premier dégagement, les parcelles traitées ne se distinguent pas significativement des parcelles témoins où le pourcentage de couverture, le nombre de tiges au mètre carré et la hauteur des tiges des espèces de compétition atteignent respectivement 108,4 %, 38 tiges/m² et 68,6 cm de hauteur. Trois ans après un premier dégagement, la période de coupe (saison feuillée ou saison non feuillée) n'a produit un effet significatif que sur la hauteur des tiges de

compétition; pour les traitements appliqués, une réduction moyenne de 12,4 cm est observée lorsque la coupe est effectuée en saison feuillée, sans tenir compte de l'espèce. La méthode de coupe utilisée (coupe au sol à la débroussailleuse ou éradication manuelle) n'a pas d'influence sur la reprise de la végétation.

Dégagement chimique.

- 2,4-D. Une application foliaire de 2,4-D amine peut maîtriser l'épilobe (Bailey et Hoogland 1984).
- Hexazinone. L'épilobe est résistant d'une façon intermédiaire au *Velpar-L* (Corcoran 1989). Plus de 14 l/ha sont nécessaires pour maîtriser l'épilobe sur un sol de texture moyenne (Corcoran 1989). Au Nouveau-Brunswick, une maîtrise satisfaisante de l'épilobe a été obtenue avec une application d'hexazinone (2 kg/ha) réalisée sur une station un an après la coupe, sur la base des mesures effectuées au cours des trois années après le traitement (Reynolds et Roden 1991). Toujours au Nouveau-Brunswick, Pitt *et al.* (1989) ont obtenu une maîtrise de l'épilobe à la suite d'une application aérienne (hélicoptère) d'hexazinone à raison de 2 kg/ha. Dans le nord de l'Alberta, Sidhu *et al.* (1993) ont mesuré de légères augmentations de la fréquence d'apparition de l'épilobe, jusqu'à trois ans après un traitement à l'hexazinone réalisé en août, sous forme granulaire, à une dose de 2,0 kg, i.a./ha; une dose de 4,0 kg, i.a./ha n'a pas produit de changements, comparativement aux conditions qui ont précédé le traitement.
- Glyphosate. Soixante et onze pour cent du couvert est réduit par l'application du glyphosate à 2,25 kg/ha (*Expert Committee on Weeds* 1984). Bien que l'épilobe soit endommagé par le glyphosate, il n'est pas complètement maîtrisé. Environ trois ans après un traitement, le couvert d'épilobe est souvent le même qu'avant le traitement; cette période de temps peut être suffisante pour faciliter l'émergence de la régénération forestière. Reynolds, Roden *et al.* (1991) notent un très bon niveau de maîtrise de l'épilobe sur des stations situées au Nouveau-Brunswick, d'abord traitées en préparation de terrain avec de l'hexazinone (2 à 4 kg/ha) et, après trois ans, traitées avec du glyphosate (1 kg/ha); la maîtrise de l'épilobe a aussi été accomplie sur les parcelles traitées avec le glyphosate seulement.
- Triclopyr. L'épilobe est susceptible au triclopyr et peut être maîtrisé par cette substance (Bailey et Hoogland 1984).

Interférence avec les espèces cultivées

L'épilobe est une espèce pionnière envahissant des stations perturbées qui ne sont pas déjà colonisées par d'autres espèces (Mosquin 1966). Une fois établi, l'épilobe peut devenir une espèce de compétition d'importance envers la régénération forestière et aussi envers la venue d'autres espèces de transition, de sorte qu'une épilobaie peut demeurer pratiquement pure. Il semble que la mise en circuit des éléments minéraux, interne à l'épilobaie, lui permette de se maintenir ainsi (van Andel 1975). Toutefois, aucune étude publiée n'a encore démontré, à notre connaissance, les effets d'une compétition pour l'eau ou les éléments nutritifs induits par l'épilobe envers une régénération résineuse ou feuillue. En outre, Ruwet (1980) ne reconnaît pas de propriétés allélopathiques à l'épilobe.

En Colombie-Britannique, Comeau (1988) a estimé qu'un couvert d'épilobe à 50 % entraîne une diminution du taux quotidien d'assimilation du CO₂ à 74 % du taux mesuré d'un feuillage de Douglas exposé à la pleine lumière; un couvert de 100 % entraîne une diminution du taux d'assimilation à 50 %. Au cours d'une étude portant sur l'atténuation de la lumière faite par un couvert d'épilobe, réalisée en Colombie-Britannique, DeLong (1991) a trouvé que dès la fin juin, la quantité de lumière utile à la photosynthèse est toujours sous le point de compensation photosynthétique de l'épinette blanche. Sous un couvert dense d'épilobe, DeLong (1991) a calculé qu'entre le 5 juin et le 6 septembre, l'épinette blanche n'est qu'à 24 % de son potentiel maximum de photosynthèse. Au Québec, Jobidon (1992, 1994a) a démontré que des semis d'épinette noire aux prises avec une compétition de framboisier et d'épilobe ont une croissance significativement réduite lorsqu'ils reçoivent moins de 60 % de pleine lumière. Toutefois, Messier et Kimmins (1992) en Colombie-Britannique n'ont pas décelé d'effets néfastes d'un couvert d'épilobe sur les accroissements en hauteur et en diamètre du cèdre rouge de l'Ouest (*Thuja plicata* Donn), peut-être en raison du faible pourcentage de recouvrement (20 %).

Le régime thermique du sol sous un couvert d'épilobe se rapproche de celui d'un sol nu (Balisky et Burton 1993), ce qui est susceptible d'avantager la croissance de conifères sur des stations boréales, comparative-ment à une occupation de l'espace par des espèces (par exemple, le *Calamagrostis canadensis*) qui limitent le réchauffement du sol (Hogg et Lieffers 1991).

L'épilobe ne s'avère pas nuisible à la croissance du bouleau blanc bien qu'il soit susceptible de restreindre l'établissement des semis (Densmore et Page 1992).

En plus des effets compétitifs, l'épilobe est souvent à l'origine de dommages mécaniques aux jeunes plants de conifères, principalement en raison de l'effet combiné de l'affaissement automnal des tiges et de l'écrasement par le poids de la neige. De plus, cette espèce est l'hôte intermédiaire d'une rouille (*Pucciniastrum epilobii* Otth.) des aiguilles du sapin (*Abies balsamea* L.) (Goodwin 1930).

En Alberta, Klein-Gebbinck et Blenis (1993) ont démontré le potentiel d'infection de racines de l'épilobe par deux espèces d'armillaire (*Armillaria mellea* et *Armillaria ostoyae*) et de l'infection subséquente du pin tordu (*Pinus contorta* var. *latifolia*) après sa mise en terre. Il semblerait que l'armillaire puisse utiliser les racines de l'épilobe comme source de nourriture en attendant d'infecter un conifère hôte. Au cours de leurs expériences, ces auteurs ont trouvé que sur 29 pins inoculés avec des racines d'épilobe infectées par *A. mellea*, huit sont morts. Ces résultats indiquent que l'épilobe peut jouer un rôle dans l'épidémiologie de la maladie.

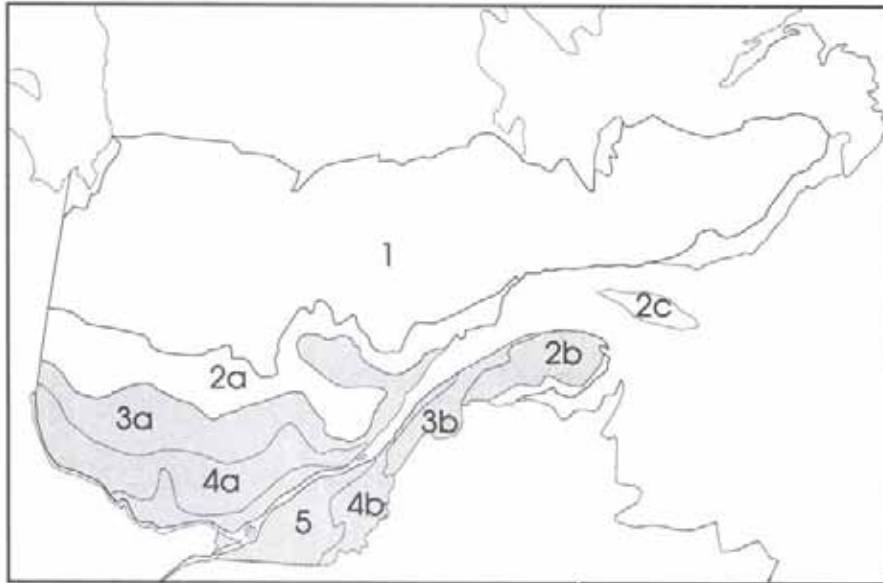
Rôle dans l'écosystème

Sur certaines stations, un couvert d'épilobe peut ralentir le développement d'espèces arborescentes et ainsi favoriser celui d'une espèce cultivée, notamment en regard de l'utilisation de plants de fortes dimensions. Ce ralentissement est souvent favorisé dans les corridors de transport d'électricité (J. Larivière, communication personnelle). Étant donné qu'une station dominée par l'épilobe possède un sol plus chaud et donc plus propice à la croissance racinaire de conifères, comparativement à une station dominée par le *Calamagrostis canadensis* (Hogg et Lieffers 1991), il peut être recommandé de favoriser la venue de l'épilobe (V. Lieffers, communication personnelle). À la suite d'un feu, l'épilobe prélève de grandes quantités d'éléments nutritifs (Stark 1977) ce qui permet d'augmenter, par l'établissement et la croissance de l'épilobe, le contenu en matière organique d'une station fortement perturbée; ce prélèvement pourra ensuite être bénéfique à la croissance d'une espèce cultivée. À la suite de l'éruption volcanique du 18 mai 1980 du mont St. Helens (Washington), la colonisation rapide par diverses géophytes, dont l'épilobe, a favorisé la restauration du site et les processus de succession (Adams *et al.* 1987). En France, Gensac (1986) a démontré que la grande capacité de colonisation par l'épilobe des terrains terrassés et le rôle de l'espèce dans la fixation de la partie supérieure du sol, peuvent favoriser la stabilisation des talus et des pentes dénudées.

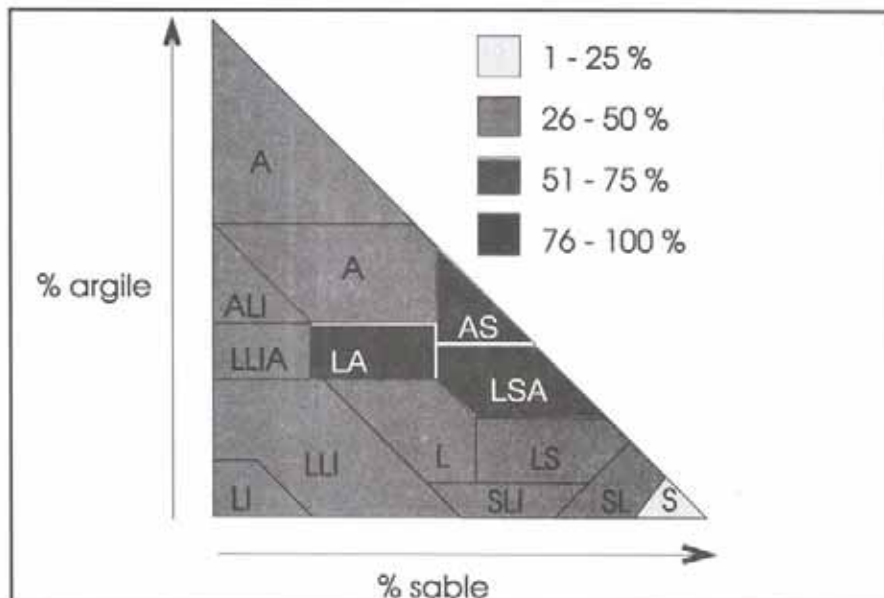
Bien que la production de nectar par les fleurs de l'épilobe ne soit pas très élevée, il demeure que le nombre de fleurs produites sur certaines stations puisse rendre cette espèce attrayante pour la production de miel (Mosquin 1966).

L'épilobe est susceptible d'être brouté par le chevreuil, l'orignal, le caribou, le rat musqué, le lièvre (Henderson *et al.* 1979, Broderick 1990) et par le boeuf musqué dans le Grand Nord. À la suite de diverses perturbations survenues dans le Maine, Crawford *et al.* (1993) ont évalué qu'en moyenne l'épilobe ne représente que 0,7 % du poids frais total des espèces consommées par l'orignal, et aucun broutage par le chevreuil n'y a été constaté. En Alaska, Wolff (1978) a déterminé que l'épilobe ne comptait que pour 11 % de la diète alimentaire du lièvre au cours du mois de mai, pour 2,5 % en avril, pour 0,9 % en été et pour 1,9 % au cours de l'automne.

ÉRABLE À ÉPIS *Acer spicatum* Lam.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

ÉRABLE À ÉPIS

Acer spicatum Lam.

[ACÉRACÉES]

Caractères diagnostiques

TAILLE : 3-5 (-8) m de hauteur, jusqu'à 15 cm de diamètre.

ÉCORCE : mate, rougeâtre à brun grisâtre, marquée de lenticelles, devenant écailleuse et fissurée avec l'âge.

RAMEAUX : grêles, jaunâtres à brun rougeâtre et finement pubescents; bourgeons stipités, à écailles pubescentes.

FEUILLES : opposées, simples, 3 (-5) lobées, à sinus aigus et peu profonds, grossièrement et irrégulièrement dentées, 8-12 cm de longueur; face inférieure plus pâle, pubescente.

FLEURS : petites, verdâtres, réunies en panicules dressées, les fleurs staminées portées dans la partie supérieure de l'inflorescence, les fleurs pistillées dans sa partie inférieure, parfois portées sur des panicules séparées; floraison de la fin mai au début d'août, suivant l'apparition des feuilles.

FRUITS : disamares, à ailes divergentes ($< 90^\circ$), samares 1,5 -2,5 cm de longueur; à maturité d'août à octobre.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce tempérée du nord-est américain. Depuis la Saskatchewan jusqu'au Labrador et à Terre-Neuve et vers le sud jusqu'en Géorgie. Au Québec, l'aire de l'érable à épis s'étend jusqu'au 51° degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 2b, 3, 4 et 5.

STATION. L'érable à épis préfère les sols riches (Vincent 1965b). Il vit bien sur des terrains humides bien drainés, le long des ravins et sur les flancs des coteaux humides (Vincent 1965b). Il occupe plus fréquemment des sols frais et à texture moyenne appartenant aux classes : LA, LSA et AS (Bell 1991). L'érable à épis est une espèce associée à des peuplements feuillus ou mixtes, formant une strate arbustive plus ou moins importante (Vincent 1965b, Leak 1974, Willis et Johnson 1978, Sutton 1993) et le plus souvent sur des stations mésiques (Ohmann 1982).

Le tableau 7 fournit les pourcentages moyens de fréquence et de couverture de l'érable à épis en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, l'érable à épis est principalement associé à des origines naturelles et de coupe totale dans les régions d'aménagement 2b, 3b, 4b et 5 et davantage à des feux que des coupes totales dans les régions 3a et 4a. Il se retrouve majoritairement associé à des dépôts glaciaires et en plus à des dépôts de pente dans la région 2b, ou à un substratum rocheux dans les régions 3b et 4a, ou encore à des dépôts marins dans la région 5. Il se retrouve surtout sur des stations où un humus de type mor ou moder se développe, parfois un humus mull dans les régions 4b et 5. Ces stations sont caractérisées par des sols (horizon B) de texture moyenne ou grossière où le drainage est bon ou modéré dans les régions 2b et 4a et varie de bon à imparfait dans les régions 3a, 3b, 4b et 5.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. Il se retrouve en grand nombre sur des stations ayant une teneur élevée en éléments minéraux (Bell 1991). Toutefois, sa contribution à la biomasse foliaire totale d'un peuplement de transition est modeste (Covington et Aber 1980). Par ailleurs, la grande capacité de son système racinaire à explorer l'humus (de grosses racines peuvent s'étendre jusqu'à 4,6 m de la base de la tige) laisse supposer que l'espèce est relativement exigeante en éléments nutritifs. Les concentrations foliaires en N et K décroissent légèrement du début à la fin de la saison de croissance, alors que la concentration de ces mêmes éléments augmente dans les tiges à la fin de la saison de croissance. Ces éléments sont probablement utilisés au début de la saison de croissance suivante (Grigal *et al.* 1976). Par contre, la concentration foliaire en P demeure inchangée au cours de la saison, alors que la concentration en Ca augmente légèrement au cours de la saison et celle en Mg augmente beaucoup en mi-saison de croissance (Grigal *et al.* 1976).

EXIGENCES EN EAU. Le niveau d'éléments nutritifs peut être un des facteurs qui limitent la croissance de cet érable, plus que le niveau d'humidité (Bell 1991). Les racines se développent principalement à l'intérieur de la couche d'humus. Les racines les plus longues terminent leur course en pénétrant légèrement dans le

Tableau 7. Caractéristiques stationnelles de l'érable à épis au Québec en regard de chaque région d'aménagement
(F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%))

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE																												
BR		51	20	113	44	20	104	16	10	125	50	5	37	20	89	16	20	90	23	10	106	3	5	130	12	10	147	
CHT		4	20	121	0	0	0	1	10	166	0	0	0.5	10	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CT		17	20	103	23	20	106	42	20	101	0	0	17	20	88	26	20	94	18	20	97	33	10	116	32	10	130	
ES		9.5	20	99	10	20	94	7	10	127	0	0	4	20	80	3	30	84	1	20	136	0.5	5	94	0	0	0	
FR		0.5	5		0.5	10	112	0	0	0	0	0	0.5	5	121	1	5	176	1	5	156	2	5	91	3	5	154	
NA		18	10	122	23	30	84	33	20	105	50	5	41	20	79	53.5	20	84	57	10	95	61	10	119	53	10	144	
P		0	0	0	0	0	0	1	10	102	0	0	0	0	0	0.5	10	115	0	0	0	0.5	5	94	0	0	0	
DÉPÔT																												
Dépôts glaciaires		69	20	116	69	20	91	66	10	107	0	0	73	20	79	52.5	20	87	59	10	99	83	10	125	42	10	139	
D. fluvioglaciaires		5	20	89	5	20	99	0	0	0	0	0	6.5	20	104	3.5	20	83	9	20	90	1	5	2	10	166		
D. fluviales		0	0	0	0.5	10	108	3	20	86	0	0	0	0	0	2	20	88	1	20	72	1	10	43	2	10	59	
D. lacustres		21	20	98	14	10	112	0	0	0	0	0	4	20	87	0	0	0	3	10	86	0.5	10	3	5	76		
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	5	3	20	86	2	10	102	1	10	92	1	10	42	31	10	138	
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	124	0	0	0	0.5	5	1	10	169		
D. organiques		1	5		2	10	113	2	10	124	0	0	2	5	119	4	10	122	3.7	10	102	3	10	75	11	10	114	
D. pentes & altérations		0	0	0	1	10	78	26	10	111	50	5	0.5	30	71	8	20	88	1.5	20	68	2	5	94	1	10		
D. éoliens		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Substratum rocheux		2	20	94	6.5	10	121	2	30	68	0	0	8	10	91	26	30	75	18	20	93	6	10	85	5	10	145	
D. très minces (<25 cm)		2	20	96	2	10	101	1	10	86	0	0	3	20	90	1	10	99	3.8	10	114	2	5	60	2	10	108	
TYPE D'HUMUS																												
Mull		1	20	104	1	20	90	2	30	80	0	0	0	1	20	70	8	20	107	3	10	116	9.5	10	110	12	5	157
Moder		7	20	96	14	20	79	12.5	20	89	0	0	32	20	75	35	20	83	47	10	96	36	10	119	44.5	10	145	
Mor		88	20	113	78	20	99	78	10	110	50	5	62	20	85	46	20	84	43	20	99	42.5	10	129	23	5	135	
Tourbe		4	10	146	5	10	172	4	10	111	50	5	2	10	125	6	20	96	2	10	123	6	10	89	8	10	122	
Anmoor		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	10	130	0	0	0	1	10	105	1	10	145	1.5	5	138	
Sol organique		0	0	0	2	10	255	2.5	10	119	0	0	2.5	10	132	4	10	129	4	10	103	4	10	114	10	10	120	
Aucun		0	0	0	0	0	0	1	5	65	0	0	0	0	0	0	1	10	101	0	0	1	5	1	10	134		

Tableau 7. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																												
		1		2a		2b		2c		3a		3b		4a		4b		5												
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV								
TEXTURE DE L'HORIZON B																														
Fine		12	10	113	6	10	112	9	20	106	50	5		2	20	73	5	20	78	1	10	84	2	10	51	6	5	111		
Moyenne		27	20	128	44	20	92	88	20	107	50	5		47	20	79	58	20	88	47	10	99	77	10	121	52	10	135		
Grossière		61	20	105	50	20	100	3	20	72	0	0	0	51	20	87	37	20	80	52	10	98	21	10	111	42	10	145		
DRAINAGE																														
0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
1		2	20	84	2	10	104	1	10	134	0	0	0	2	10	104	1	20	97	3	10	116	1	5	64	3	10	130		
2		35.5	20	106	32	20	95	18	20	107	0	0	0	32	20	87	27	20	91	40	10	106	18.3	10	125	17	10	159		
3		40	20	112	47	20	91	68	10	107	0	0	0	48	20	77	48	20	84	41	20	92	34	10	111	26	10	155		
4		17.5	10	109	14	10	114	9	10	112	50	5		13.5	20	85	15	20	80	9	20	87	33	10	118	32	10	137		
5		4	10	98	3	10	123	1	10	89	50	5		2.5	10	119	5	20	94	2	10	109	10.5	10	107	12	10	128		
6		1	5		2	5	162	3	10	119	0	0	0	2	10	131	4	10	122	4	10	104	3	10	124	9	10	122		
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	94	0	0	0	1	5	63		
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		390		1	137		770		2		2	452		1	970		2	467		393							661			
Nombre total de points d'observation pour la région		3	550		3	276		1	377		510		2	463		3	551		2	463		3	546		605		2	200		
Fréquence (%)		11		35		56		0.4		69		80		70		65		30												

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu
Chablis total
Coupe totale
Épidémie grave
Friche
Naturelle
Plantation

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
Classe 1 (drainage rapide)
Classe 2 (drainage bon)
Classe 3 (drainage modéré)
Classe 4 (drainage imparfait)
Classe 5 (mauvais drainage)
Classe 6 (drainage très mauvais)
Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence relatifs à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de séries d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

sol minéral (Vincent 1965b). Sur un podzol, Post (1965) note que les racines demeurent entre l'humus et le sol minéral. La forte densité des racines dans l'humus traduit une demande élevée en eau (Vincent 1965b).

EXIGENCES EN LUMIÈRE. L'érable à épis peut se développer au soleil ou à l'ombre. Toutefois, il croît plus rapidement sur une station partiellement ombragée (van Dersal 1938). Cette espèce semi-tolérante nécessite à peu près la même quantité de lumière que le sapin baumier (Post 1969). Il peut survivre plusieurs années sous un couvert mais il prend avantage lors d'une éclaircie du peuplement (Vincent 1965b). Cette espèce est adaptée à vivre sous un couvert grâce à l'exploitation qu'elle fait des percées de soleil dans le couvert, par une forte reproduction végétative et une croissance horizontale des branches (Lei et Lechowicz 1990).

Pour le Minnesota, Bakuzis et Hansen (1959) ont classé les exigences relatives de l'érable à épis suivant une échelle de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée). Les valeurs obtenues pour l'eau, les éléments nutritifs, la chaleur et la lumière sont respectivement de 3,5, 2,4, 1,7 et 1,4.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. L'érable à épis ne se reproduit que très peu par semences (Lei et Lechowicz 1990) même s'il en fournit de grandes quantités (Post 1965). Les semis de cette espèce ne s'établissent pas facilement sur une litière d'espèces feuillues et ne survivent que sur un sol minéral (Post 1965). La majorité des semis meurent avant d'avoir atteint un diamètre au collet de 1,3 cm et sont suivis d'une ou plusieurs tiges qui se développent à partir de bourgeons dormants (Vincent 1965b).

L'érable à épis se reproduit aisément par rejets au niveau du collet de la racine et par marcottage de branches basses qui viennent en contact avec le sol (Post 1965) mais jamais par drageonnement (Post 1965), comme on l'a supposé autrefois (Krefting *et al.* 1956). La reproduction par marcottage chez l'érable à épis est un phénomène marginal car une branche donnée doit être forcée, par l'action de la neige, de la glace ou de débris de coupe, de se retrouver à la surface du sol (Post 1965). La région du collet racinaire comporte un grand nombre de bourgeons dormants situés sous l'écorce de la tige et ils poussent progressivement vers l'extérieur, suivant la croissance en diamètre de la tige. Bien que la majorité de ces

bourgeons demeurent en dormance, certains amorcent une croissance chaque année, dont une faible portion formera de nouvelles tiges (Vincent 1965b). Par ailleurs, les tiges-mères dépérissantes forment davantage de nouvelles tiges par rejet que des tiges-mères saines et vigoureuses (Vincent 1965b). La reproduction par boutures de tiges ou de racines est pratiquement impossible, même avec un traitement hormonal (Post 1969).

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. L'érable à épis atteint parfois une hauteur de 7 à 8 m et un diamètre de 6 à 17 cm. Toutefois, sa hauteur moyenne est en général de 3 m. La surface terrière peut atteindre de 2 à 4 m²/ha (Vincent 1953). En Ontario, Vincent (1965b) a dénombré sur diverses stations une possibilité de 33 200 à 111 000 tiges à l'hectare d'érable à épis, provenant de 7 900 à 8 300 clones à l'hectare. La période de croissance rapide en hauteur se situe entre 5 et 10 ans et varie selon les stations étudiées de 17 à 40 cm par année, en moyenne de 27 cm par année (Vincent 1965b). Des travaux réalisés dans le parc provincial de Mastigouche, au Québec, par Vallée *et al.* (1976) montrent que 5 à 25 ans après la coupe de peuplements feuillus, mélangés ou de conifères, on y retrouve respectivement en moyenne 2 515, 8 870 ou 900 tiges d'érable à épis à l'hectare. En Gaspésie, après la coupe d'un peuplement de sapin baumier et de bouleau jaune, Bédard *et al.* (1978) ont dénombré après 8, 10 et 12 ans un nombre moyen de respectivement 10 600, 23 500, et 18 550 tiges d'érable à épis mesurant plus de 0,6 m de hauteur à l'hectare; la hauteur moyenne de ces tiges était respectivement de 2, 1,5 et 1,9 m. Un grand nombre de racines fines émergent près du collet racinaire et s'étendent à une distance de 0,6 à 1,2 m. De plus grosses racines s'étendent jusqu'à une distance de 4,6 m (Vincent 1965b). Suivant un gradient de diamètres des tiges allant jusqu'à 15 cm (mesuré à la souche), la répartition de la biomasse anhydre des parties aériennes s'établit ainsi, en moyenne de 60 individus : feuilles : 39,2 g; ramilles de l'année courante : 16,2 g; écorce : 43,6 g; tige : 203,1 g. Ces valeurs sont souvent utiles pour ensuite procéder à des estimations de biomasse d'une ou d'un groupe d'espèces données, à partir de mesures de diamètres utilisées dans des équations (Buech et Rugg 1989).

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. L'érable à épis possède l'aptitude à croître sous couvert (Leak 1974, Sutton 1993) et à devenir dominant lorsqu'il est dégagé (Post 1965). Une coupe sélective favorise le développement de l'érable à épis (Krefting 1953). Dix ans après diverses coupes sélectives de peuplements de feuillus

nordiques au Michigan, Willis et Johnson (1978) ont notamment dénombré 2 600 tiges d'érable à épis à l'hectare qui, avec d'autres espèces, ont entravé l'établissement de semis de bouleau jaune. Après une coupe à blanc, en l'espace de dix ans, l'espèce peut former un couvert forestier supérieur à trois mètres de hauteur (Vincent 1953, 1965b, Baskerville 1961). La repousse, après une coupe à blanc, se fait essentiellement par rejets de souche au niveau du collet racinaire (Post 1965). Cette reprise vigoureuse des rejets compte pour beaucoup dans la stabilité des peuplements qui peuvent se maintenir sur certaines stations, de 30 à 60 ans. À la suite d'une coupe, la venue de l'érable à épis s'effectue presque exclusivement par voie végétative et peu de tiges résiduelles sont nécessaires pour assurer un envahissement rapide (Vincent 1965b). L'ouverture d'un couvert par la tordeuse des bourgeons de l'épinette favorise l'envahissement du parterre par l'érable à épis, limitant les possibilités d'établissement d'une régénération résineuse (Batzer et Popp 1985). Au Québec, la coupe de peuplements feuillus, mélangés ou résineux comportant de l'érable à épis en sous-couvert conduit généralement à sa prolifération (Vallée *et al.* 1976, Bédard *et al.* 1978). En Abitibi, Harvey et Bergeron (1989) ont retrouvé l'érable à épis après des coupes aussi bien sur des stations argileuses (densité = 7 679 tiges/ha) que sur des stations de loam sableux (densité = 8 725 tiges/ha); dans tous les cas, l'épaisseur de la couche d'humus était faible.

Une étude comparative de la végétation ligneuse de 131 peuplements issus de la coupe à blanc de pessières à épinette noire avec celle de 250 peuplements régénérés à la suite de feux naturels a été réalisée en Ontario par Carleton et MacLellan (1994). Il apparaît nettement que le type et l'intensité des perturbations en forêt boréale déterminent des patrons de rétablissement différents. Ainsi, l'érable à épis est plus fréquent et abondant dans les peuplements dominés par le sapin baumier associé au bouleau blanc et issus de coupes anciennes ou des plus vieux feux.

FEU. Parce que l'érable à épis ne drageonne pas, il pourrait être maîtrisé par un brûlage dirigé des déchets de coupe (Post 1965). Une préparation du terrain effectuée par épandage de *Tordon 101* et suivie d'un brûlage dirigé a permis de maîtriser l'érable à épis dans le nord du Minnesota (Perala et Williams 1970).

En Abitibi, près du lac Duparquet, De Grandpré *et al.* (1993) ont étudié la composition et l'abondance floristique de huit stations représentant une chronoséquence de 26 à 230 ans après un feu. La fréquence et l'abondance de l'érable à épis sont les plus élevées en début de succession (relevés de 26, 46 et 74 ans

après un feu), pour ensuite ne devenir qu'une composante mineure, à l'exception de son opportunisme à occuper des trouées causées par une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

PRÉPARATION DU TERRAIN. Une préparation du terrain qui retire de la station les tiges d'érable à épis séparées en profondeur de leurs racines a pour résultat de très bien maîtriser cette espèce; autrement, un envahissement est prévisible par la venue de rejets ou de marcottes (Post 1969). Il est préférable d'éviter une préparation du terrain où la tige de l'érable à épis est seulement cassée, ce qui pourrait stimuler la venue des rejets (Post 1969). En Ontario, Wood et Dominy (1988) ont dénombré 1 100 tiges d'érable à épis à l'hectare après 19 ans sur des blocs préparés au tambour, comparativement à 600 tiges à l'hectare sur des blocs préparés aussi au tambour mais ensuite traités par un mélange de 2,4-D et 2,4,5-T; après la même période, il n'y avait aucune tige d'érable à épis sur les blocs préparés à la lame de terrassement. Ohmann (1982) souligne qu'une préparation chimique du terrain suivie après quelques années d'un dégagement manuel combiné à un traitement chimique (opérations combinées) sont susceptibles de maîtriser à long terme la venue de l'érable à épis.

DÉGAGEMENT MANUEL. La coupe manuelle ou mécanique de tiges d'érable à épis résulte en une prolifération de tiges émergeant du collet racinaire et n'est donc pas un moyen approprié de le maîtriser (Post 1965, 1969, Vincent 1965b). À la suite d'une coupe manuelle à la hache de tiges d'érable à épis au Nouveau-Brunswick, Baskerville (1961) a dénombré une quantité inférieure de tiges à l'hectare un an après la coupe, suivie d'une augmentation progressive jusqu'à quatre ans après la coupe.

Deux ans après la coupe de tiges d'érables à épis dans l'est du Québec, réalisée en juillet et en août, la mortalité a atteint respectivement 61 et 68 %, comparativement à 29, 13 et 0 % de mortalité pour des coupes effectuées en juin, septembre ou octobre (FRDF 1988). Ces valeurs ne sont toutefois pas significatives au plan statistique et doivent être considérées d'un point de vue indicatif seulement. Après deux ans, le nombre moyen de rejets par tige coupée s'établit à environ 1,7 avec une hauteur totale variant de 48,7 à 76,4 cm. La période de coupe n'a aucune influence sur le nombre de rejets produits ou sur la croissance en diamètre ou en hauteur des rejets (FRDF 1988). Un an après des coupes successives répétées à courts intervalles (1 à 24 heures), le FRDF (1988) n'a noté aucun effet significatif (ni même de tendances) sur la production et la croissance de rejets. La hauteur du point de coupe a toutefois une influence significative

sur la mortalité des souches qui atteint 78 % après deux saisons de croissance chez l'érable à épis coupé à 15 cm du sol, comparativement à 69, 63 et 29 % pour des hauteurs de coupe de 0,45 et 75 cm respectivement. La hauteur du point de coupe a aussi une influence sur le dynamisme des rejets, mesuré après deux saisons de croissance. À une hauteur de coupe de 15 cm, la production moyenne de rejets atteint 1,9, alors qu'elle se situe à 2,4, 3,5 et 4,4 rejets par tige coupée à 0 (niveau du sol), 45 ou 75 cm du sol, respectivement (FRDF 1988). La croissance en diamètre et en hauteur des rejets n'est pas influencée par la hauteur du point de coupe; plus la hauteur du point de coupe est élevée, plus la hauteur relative des rejets par rapport au sol est élevée. Le diamètre initial des tiges d'érable à épis ne semble pas influencer le dynamisme des rejets de souche (FRDF 1988).

Une coupe manuelle en saison feuillée (juillet à septembre) conduit à une meilleure croissance des conifères, en raison d'un moins fort dynamisme des rejets, comparativement à d'autres périodes de coupe (Jobidon et Charette 1992).

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. L'érable à épis est résistant au 2,4-D, et par conséquent, il est très difficile à maîtriser de cette façon (Ohmann 1982, Kennedy et Jordan 1985). Le dégagement d'une régénération de sapin baumier avec un mélange de 2,4-D et de 2,4,5-T a permis d'obtenir de forts taux de croissance 28 ans après le traitement (MacLean et Morgan 1983). Post (1965) souligne que l'érable à épis est difficile à maîtriser chimiquement en raison de sa capacité à se reproduire végétativement, et cela peut même stimuler sa vigueur reproductrice (Hosier 1974).
- Hexazinone. Il faut 14 l/ha de *Velpar-L* pour maîtriser l'érable à épis vivant sur un sol de texture moyenne (Corcoran 1989). Au Nouveau-Brunswick, Reynolds *et al.* (1986) n'ont obtenu qu'une maîtrise partielle de l'érable à épis après un traitement aérien à l'hexazinone, à des doses variant de 2 à 4 kg/ha. Dix ans après un traitement à l'hexazinone à des doses variant de 1,4 à 4,2 kg i.a./ha, Sutton (1993), en Ontario, a retrouvé l'érable à épis.
- Glyphosate. Avec des doses de 2,24 à 4,48 kg i.a./ha, appliquées au milieu et à la fin du mois d'août, Sutton (1978) a obtenu d'excellents résultats. Toutefois, Pitt *et al.* (1993) notent que la qualité de maîtrise obtenue varie selon la préparation utilisée.

- Triclopyr. L'érable à épis est susceptible au triclopyr. Une étude réalisée au Nouveau-Brunswick montre que le triclopyr est tout aussi efficace pour maîtriser l'érable à épis que le glyphosate, même à des doses inférieures (Pitt *et al.* 1993).

Interférence avec les espèces cultivées

Tant par jour ensoleillé que sous couvert nuageux, l'érable à épis transmet une quantité médiane d'énergie lumineuse dans la bande du spectre de la lumière utile à la photosynthèse, moins que le cerisier de Pennsylvanie, mais plus que l'érable rouge (Messier et Bellefleur 1988). L'érable à épis mature peut supprimer les épinettes et les sapins durant une période de 35 ans (Vincent 1965b). Batzer et Popp (1985) ont montré que l'érable à épis, accompagné d'autres espèces de transition, sont responsables de l'échec d'établissement du sapin baumier. Lorsqu'il est dégagé de l'érable à épis, le sapin baumier croît rapidement et l'effet bénéfique dure au moins jusqu'à 32 ans après le traitement (MacLean et Morgan 1983). Un couvert relativement dense d'érable à épis intercepte la majeure partie du rayonnement solaire, au détriment des espèces sous le couvert. La demande en eau par le système racinaire de l'érable à épis inhibe la germination des résineux (Vincent 1965b). Les feuilles de l'érable à épis forment une litière qui retarde la germination des résineux, particulièrement les épinettes (Post 1965). Des coupes sélectives effectuées dans le nord du Michigan en vue de régénérer le bouleau jaune ont favorisé l'envahissement de l'espace par diverses espèces de transition, dont l'érable à épis, avec pour résultat un échec de régénération de l'espèce désirée (Willis et Johnson 1978).

Dans des plantations résineuses, l'érable à épis peut rapidement devenir un problème sérieux, non seulement par l'effet compétitif qu'il exerce, mais aussi par la nourriture et l'abri qu'il procure aux lièvres qui broutent les jeunes pousses des conifères (Parker 1984).

Rôle dans l'écosystème

L'érable à épis est une composante du régime alimentaire de l'orignal (Peek 1974), qui en mange l'écorce et les ramilles (Hosier 1974). L'érable à épis fait partie de la diète alimentaire de l'orignal en toutes saisons (Timmermann et McNicol 1988) et est considéré comme une espèce préférée ou communément broutée (Newton *et al.* 1989). Une étude réalisée en Gaspésie a permis de montrer que l'érable à épis est très fréquemment brouté par l'orignal durant l'hiver (Crête et Bédard 1975, Bédard *et al.* 1978). Par contre,

une autre étude réalisée au Manitoba montre que l'érable à épis vient au quatrième rang des espèces préférées par l'orignal, peu importe le sexe ou l'âge de l'animal (Zach *et al.* 1982). En Ontario, Brusnyk et Gilbert (1983) ont estimé, sur une période de deux ans, que parmi dix espèces broutées par l'orignal, le noisetier, le bouleau à papier, l'érable à épis, le tremble et les saules ont représenté environ 87 % de la consommation. Pour une station, cette étude a classé l'érable à épis au septième rang de préférence des dix espèces. Une autre étude a montré que parmi les espèces étudiées, l'érable à épis est celle qui, broutée en début de saison, développe le plus facilement une nouvelle feuillaison, mais constituée de feuilles plus petites et alors peu fréquemment broutées par l'orignal, probablement en raison de substances allélochimiques de défense (Miquelle 1983). Au Québec, en Abitibi-ouest, Bourque (1982) a étudié de près la nutrition hivernale de l'orignal et souligne que l'essentiel du régime alimentaire (98,3 %) repose sur 15 espèces. Alors que les saules occupent de loin la première place (38,3 %), l'érable à épis vient au douzième rang avec seulement 1,9 %, suivi de près par le sapin baumier à 1,8 %. Il importe toutefois de préciser que des comparaisons de diète sont toujours précaires à avancer du fait de la disponibilité et de la diversité de la nourriture (Timmermann et McNicol 1988) et aussi du temps écoulé depuis une coupe forestière. Une étude réalisée au Nouveau-Brunswick démontre que le broutage par l'orignal ou le chevreuil est plus fréquent sur des stations où la coupe date de deux ans ou moins (Telfer 1972). À la suite de diverses perturbations dans le Maine, Crawford *et al.* (1993) ont évalué que l'érable à épis n'a représenté que 0,8 % du poids frais total des espèces consommées par l'orignal durant l'été, et aucun broutage par le chevreuil n'y a été constaté.

Le chevreuil broute fréquemment l'érable à épis qui est souvent considéré comme une espèce préférée (Krefting *et al.* 1955, DelGiudice *et al.* 1991). Lorsque l'érable à épis demeure sur la station après une coupe forestière, la production de ramilles augmente par un facteur de 3,5 et le contenu en protéines (qualité nutritive) augmente d'environ 63 % après un an. Toutefois, après trois ans, le contenu en protéines est équivalent à celui du témoin (ramilles prélevées en forêt intacte) (Hughes et Fahey 1991a). La biomasse foliaire de l'érable à épis s'accroît avec une augmentation de la hauteur des tiges. La hauteur maximale des tiges qui permet un broutage par de jeunes chevreuils est de 1,29 m; la croissance en hauteur et la disponibilité de feuillage ne constituent pas une contrainte d'alimentation pour le chevreuil adulte (Rogers et McRoberts 1992).

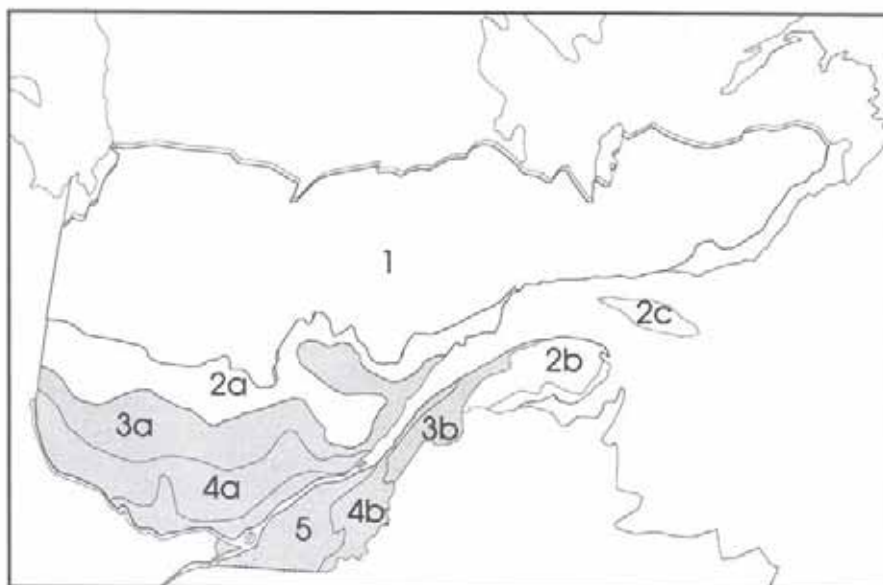
Les lièvres consomment les ramilles des érables à épis (Hosier 1974). Parmi plusieurs espèces de transition se retrouvant associées à des plantations de conifères au Nouveau-Brunswick, l'érable à épis est une espèce préférée par les lièvres, principalement dans des plantations âgées de 11 à 17 ans (Parker 1984). De plus, la gélinotte se nourrit des bourgeons (Hosier 1974). Le castor utilise fréquemment l'érable à épis d'un diamètre variant de 2,5 à 5 cm; au delà de 5 cm, l'espèce est pratiquement évitée (Johnston et Naiman 1990). Contrairement à plusieurs autres espèces, celle-ci n'est pas endommagée (dommages observés à l'écorce) ni fréquentée durant l'hiver par le porc-épic (Tenneson et Oring 1985).

Là où l'érable à épis n'atteint pas le maximum de son potentiel de croissance en hauteur, il peut devenir une espèce désirée dans les couloirs de transport d'énergie électrique. Il forme, avec d'autres espèces, un couvert bas qui entrave la venue d'espèces atteignant de fortes dimensions, incompatibles avec cette utilisation particulière du territoire (Nowak *et al.* 1992).

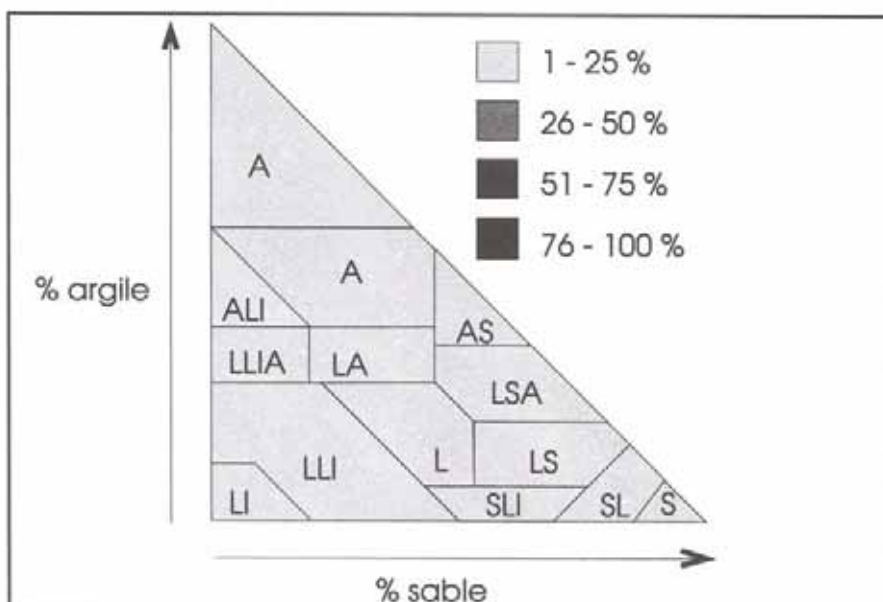
Les feuilles de l'érable à épis ne possèdent pas un fort pouvoir tampon envers les pluies acides, comparativement au cornouiller du Canada (*Cornus canadensis*) (Gaber et Hutchinson 1988).

ÉRABLE ROUGE

Acer rubrum L.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

ÉRABLE ROUGE

[ACÉRACÉES]

Acer rubrum L.

(y compris les var. *rubrum* et *trilobum* Torr. & Gray ex K. Koch)

Caractères diagnostiques

TAILLE : 20-25 (-28) m de hauteur, 0,4-1,3 m de diamètre.

ÉCORCE : mate, gris pâle devenant gris foncé, fissurée longitudinalement en plaques étroites et écailleuses avec l'âge.

RAMEAUX : grêles, rouge foncé, luisants, glabres; bourgeons de l'extrémité des rameaux groupés par trois ou plus, rouges et lustrés, 3-4 m de longueur.

FEUILLES : opposées, simples, réniformes à deltoïdes-ovées, subcordées, 3-5 lobées, à sinus aigus et peu profonds, grossièrement dentées, 5-15 cm de longueur; face inférieure plus pâle ou argentée, glabre ou pubescente.

Fleurs : petites, rouge vif, les fleurs staminées réunies en glomérules capités, les fleurs pistillées et hermaphrodites en ombelles sessiles; floraison en mars-avril, précédant l'apparition des feuilles.

FRUITS : disamares, à ailes peu divergentes (< 60°), samares 1,5-2,5 cm de longueur; à maturité en juin-juillet.

NOTE : la variété *trilobum* se distingue de la variété typique par les feuilles des branches fertiles trilobées, arrondies ou cunéaires à la base et de plus petites dimensions.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce tempérée du nord-est américain. Depuis le sud-est du Manitoba jusqu'à Terre-Neuve et vers le sud, jusqu'en Floride et au Texas. Au Québec, l'aire de l'érable rouge s'étend jusqu'au 50^e degré de latitude. Les deux variétés se rencontrent dans toute l'aire québécoise de l'espèce. La présence de l'érable rouge est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 4 et 5 ainsi que sur certaines stations de la région d'aménagement 3.

STATION. L'érable rouge peut croître sur des sols de toutes textures, dans toutes les situations topographiques et sur toutes catégories de pente. Au sein d'une région donnée, il se développe mieux et atteint de grandes dimensions sur les sols loameux profonds et humides. Une étude de la végétation du contrefort des Laurentides montre que l'érable rouge, en général, se retrouve sur des stations mal drainées et pauvres en éléments minéraux et occupe une situation topographique intermédiaire. De plus, il est associé aux communautés les plus récemment perturbées (Gauthier et Gagnon 1990).

Éventuellement, l'érable rouge colonise des terres abandonnées par l'agriculture, au cours du processus de succession. Le taux d'envahissement, la distribution spatiale et l'abondance relative de cette espèce et d'autres ligneux sont fonction de la proximité à des peuplements adjacents; la prédation des semences par des animaux est toutefois un facteur important qui explique le succès de l'établissement (Gill et Marks 1991). Sur des terres abandonnées par l'agriculture, De Steven (1991a) a démontré que la venue de l'érable rouge est entravée par le prélèvement dû aux prédateurs, mais facilitée par une couverture herbacée qui conserve des conditions propices d'humidité. À la suite de cette première étude, l'auteure (De Steven 1991b) souligne que la survie de l'érable rouge est faible sur de telles stations, sans égard à la compétition.

Une étude réalisée dans le nord du Michigan (Palik et Pregitzer 1992) montre que l'érable rouge est une espèce très souvent présente en fin de succession en sous-étage de forêts de peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata*) et de chêne. Ces auteurs ont étudié cinq peuplements et trouvé que l'érable rouge dominait le sous-étage, suivant deux classes d'âge définies. Un premier groupe provient de rejets qui se sont établis au début de la période; le second groupe découle de semis qui se sont établis entre 30 et 35 ans après le début de l'installation du peuplement. Ces auteurs concluent que l'érable rouge s'adapte à des conditions temporaires défavorables, tire profit d'une augmentation de la disponibilité des ressources environnementales, en raison d'une diminution de la vigueur de l'étage dominant, et qu'il atteindra éventuellement une position dominante.

Dans le sud du Québec, Côté et Fyles (1994) ont étudié la teneur en éléments nutritifs de litières de nombreuses espèces associées à des peuplements climaciques d'érable à sucre. La litière de feuilles d'érable rouge (et aussi d'érable à sucre) est très acide (pH 4) et pauvre en éléments nutritifs; la concentration en N, P, K, Ca et Mg est respectivement de 6,5, 0,60, 2,4, 9,8 et 2,1 mg/g. A titre comparatif, le pH de la litière de feuilles de tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.) est d'environ 6, et la concentration en N, P, K, Ca et Mg de cette litière est respectivement de 11,2, 1,3, 7,7, 33,8 et 4,8 mg/g (Côté et Fyles 1994).

Les tableaux 8 et 9 fournissent les pourcentages moyens de fréquence et de couverture de l'érable rouge en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, l'érable rouge est principalement associé à des origines naturelles et, en plus, de coupe totale dans les régions d'aménagement 3b, 4b et 5, et davantage à des feux qu'à des coupes totales dans les régions 4a et 3a; dans cette dernière, une origine de feu prédomine sur toute autre. Il se retrouve majoritairement associé à des dépôts glaciaires et secondairement à un substratum rocheux dans les régions 3a, 3b, 4a et 4b, alors qu'il est plus fréquent de le retrouver sur des dépôts marins dans la région 5. Il se retrouve surtout sur des stations où un humus de type mor ou moder se développe quoique ce dernier type prédomine dans la région 5 où il est parfois associé à un mull. Ces stations sont caractérisées par un sol (horizon B) de texture grossière ou moyenne; cette dernière classe prédomine dans les régions 3b et 4b. Il est plus fréquemment associé à un drainage bon et modéré dans les régions 3a et 4a et à un drainage variant de bon à imparfait dans les régions 3b, 4b et 5.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. L'érable rouge s'accommode d'une station pauvre mais sa croissance diminue dans cet environnement. Par exemple, il atteint 21,6 m à l'âge de 50 ans sur une station riche du Michigan tandis qu'il atteint 13,6 m pour le même âge sur une station pauvre (Erdmann *et al.* 1988). Ces auteurs ont aussi noté que les concentrations foliaires en P, Ca et Mg sont significativement plus élevées chez l'érable rouge provenant d'une station riche, comparativement à une station pauvre.

Il est adapté à se développer facilement sur des stations riches en azote sous forme de nitrate, par exemple à la suite d'une perturbation où la nitrification augmente et à dominer ou co-dominer dans des

peuplements de stations riches. Downs *et al.* (1993) ont démontré qu'une augmentation du nitrate dans le substrat conduit à une augmentation de l'activité de la nitrate réductase des feuilles et une augmentation du rapport de cette activité des feuilles sur les racines. La réduction du nitrate dans les feuilles, lorsque l'azote est en quantité limitée, se réalisera à un faible coût énergétique. La réduction du nitrate à la fois dans les feuilles et les racines lorsque l'azote est très disponible conduira à une assimilation maximale de l'azote à un moment où il n'y a pas de bénéfices énergétiques à une réduction foliaire. Lorsque l'ammonium est en quantité élevée, l'activité de la nitrate réductase chute et les semis meurent, peut-être en raison d'un environnement racinaire trop acide.

Dans l'état du Maine, Rustad et Cronan (1988) ont étudié, pendant deux ans, le taux de décomposition des litières de feuilles de trois espèces dont l'érable rouge. Il appert qu'après un an, déjà 32 % du poids est perdu et 41 % du poids original est perdu après deux ans. La perte de poids après la première année s'est principalement (84 %) réalisée durant l'hiver. Les résultats indiquent également que cette litière accumule l'aluminium et le fer par absorption abiotique sur la litière humifiée et l'azote par immobilisation microbienne. Il y a perte de N au cours des premiers mois de la décomposition, puis des gains au cours des mois suivants, suivis à nouveau de pertes mesurées au cours des deux derniers mois de sorte qu'à la fin de la période, il n'y a ni gain ni perte d'azote. De manière générale, la litière de l'érable rouge est une source de Ca, Mg, P et de Mn. Ces éléments sont tous plus ou moins relâchés au cours des deux premières années.

EXIGENCES EN EAU. Il se développe à son optimum sur des terrains d'alluvions inondés au printemps (Marie-Victorin 1964). Il préfère un milieu sec à humide, où le drainage est relativement bon. Une inondation importante peut entraîner la mort des jeunes plants (Jones *et al.* 1989). Un stress hydrique peut restreindre la croissance en hauteur de l'érable rouge, et d'autant plus que ce stress se poursuit sur une longue période de temps (Fredericksen *et al.* 1993). Toutefois, l'érable rouge est un utilisateur très efficace de l'eau dans des conditions modérées d'assèchement (Roberts *et al.* 1980). D'ailleurs, des études à long terme réalisées sur des parcelles permanentes situées dans les états du Massachusetts et de New York montrent que même si une période de sécheresse, notamment celle qui a prévalu de 1962 à 1966, est susceptible de provoquer des mortalités en cime, l'impact n'est pas suffisant pour empêcher l'érable rouge d'occuper une position dominante (Lorimer 1984).

Dans l'état de New York, deux stations de 120 ha ont été soumises pendant 12 ans à une inondation printanière et une troisième a été conservée intacte comme témoin. Malecki *et al.* (1983) y ont étudié la végétation et ont trouvé notamment que l'érable rouge est demeuré une espèce dominante, que son recrutement est demeuré stable, comparativement à ce qu'il était avant le traitement, et comparable ou même supérieur au témoin et que l'accroissement annuel moyen est inférieur à ce qu'il était avant le traitement pour l'une des stations inondées. Ces résultats illustrent que cette espèce s'accommode très bien d'un surplus d'eau dans le profil, pour une certaine période de temps.

EXIGENCES EN LUMIÈRE. L'érable rouge est une espèce semi-tolérante à l'ombre. La croissance diminue au fur et à mesure que la compétition pour la lumière augmente entre les tiges. Horn (1985) a montré que des semis d'érable rouge ont une croissance proportionnelle à la quantité de lumière reçue et qu'une ouverture du couvert favorise la croissance. L'érable rouge peut toutefois persister de nombreuses décennies sous un couvert dominant (Palik et Pregitzer 1992). Il est un utilisateur efficace des ressources environnementales, dont la lumière, l'eau et l'azote (Fredericksen *et al.* 1993).

Chez cette espèce, les stomates deviennent sensibles à la lumière au cours des deux semaines suivant l'émergence des feuilles au printemps, soit avant une pleine croissance foliaire, où leur fréquence est d'environ 300/mm²; une fois les feuilles pleinement développées, cette fréquence baisse à 200/mm². Ces résultats indiquent que le début de la transpiration au printemps n'est pas simplement fonction de la croissance foliaire en surface mais aussi des conditions environnementales qui conditionnent le développement des stomates. À l'automne, une baisse marquée de la sensibilité des stomates à la lumière survient avant l'apparition de symptômes visuels de sénescence (Turner et Heichel 1977).

Dans la forêt expérimentale de Duchesnay, Goulet et Bellefleur (1986) signalent que les feuilles de l'érable rouge, à l'instar de celles du peuplier faux-tremble, ne s'adaptent pas à l'ombre et que ces espèces ne produisent pas à la fois des feuilles de lumière et des feuilles d'ombre. Les feuilles pourront présenter un certain ajustement lorsqu'elles sont légèrement en condition ombragée; autrement, elles ne pourront pas réagir adéquatement à un ombrage plus important et l'espèce sera remplacée, au cours de la succession, par des plus tolérantes. En Pennsylvanie, Kloeppel *et al.* (1993) ont montré que des gaules d'érable rouge de milieux ouverts présentent les plus fortes valeurs de photosynthèse par unité de surface foliaire, de

conductance foliaire, d'efficacité d'utilisation de l'eau, de densité stomatique, de masse foliaire spécifique et d'épaisseur foliaire, comparativement à des gaules de sous-bois. Toutefois, et en accord avec les résultats de Goulet et Bellefleur (1986), la surface foliaire demeure la même chez des sujets de milieux ouverts ou ombragés.

En Virginie, Gottschalk (1994) a comparé huit traitements d'ombrage sur le nombre de feuilles produites, la surface foliaire et la taille des feuilles de diverses espèces au stade de semis, dont l'érable rouge. Le nombre de feuilles produites augmente linéairement avec la luminosité et devient significativement différent à une intensité lumineuse de 8 %. La surface foliaire augmente aussi avec la luminosité suivant une relation quadratique, bien qu'il n'y ait pas de différence significative. Enfin, la taille des feuilles est significativement inférieure à 8 % de luminosité et est la mieux décrite par une relation quadratique où le point d'inflexion se situe à environ 45 % de luminosité. L'auteur conclut de son étude qu'une ouverture d'un couvert forestier où au moins 20 % de pleine lumière solaire atteint le parterre, serait favorable à la croissance de semis d'érable rouge.

À l'instar de plusieurs autres espèces également tolérantes à l'ombre, McGee (1986) a observé, au Tennessee, que chez l'érable rouge le débourrement survient de six à quinze jours plus tôt chez des individus sous un couvert forestier que chez ceux qui se retrouvent dans des aires de coupe récente, bien exposées à la pleine lumière solaire. Cette caractéristique confère un avantage certain à ces espèces qui, dans des conditions normalement ombragées, peuvent commencer à croître avec une plus grande quantité de lumière disponible tout en étant protégées par le couvert contre le vent et le gel ou le froid. Toutefois, les causes biologiques de cette caractéristique ne semblent pas être connues (McGee 1986). Toujours au Tennessee, Coe et McLaughlin (1980) ont trouvé que parmi diverses espèces tolérantes à l'ombre, les ramilles de l'érable rouge peuvent effectuer une activité photosynthétique durant l'hiver lorsque la température dépasse 0° C. Toutefois, les gains de cette photosynthèse sont compensés par les pertes de la respiration, de sorte qu'il ne semble pas que cette caractéristique soit une adaptation à vivre à l'ombre.

Pour le Minnesota, Bakuzis et Hansen (1959) ont classé les exigences relatives de l'érable rouge suivant une échelle de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée). Les valeurs obtenues pour l'eau, les éléments nutritifs, la chaleur et la lumière sont respectivement de 1,9, 2,3, 2,6 et 3,4.

Tableau 8. Caractéristiques stationnelles de l'érable rouge arbustif (< 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE																												
BR		78	10	117	57	10	128	29	10	106	0	0	0	42	10	140	20	10	131	30	10	114	5	10	119	12	10	132
CHT		5.5	5		1	10		0	0	0	0	0	1	5	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CT		11	5		16	5	132	40	5	165	33	5	16	5	134	26	10	147	17	10	121	31	10	145	31	10	118	
ES		0	0	0	7	5	130	4	5	137	0	0	3	5	145	3	10	132	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FR		0	0	0	0	0	0	1	5		0	0	0	0	0	0	1	5	82	1	5	140	4	10	98	11	10	116
NA		5.5	20		19	5	222	23	5	111	67	5	38	10	135	49	10	151	52	10	130	59	5	137	45	5	127	
P		0	0	0	0	0	0	3	5	116	0	0	0	0	0	0	1	5	70	0	0	0	1	5	89	1	5	150
DÉPÔT																												
Dépôts glaciaires		83	10	94	69	10	138	74	5	116	0	0	0	72.5	10	137	53	10	143	59	10	120	80	5	133	35	5	120
D. fluvioglaciaires		11	5		6	5	143	0	0	0	0	0	7	5	135	5	10	105	9	5	129	1	5	84	1	10	115	
D. fluviales		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	5	89	2	5	132	0.5	5	23	1	5		1	5	56	
D. lacustres		0	0	0	4	5	95	0	0	0	0	0	1	5	49	0	0	0	2	5	118	1	5		2.5	5	85	
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	111	2	5	72	1	10	123	1.5	10	43	41	10	113	
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	67	5	0.5	5		1	10	100	0.5	10	54	1	5		2	10	129	
D. organiques		0	0	0	2	5	68	0	0	0	0	0	3	5	108	4	5	96	5	5	108	5	5	70	10	10	132	
D. pentes & altérations		0	0	0	0	0	0	25	5	115	33	5	0.5	5	100	7	10	125	1	5	40	2	5	69	1	5	99	
D. éoliens		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	10	81	
Substratum rocheux		6	5		16	10	122	1	5	63	0	0	10	10	128	24	10	120	18	10	120	6	10	86	5	10	114	
D. très minces (<25 cm)		0	0	0	3	10	133	0	0	0	0	0	4	5	106	2	10	104	4	10	97	1.5	5	42	1	5	70	
TYPE D'HUMUS																												
Mull		0	0	0	1	5		1	5		0	0	0	1	5	74	6	5	164	2	10	156	9	10	180	13	5	131
Moder		11	5		12	10	136	11	5	101	0	0	29	10	145	33	10	136	44	10	129	30	5	131	42	10	123	
Mar		89	10	113	81	10	146	86	5	131	67	5	64	10	135	53	10	144	45	10	115	48	10	127	25	10	118	
Tourbe		0	0	0	4	5	92	1	5		33	5	3	5	161	3	5	174	2	5	154	7	5	74	7.5	10	114	
Anmoor		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	161	1	5	99	1	10	111		
Sol organique		0	0	0	2	5	83	0	0	0	0	0	3	5	81	4	5	147	5	5	118	4	5	74	9.5	10	133	
Aucun		0	0	0	0	0	0	1	5	94	0	0	0	0	0	1	5	76	1	5	161	1	5	77	2	5	132	

Tableau 8. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1		2a		2b		2c		3a		3b		4a		4b		5										
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV						
TEXTURE DE L'HORIZON B																												
Fine		0	0	0	1	5	4	5	118	67	5	1	5	77	3.5	5	88	0	0	0	2	5	75	5	5	107		
Moyenne		22	5	100	35	10	141	95	5	129	33	5	44	10	135	59	10	132	44	10	120	78	5	131	42	5	124	
Grossière		78	10	54	64	10	121	1	5	0	0	0	55	10	133	38	10	122	56	10	123	20	10	107	53	10	115	
DRAINAGE																												
0		0	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0.3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
1		5	5	4	5	126	0	0	0	0	0	3	5	126	2	5	134	4	5	103	2	10	142	2	5	121		
2		56	10	98	40	10	126	23	5	112	0	0	35	10	131	28	10	142	41	10	128	17	10	128	17	10	127	
3		39	5	165	45	5	154	74	5	124	67	5	45	10	143	48	10	137	39	10	120	33	10	134	27	5	130	
4		0	0	0	7	5	160	3	10	207	0	0	11	5	119	14	10	156	8	10	114	32	10	131	34	10	117	
5		0	0	0	1	5	74	0	0	0	33	5	2	5	120	4	5	68	2	10	143	12	5	112	10	10	124	
6		0	0	0	2	5	83	0	0	0	0	0	3	5	84	4	5	131	5	5	120	4	5	76	9	10	123	
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	5	91	0	0	1	10	105	0	0	0	1	10	93		
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		18	376		342		3		1 883		1 271		2 488		493		1 742											
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550	3 276		1 377		510		3 551		2 463		3 546		605		2 200											
Fréquence (%)		0.5	11		25		0.5		53		52		70		81		79											

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

Tableau 9. Caractéristiques stationnelles de l'érable rouge arborescent (> 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE		100	10	78	58	10	80	31	20	59	0	0	0	43	20	67	20	63	32	20	61	6	20	58	11	30	62	
BR		0	0	0	1	10		0	0	0	0	0	0.5	10	84	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CHT		0	0	0	16	10	83	42	10	82	0	0	15	20	77	24.5	20	78	16	20	67	29	20	75	31	30	58	
CT		0	0	0	9	10	107	4	5	43	0	0	2.5	10	89	2	10	83	1	10	89	1	5	0	0	0	0	
ES		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	66	1	10	88	3	10	84	10.5	30	69
FR		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
NA		0	0	0	16	10	74	23	10	79	100	20	39	20	67	52.5	20	69	50	20	66	61	20	58	47	30	61	
P		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	10	89	
DÉPÔT		100	10	87	75	10	76	76	10	74	0	0	0	77	20	68	54	20	69	62	20	63	80	20	64	34	30	44
Dépôts glaciaires		0	0	0	5	10	83	0	0	0	0	0	5	10	73	3	20	82	7	20	71	1	10	104	1	20	59	
D. fluvioglaciaires		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	60	0	0	0	0	0	0	1	20	48
D. fluviatiles		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	101	0	0	0	1	10	59	1	20	2	20	45		
D. lacustres		0	0	0	2	10	147	0	0	0	0	0	1	10	101	0	0	0	1	10	59	1	20	2	20	45		
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	20	49	2	20	79	2	10	71	2	20	47	43	30	56	
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	30	46	0	0	0	1	10	85	2	30	61
D. organiques		0	0	0	1.5	5	94	0.5	20		0	0	1	10	68	1.5	10	59	3	10	87	2.5	10	69	9	30	66	
D. pentes & altérations		0	0	0	0	0	0	22	10	76	100	20	0	0	0	8	20	60	1	10	56	2.5	20	68	1	30	51	
D. éoliens		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	30	41	
Substratum rocheux		0	0	0	14	10	61	1	10	57	0	0	10	20	67	27.5	20	69	19	20	59	8	20	36	5	20	61	
D. très minces (<25 cm)		0	0	0	3.5	20	87	0.5	20		0	0	4	20	58	2	10	71	5	20	53	2	30	17	1	30	31	
TYPE D'HUMUS		0	0	0	0	0	0	1	10	128	0	0	0	0	0	0	5	20	73	2	10	60	6	20	89	13.5	30	66
Mull		0	0	0	12	10	87	12	10	87	0	0	32	20	67	36	20	67	45	20	65	33	30	60	43.5	30	57	
Modér		100	10	78	84	10	78	87	10	76	0	0	65	20	68	55	20	71	48	20	63	53	20	61	25	30	61	
Mor		0	0	0	2	5		0	0	0	100	20	2	5	41	2	10	70	2	10	79	3	20	39	7	20	64	
Tourbe		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	50	1	30	56
Anmoor		0	0	0	2	5	77	0	0	0	0	0	1	5	83	2	10	120	3	10	80	3	10	109	9	30	69	
Sol organique		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Aucun		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	1	20	82	

Tableau 9. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b					
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV			
TEXTURE DE L'HORIZON B		0	0	0	0	0	0	3	10	60	100	20	0	0	0	0	3	10	69	1	20	54	1	20	109	5	30	74
Fine		17	5		37	20	76	95.5	10	76	0	0	0	47	20	64	61	20	67	45	20	64	78	20	65	42	30	61
Moyenne		83	10		63	10	78	1.5	10	64	0	0	0	53	20	71	36	20	71	54	20	64	21	20	54	53	30	57
Grossière																												
DRAINAGE		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	
1		0	0	0	3	10	112	0.5	20		0	0	0	3	10	83	1	10	86	4	10	74	2	20	41	2	20	73
2		50	10	87	46	10	81	22	10	85	0	0	0	36	20	64	28.5	20	71	42	20	62	18	20	54	16	20	65
3		50	10	87	45	20	75	75	10	75	0	0	0	48	20	66	54	20	67	40	20	63	35	20	67	27	30	61
4		0	0	0	4	20	66	2	10	101	0	0	0	10	10	85	11	20	73	8	20	65	34	20	63	37	30	56
5		0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	20		1.5	10	109	4	20	81	2	10	80	8	20	72	10	30	65
6		0	0	0	2	5	77	0.5	20		0	0	0	1.5	10	86	1.5	10	81	3	10	85	2	10	126	8	30	66
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	20	74	0	0	0	0	0	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		6			239			249			1			1	339		909			1	919		356			1	534	
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550			3 276			1 377			510			3 551			2 463			3 546		605				2 200		
Fréquence (%)		0			7			18			0			38			37			54		59				70		

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu BR
Chablis total CHT
Coupe totale CT
Épidémie grave ES
Friche FR
Naturelle NA
Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
Classe 1 (drainage rapide)
Classe 2 (drainage bon)
Classe 3 (drainage modéré)
Classe 4 (drainage imparfait)
Classe 5 (mauvais drainage)
Classe 6 (drainage très mauvais)
Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note: Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. La reproduction est assurée par des samares. La germination a généralement lieu au printemps immédiatement après la dispersion et n'exige pas de conditions très rigoureuses. Un sol minéral humide semble constituer un excellent lit de germination, bien qu'une couche organique de surface (débris de feuilles) n'inhibe pas la germination ou la survie du semis (Walters et Yawney 1990). Le jeune semis est tolérant à l'ombre et survit sous un peuplement durant un à quatre ans, à moins de bénéficier d'une ouverture du couvert; un recrutement relativement constant assure la présence de l'espèce. En Ontario, Wang et Haddon (1978) ont étudié la dormance de six provenances de semence d'érable rouge et notent que la dormance embryonnaire est induite par un entreposage au froid; cette dormance est levée par une période de stratification de huit semaines. Au Tennessee, Farmer et Cunningham (1981) rapportent que des graines d'érable rouge peuvent germer au moment de leur dispersion au printemps ou encore l'année suivante. Le fait que ces semences ne demandent pas forcément de période de stratification au froid, peu importe la provenance, suggère que le développement d'une dormance serait une réaction évolutive à l'incertitude environnementale (Farmer et Cunningham 1981). La viabilité des samares peut atteindre de deux à cinq ans. Les semences sont dispersées surtout par le vent jusqu'à une distance maximale de 110 m. Toutefois, une étude portant sur les forces aérodynamiques et la morphologie des samares a d'abord montré une vitesse de chute des samares de 66 cm/sec (soit environ 1,6 fois inférieure à celle de l'érable à sucre) ce qui, pour un individu de 15 m de hauteur exposé à un vent de 7 m/sec pourra atteindre un rayon de dispersion de 160 m (Green 1980). L'auteur conclut qu'un tel rayon de dispersion compense pour la faible capacité compétitive de l'espèce, comparativement à l'érable à sucre dont le rayon de dispersion est deux fois moindre. Bien qu'il existe des différences morphologiques entre les samares provenant d'individus de début et de fin de succession, elles ne semblent pas suffisantes pour expliquer, en pratique, des patrons différents de potentiel de dispersion (Peroni 1994). Pour sa part, Townsend (1972) a étudié les caractéristiques du fruit prélevé dans toute l'aire de distribution et a trouvé que la longueur des samares est significativement corrélée avec la latitude, mais pas avec la longitude; la longueur décroît du sud au nord de l'aire de distribution. De plus, la largeur et la longueur des samares sont positivement corrélées avec le nombre de jours sans gel, la température annuelle moyenne et les températures moyennes des mois de janvier et de juillet. Puisque

l'uniformité entre des fruits prélevés chez un même individu est très élevée, la mesure de ceux-ci devient un bon indicateur de la variation écotypique.

Sur des stations xériques, la reproduction sexuée est limitée par la faible production de semences et par la faible survie des semis; sur des stations mésiques, la reproduction sexuée est plus abondante et la survie des semis est meilleure (Sakai 1990a). Les résultats de cette étude supportent le fait qu'après une perturbation sur une station xérique, la venue de l'érable rouge se réalise principalement par voie végétative, alors que sur une station mésique ou humide, la venue se réalise par reproduction végétative suivie d'une reproduction sexuée. Par ailleurs, Sakai (1990b) a montré que sur des stations xériques, il y a plus d'individus mâles que d'individus femelles, sans qu'il y ait de cause explicative évidente (conditions de la station ou origine des individus).

D'après Godman et Mattson (1976), les bonnes et les meilleures années semencières surviennent à un intervalle de quatre ans. L'érable rouge produit une quantité relativement importante de semences. Des individus de 5 à 20 cm de DHP peuvent produire de 12 000 à 91 000 semences; Abbott (1974) souligne qu'un individu de 30 cm de DHP a produit environ un million de semences. La production de semences est stimulée par une fertilisation. Dans la région de Trois-Rivières, Houle (1994) souligne, après une étude approfondie de quatre ans, d'une part, que la dispersion des semences se réalise sur une courte période, allant de juin au début de juillet et, d'autre part, que la pollinisation peut être limitée par la disponibilité des insectes pollinisateurs au cours des années de forte production florale. Ceci est susceptible de conduire à une relation négative entre l'abondance et la viabilité. Parmi toutes les espèces étudiées, Houle (1994) note que seul l'érable rouge montre une relation significative positive entre la dispersion des semences, les réserves de semences dans le sol et les patrons de distribution et d'abondance des semis. Par ailleurs, Van Ryn *et al.* (1988) soulignent qu'un brouillard acide inhibe la germination des grains de pollen et l'allongement du tube pollinique, ce qui peut avoir des répercussions sur la reproduction sexuée de l'espèce, mais peut-être moins que sur la germination et la survie des semis, ce qui reste à démontrer. Au cours d'une étude portant sur les réserves de semences enfouies dans le sol de peuplements feuillus (bouleau et érable) dans le New Hampshire, Graber et Thompson (1978) n'ont trouvé qu'un faible nombre (dix) de semences viables dans un peuplement âgé de 95 ans, et aucune dans un peuplement âgé de plus de 200 ans, ce qui laisse présager que le recrutement de cette espèce par un mode de graines enfouies est très peu probable. Ces

résultats rejoignent ceux de Marquis (1975) qui souligne que des semences d'érable rouge peuvent demeurer viables dans l'humus durant une période de deux à cinq ans.

Bien que des semences d'érable rouge puissent germer sous le couvert de plantations de pins rouge ou sylvestre, la mortalité observée est très importante du fait d'une inhibition allélopathique de la formation de mycorhizes (Tobiessen et Werner 1980).

En plus de pouvoir se régénérer par semis, l'érable rouge est l'une des espèces qui se reproduit le mieux par rejets de souche. Au Nouveau-Brunswick, Lees (1981) souligne que de nouveaux rejets se nourrissent à partir de racines saines existantes et développent rapidement de nouvelles racines. L'auteur conclut qu'au moins trois générations de rejets de souche vigoureux peuvent se développer sur le même système régénérateur de racines. Il souligne que des rejets âgés, jusqu'à 70 ans, étaient à la fois supportés par de nouvelles racines et des racines de générations précédentes.

Il existe deux types de bourgeons dormants (ou inhi-bés) qui peuvent former des rejets (Wilson 1968). Les deux types sont situés sur la tige ou sur les racines mais très près de la tige. Le type le plus commun est le bourgeon dormant situé dans l'écorce et qui croît chaque année pour éviter d'être occlus dans celle-ci. Le second type de bourgeon est une tige courte externe à l'écorce. Selon Wilson (1968), rien n'indique que de nouveaux bourgeons puissent se former sur la tige après la coupe. Une tige coupée en hiver voit ses bourgeons dormants croître au printemps. Lorsque les tiges sont coupées durant la saison de croissance, l'élongation des bourgeons dormants survient à l'intérieur de deux à cinq semaines. Les tiges coupées en début de saison de croissance sont plus sujettes à produire des rejets l'année même que les tiges coupées en fin de saison de croissance. Après environ un mois de croissance des rejets, la production d'hormones de croissance semble suffisante pour inhiber l'émergence des bourgeons dormants restants (Wilson 1968). Cet auteur a également démontré que très peu de temps après l'émergence du rejet, la souche produit de nouveaux vaisseaux conducteurs orientés vers celui-ci; le résultat de cette réorientation indique que même s'il n'existe qu'un seul rejet, il est en connexion vasculaire directe avec toute la souche et son système racinaire, plutôt qu'une portion sous-jacente au point d'émergence du rejet. Cette réaction confère aux rejets une assurance nutritionnelle de première importance.

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. L'érable rouge peut atteindre de 22 à 28 m de haut et il peut vivre 200 ans, mais après 80 ans, son taux de croissance se réduit considérablement (Vézina et Roberge 1981). Toutefois, Lorimer (1984) souligne que ces ralentissements sont souvent causés par des feux ou du verglas et que sur les parcelles de terrain étudiées, de grands individus présentent un taux de croissance corrélé positivement avec la taille. Par exemple, en Pennsylvanie, Hough et Forbes (1943) ont retrouvé des individus âgés de 290 ans. Alors que l'érable à sucre est l'une des premières espèces à amorcer sa croissance au printemps, l'érable rouge suit de seulement quelques jours. Au cours d'une étude, Jacobs (1965) a observé que 50 % de l'élongation était atteinte après une semaine et 90 % après 54 jours. La croissance radiale débute relativement tard dans la saison mais se réalise rapidement (Jacobs 1965). À trois ans, les semis peuvent avoir une hauteur de 1 à 1,5 m, mais souvent ils ne dépassent pas 70 cm. La distribution de la biomasse, mesurée chez 23 individus d'un diamètre moyen de 10,4 cm (variation du DHP de 3,1 à 24,6 cm) et de hauteur moyenne de 11,5 m (variation de la hauteur de 5,3 à 18,5 m), se répartit ainsi : tige : 63,8 %; écorce : 10,3 %; branches : 20,5 %; feuilles : 5,4 % (Crow et Blank 1978).

La grande plasticité de cette espèce à croître sous diverses conditions édaphiques et situations topographiques est en bonne part attribuable à l'adaptation de son système racinaire à ces conditions. Par exemple, sur une station très humide, l'érable rouge forme une racine principale courte et de nombreuses et longues racines latérales; l'inverse se produit sur une station sèche. Les racines latérales se forment dans les premiers 25 cm du sol. Après la germination, la racine principale s'allonge de 2 à 5 cm puis oblique horizontalement. Les racines ligneuses peuvent atteindre une longueur de 25 m (Lyford et Wilson 1964).

À l'instar d'autres espèces, celle-ci se développe et croît avec une association mycorhizienne qui lui confère d'intéressants bénéfices, qui se traduisent principalement en termes de croissance. Par exemple, Kormanik *et al.* (1982) ont obtenu, après une saison de croissance, des semis d'environ 34 cm de hauteur et 0,63 cm de diamètre lorsqu'associés à *Glomus* spp., comparativement à 8,3 cm de hauteur et 0,24 cm de diamètre pour des semis témoins non mycorhizés.

Les rejets croissent, au cours des premières années, deux fois plus rapidement que les semis (Vézina et Roberge 1981). Les meilleurs rejets se rencontrent habituellement là où des érables rouges de 40 à 50 ans ont été coupés pendant la saison dormante à une hauteur de 15 à 25 cm au-dessus du sol. Les rejets

peuvent atteindre 90 cm de hauteur la première année (Vézina et Roberge 1981). Plusieurs caractéristiques de croissance des rejets ont été données à la section précédente.

À partir de parcelles permanentes situées dans les états du Massachusetts et de New York, Lorimer (1984) a examiné cinq hypothèses sur le potentiel de développement de l'érable rouge associé à des peuplements de chêne. Ses résultats indiquent : 1) que l'érable rouge associé à ces peuplements ne demeure pas confiné au sous-étage et peut, au contraire, atteindre des positions dominantes; 2) que l'érable rouge n'est pas une espèce seulement opportuniste de stations perturbées et caractéristique de début de succession, car le recrutement d'individus sous le couvert mature de l'espèce est continu et progresse dans le temps et que la mortalité tant des sujets supprimés que de ceux en position dominante est relativement faible; 3) qu'une période de sécheresse n'est pas susceptible d'empêcher l'érable rouge d'atteindre une position dominante; 4) qu'à moins de causes abiotiques majeures (feu, chablis, verglas) susceptibles d'empêcher l'espèce adulte de conserver une position dominante dans le peuplement, son espérance de vie relativement courte ne serait pas un facteur plausible pour l'en empêcher; et, 5) que l'érable rouge a la possibilité de devenir et de demeurer dominant dans des peuplements feuillus de chêne du nord-est américain en autant que les interactions de la compétition juvénile lui soient favorables. Au Michigan, Palik et Pregitzer (1993) avancent l'hypothèse qu'une domination verticale de l'érable rouge et du chêne rouge par le peuplier à grandes dents n'est pas le résultat de différences dans les patrons de croissance juvénile, mais bien qu'une dominance numérique est un mécanisme suffisant pour promouvoir une stratification verticale par inhibition de la croissance en hauteur des espèces associées.

L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ est susceptible d'influencer la croissance des végétaux et aussi de varier les conditions de température de l'air et du sol. Bazzaz *et al.* (1990) ont démontré que cette augmentation n'a pas d'effet sur la croissance (accumulation de biomasse) de l'érable rouge, contrairement à d'autres espèces dont l'érable à sucre. Toutefois, Bazzaz et Miao (1993) rapportent n'avoir obtenu des augmentations significatives de croissance dans des conditions de teneur élevée en CO₂, qu'avec des apports élevés de nutriments. Par ailleurs, Jones (1993) a démontré qu'un sol chauffé à un régime de 34° C (jour) et 31° C (nuit) n'a pas de répercussion sur la croissance de l'érable rouge. Ces

résultats indiquent que l'érable rouge ne serait pas susceptible d'augmenter son potentiel compétitif, résultat d'un effet de serre.

Pour des usages en milieu urbain, où la température du sol peut parfois atteindre des valeurs élevées (supérieures à 28° C), Graves (1994) recommande de sélectionner des génotypes pouvant résister aux stress induits par de fortes températures.

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. Les coupes peuvent augmenter la présence de l'érable rouge sur des stations où seules des tiges éparses se trouvaient auparavant (Burns et Honkala 1990). L'établissement de l'érable rouge à la suite d'une perturbation se fait essentiellement par rejets de souche (Sakai 1990a). Une coupe effectuée en hiver en laissant sur pied des individus d'érable rouge peut entraîner de sérieux problèmes de suppression des conifères en régénération après quelques années (Ker 1981, Piene 1981). La compaction du sol qui parfois résulte de travaux de coupe ou d'aménagements récréatifs (sentiers pédestres) peut entraîner des effets négatifs sur l'infiltration d'eau dans le sol et sur la croissance radiale de l'érable rouge (Donnelly et Shane 1986).

Au Tennessee, Mann (1984) a comparé les effets de l'exploitation par arbres entiers et de l'exploitation conventionnelle (tiges seulement) sur les patrons de production de rejets de souche de diverses espèces dont l'érable rouge. Après un an, ce dernier produit plus de rejets et de plus forte taille dans les aires d'exploitation conventionnelle où la biomasse estimée atteint 102 kg/ha, comparativement à 57 kg/ha sur les stations exploitées par arbres entiers. Bien que ces résultats soient à très court terme (1 an seulement), ils laissent présager quelles espèces auront tendance à occuper et à dominer la station (Mann 1984). La différence de réaction obtenue peut être attribuée à des niveaux différents de bris de souches entre les modes d'exploitation, à des niveaux différents de perturbation de la station ou encore à des effets d'ombrage et de protection par les résidus de la coupe. De plus, l'auteur a trouvé que la production de rejets augmente avec le diamètre des souches. Il conclut que la composition du peuplement avant la coupe aura probablement moins d'effets sur la production de biomasse et la composition de la régénération après la coupe, que la distribution spatiale des classes de diamètre des tiges du peuplement pourra en avoir. Une étude à plus long terme (4 ans) réalisée à l'Institut forestier national de Petawawa (Hendrickson 1988) montre un patron de réaction opposé. Deux et quatre ans après une coupe par arbres entiers, la densité de l'érable rouge s'établit

à 1 280 et 2 240 tiges/ha respectivement, comparativement à 480 et 2 030 tiges/ha pour une coupe conventionnelle. Après quatre ans, les teneurs foliaires en éléments minéraux (N, Ca et Mg) sont similaires entre les deux méthodes de coupe, quoique les concentrations en K soient significativement plus élevées après une coupe par arbres entiers.

FEU. Les rejets de souche sont souvent abondants après un feu (Burns et Honkala 1990). Une expérience de brûlage dirigé réalisée dans la région de Petawawa en Ontario montre qu'un brûlage léger peut éliminer temporairement l'érable rouge, à l'inverse du peuplier qui est favorisé (Sidhu 1973a). Lors d'une étude sur le brûlage effectué à diverses saisons au Nouveau-Brunswick, la croissance de l'érable rouge a été stimulée par un brûlage d'été seulement (Flinn 1981). Cette espèce n'est que faiblement résistante au passage du feu (forte probabilité de mourir à la suite d'un incendie forestier) (Regelbrugge et Smith 1994).

PRÉPARATION DU TERRAIN. Une préparation du terrain de faible intensité suivie d'un dégagement mécanique tendent à favoriser l'érable rouge. Par contre, une préparation du terrain par voie chimique suivie de dégagements manuels et chimiques combinés tendent à restreindre l'érable rouge (Ohmann 1982). Dans le sud des États-Unis, une préparation du terrain par fragmentation des débris suivie d'un brûlage a maîtrisé complètement la venue de l'érable rouge après trois saisons de croissance (Haywood 1993).

DÉGAGEMENT MANUEL. Après une coupe manuelle, le nombre de rejets d'érable rouge produits par souche, deux ans après la coupe, s'accroît proportionnellement au diamètre à la souche de l'arbre-mère pour atteindre environ 25 rejets pour une tige de 23 cm, puis décroît (Solomon et Blum 1967). Mroz *et al.* (1985) ont trouvé que la production de rejets est liée au diamètre de la souche et indépendante de la qualité de la station ou d'un apport d'engrais. De plus, la longueur des rejets d'une souche est indépendante du nombre de rejets mais augmente avec la qualité de la station. Toutefois, contrairement à Solomon et Blum (1967), cette étude-ci a été réalisée sur un très grand nombre d'individus et montre clairement que la production de rejets, après deux ans, augmente avec le diamètre de la souche jusqu'à 40 cm (environ 30 rejets produits), puis décroît. Lamson (1976) rapporte un nombre moyen de rejets vivants de 11,1 et 5,5 par tige, 8 et 12 ans respectivement après la coupe de la tige-mère. Le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) moyen des rejets et la hauteur totale moyenne sont respectivement de 5,3 cm et 6,6 m après 8 ans, et atteignent 8 cm et 9,5 m, 12 ans après la coupe de la tige-mère.

Ces observations proviennent de mesures de places-échantillons situées dans le nord de la Virginie (Lamson 1976).

Une autre étude a montré qu'après dix saisons de croissance, il y a en moyenne 6,3 rejets d'érable rouge par souche, et que la hauteur moyenne des plus grands rejets est de 3,44 m (Bjorkbom 1972). Un an après la coupe de tiges d'érable rouge âgées d'environ 12 ans dans la région de Pohénégamook au Québec, nous avons dénombré une moyenne de 4,9 rejets par souche, mesurant 89,1 cm de hauteur.

Les effets du moment (date de l'année) et de la fréquence de coupes de tiges d'érable rouge sur la production et la croissance de rejets ont été étudiés, en relation avec les réserves en hydrates de carbone des racines (Kays et Canham 1991). L'effet de la date de coupe a été évalué en coupant les tiges à intervalle de trois semaines, du début de mai au début d'octobre dans le sud de l'état de New York. L'effet de la fréquence de coupe a été évalué en coupant deux ou trois fois dans une même saison à diverses périodes. Pour atteindre une croissance minimale des rejets, il est préférable de couper durant la saison de croissance active, soit après le début de la croissance printanière et avant l'arrêt de la croissance de fin d'été. Toutefois, cet effet de la date de coupe n'est que de courte durée (une ou deux saisons de croissance après la coupe). Après trois saisons de croissance, il y aurait en moyenne 6,2 rejets par souche, toutes dates de coupe confondues. Deux ou trois coupes répétées dans une même saison de croissance n'ont pas produit d'effets différents qu'une seule coupe (à l'exception du bouleau gris qui a été bien maîtrisé par cette technique) (Kays et Canham 1991). Ces résultats rejoignent ceux de Canham *et al.* (1994) qui ont montré que des tailles même importantes où 75 % de la pousse annuelle est coupée (pour simuler l'effet du broutage par le chevreuil) durant la fin de la saison de croissance ne réduisent pas les réserves racinaires en hydrates de carbone (une taille légère a pour effet d'augmenter légèrement ces réserves).

En Abitibi, dans une région comprise entre Rémigny et La Sarre, Babeux et Mauffette (1994) ont étudié l'influence de la période de coupe (en mai, avant le débourrement et à la fin de juin), de l'âge des individus (de 35 à 61 ans) et de la taille des souches (de 17,4 cm à 39,1 cm) sur le succès de production de rejets, exprimé en termes de nombre, de diamètre, de hauteur et de biomasse, mesures effectuées sur une période de deux ans. Bien que les arbres coupés en mai aient produit plus de rejets présentant une biomasse plus élevée que ceux coupés en juin, il apparaît que ces différences disparaissent après deux ans.

Toutefois, la productivité des souches est positivement corrélée à leur taille, ce qui confirme les observations de Solomon et Blum (1967) et de Mroz *et al.* (1985).

Dans le centre de la Pennsylvanie, Bramble et Byrnes (1983) ont étudié l'effet de la coupe ou de l'application d'herbicides sur les patrons de résurgence de la végétation, y compris l'érable rouge, dans des corridors de transport d'électricité sur une période de 27 ans. Quatre ans après une première coupe manuelle, ils ont dénombré 158 tiges vivantes de plus de 0,9 m de hauteur par *acre* (1 *acre* = 4 047 m²). Onze ans après la seconde coupe (celle-ci effectuée 13 ans après la première), ils ont dénombré 238 tiges vivantes de plus de 0,9 m de hauteur par *acre*. Après 27 ans, les meilleurs résultats de maîtrise ont été obtenus avec deux applications d'un mélange de 2,4-D et 2,4,5-T au cours de la période : de 75 à 78 tiges encore vivantes.

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. Une application de 2,4-D combinée à du picloram entraîne un certain niveau de maîtrise de l'émergence des rejets d'érable rouge sur des stations de coupe d'hiver (Lewis *et al.* 1985). Les travaux de Bramble et Byrnes (1983) cités précédemment (voir le dégagement manuel) font état de l'efficacité à long terme du 2,4-D combiné à du 2,4,5-T.
- Hexazinone. En Virginie, Lewis *et al.* (1985) ont obtenu un certain niveau de maîtrise des rejets de souches de l'érable rouge traitées avec de l'hexazinone sur des stations de coupe d'hiver. Dans le Maine, Maass (1983) a maîtrisé efficacement la résurgence des rejets de l'érable rouge après une coupe, avec de l'hexazinone appliqué au printemps; un traitement d'automne n'a eu aucun effet. En Louisiane, Haywood (1993) a maîtrisé l'émergence de rejets d'érable rouge avec de l'hexazinone appliqué sous forme de pastilles.
- Glyphosate. Les travaux de D'Anieri *et al.* (1990) ont démontré que l'érable rouge est difficilement maîtrisé par le glyphosate. Les traitements de septembre effectués avant la chute des feuilles ont procuré les meilleurs résultats, en raison de la période qui correspond à la résorption d'éléments nutritifs et à l'accumulation de réserves en hydrates de carbone au niveau racinaire. Alors que d'autres travaux (Lewis *et al.* 1985, Minogue *et al.* 1984) ont aussi démontré la difficulté de maîtriser cette espèce avec du glyphosate, Chase *et al.* (1990) soulignent avoir obtenu un niveau de maîtrise satisfaisant avec une dose aussi faible que 2,33 l/ha. Bien que le glyphosate pénètre relativement bien la

feuille de l'érable rouge (la feuille agit en écran plus ou moins perméable à l'entrée d'un herbicide foliaire), une quantité relativement faible se retrouve au niveau des racines, ce qui signifie que le niveau de tolérance est à la fois le résultat de l'absorption foliaire et des caractéristiques liées à la translocation, à tout le moins chez l'érable rouge (Green *et al.* 1992).

- Triclopyr. Dans le Maine, Maass et Arsenault (1986) ont obtenu une maîtrise adéquate de l'érable rouge avec du triclopyr en traitement basal. Sur des stations où la coupe a eu lieu l'été, en Virginie, Lewis *et al.* (1985) ont obtenu une bonne maîtrise des rejets de l'érable rouge avec des traitements de souche au triclopyr. Dans le Maine, McCormack *et al.* (1981) ont obtenu d'excellents résultats de maîtrise des rejets de souche de l'érable rouge avec du triclopyr (4,5 kg dans 37 litres d'eau par hectare) appliqué par hélicoptère au début du mois d'août; le suivi d'efficacité s'est poursuivi jusqu'à trois ans après le traitement et a montré que la régénération naturelle d'épinettes blanche et rouge, de sapin baumier et de pin blanc a été bien dégagée. Perala (1980) a obtenu des résultats similaires au Minnesota dans des plantations d'épinette blanche.

Interférence avec les espèces cultivées

L'érable rouge est une espèce pionnière qui est plus tolérante à l'ombre et de longévité supérieure que les espèces venant en premier dans la succession. Comme il vient en deuxième rang dans la succession, il s'agit d'un compétiteur moins sérieux que le peuplier faux-tremble et le cerisier de Pennsylvanie. Cependant, lorsqu'il est présent avant les travaux forestiers, sa forte capacité de produire des rejets en fera une espèce de compétition très agressive à l'endroit de la régénération (White 1991), principalement pour la lumière.

L'érable rouge nuit à la croissance et à la survie des conifères en régénération; McCormack *et al.* (1981) ont noté que des dégagements ont permis à l'épinette rouge, au sapin baumier et au pin blanc d'occuper l'espace dominant au profit de l'érable rouge.

Fredericksen *et al.* (1993) ont démontré la supériorité compétitive de l'érable rouge sur le pin à l'encens (*Pinus taeda*), compte tenu qu'il est un meilleur utilisateur de ressources environnementales dont la lumière et l'eau, et est considéré comme un spécialiste de la compétition racinaire. Par contre, Elliott et White (1993) ont démontré que l'érable rouge était l'espèce la moins compétitrice parmi celles étudiées (cerisier de Pennsylvanie et érable de Pennsylvanie) à l'endroit

du pin rouge (*Pinus resinosa*) en plantation. Ces auteurs notent toutefois avoir eu recours à des semis d'érable rouge pour leurs expériences, au lieu de rejets qui ont un rythme de croissance supérieur et que dans ce cas, les résultats auraient pu être tout autres.

Au Nouveau-Brunswick, Lees (1988) a mis en terre des frênes (*Fraxinus americana*) de grandes dimensions (deux à trois mètres de haut) âgés de huit ans dans des stations de coupe de peuplements feuillus comprenant de l'érable rouge. Après quatre ans, les résultats indiquent que les frênes dominent les rejets de souche de l'érable rouge dans un parterre de coupe récente, et qu'ils sont en avantage compétitif dans un parterre de coupe de sept ans. Les frênes doivent toutefois être protégés contre le broutage par des animaux.

Rôle dans l'écosystème

Quoique pouvant être un sérieux compétiteur sur certaines stations, l'érable rouge est avantageusement cultivé sur d'autres (Townsend *et al.* 1993) et répond très bien à une sylviculture visant à améliorer la qualité des tiges (Lamson 1976, Erdmann *et al.* 1985). Lorsqu'il est planté sur des terres abandonnées par l'agriculture, l'érable rouge subit les effets adverses de la compétition exercée par les broussailles, pour les ressources du sol si elles sont en faibles quantités et pour la lumière sur des stations plus riches (Putz et Canham 1992). De plus, il est très susceptible à des dommages, pouvant entraîner la mortalité, par le campagnol (Ostfeld et Canham 1993). Par ailleurs, la quantité moyenne totale des sucres dans le sirop provenant de la sève de l'érable rouge atteint une valeur voisine de celle de l'érable à sucre, quoique la production totale de sève soit largement inférieure à celle de l'érable à sucre (Jones et Alli 1987).

Martin et Tritton (1991) soulignent l'importance de certaines espèces capables de se régénérer par rejets de souches après une coupe forestière. Elles contribuent au rétablissement de conditions microclimatiques de la station, jouent un rôle transitoire vers le développement d'une nouvelle forêt et participent au prélèvement et à la mise en circuit des éléments nutritifs après une perturbation (MacLean et Wein 1977a). Toutefois, les travaux de Côté et Fyles (1994) dans le sud du Québec montrent bien que l'acidité et la pauvreté des litières de l'érable rouge ne permettent pas d'espérer une quelconque amélioration des sols de stations climaciques dominées par l'érable à sucre et l'érable rouge.

Bien que ce ne soit pas pour lui une espèce préférée, l'orignal broute l'érable rouge (Parker et Morton 1978). Abell et Gilbert (1974) ont par ailleurs classé l'érable rouge comme intermédiaire au niveau de sa digestibilité pour le chevreuil. L'érable à épis et le sorbier sont des espèces préférées à l'érable rouge par le chevreuil (Hughes et Fahey 1991 a). Pour leur part, Carter *et al.* (1975) ont classé l'érable rouge comme étant de faible qualité nutritive pour la faune. La digestibilité de la cellulose contenue dans la pousse annuelle (la cellulose représente 28,7% de l'échantillon sec) s'établit à 14,6 %, valeur au-dessous de la moyenne (16,9 %) de 18 espèces broutées par le chevreuil et rencontrées dans l'état de New York. La digestibilité des autres composantes, à l'exception des hémicelluloses, est également inférieure à la moyenne (Robbins et Moen 1975). Toutefois, dans le New Hampshire, Pekins et Mautz (1988) ont montré que les feuilles de rejet d'érable rouge à l'automne sont susceptibles de fournir une quantité appréciable (soit 46,5 % par unité de poids sec) d'énergie métabolisable, quoique cette quantité demeure inférieure à celle fournie par le gland du chêne rouge.

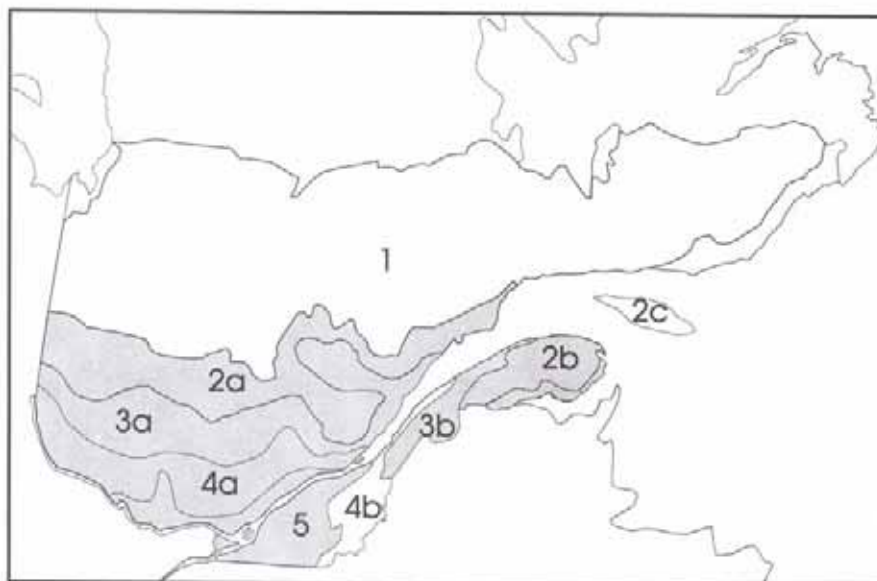
Le contenu en protéines (valeur nutritive) chez l'érable rouge est plus élevé après une coupe forestière mais redescend à des valeurs d'avant la coupe après trois ans. À la suite d'une coupe, les nombreux rejets contribuent à augmenter de 44 fois la production de ramilles, après trois ans. Un et deux ans après la coupe, le contenu en protéines se situe à respectivement 63 % et 53 % du contenu mesuré chez le témoin (ramilles prélevées en forêt intacte) et à 19 % de moins que celui mesuré chez le témoin après trois ans (Hughes et Fahey 1991a). Toutefois, l'étude de Ford *et al.* (1994) souligne que la qualité nutritive de l'érable rouge est la même chez des sujets de sous-bois (forêt de plus de 40 ans) que de coupes récentes (deux ans ou moins). Les auteurs concluent que la facilité d'accès conduit à un broutage plus important par le chevreuil dans une aire de coupe au cours du printemps et de l'été, comparativement à un sous-bois. Une étude de préférence alimentaire du chevreuil, réalisée dans le New Hampshire, montre que l'érable rouge compte pour une proportion importante (11 %) de la diète estivale et que les feuilles de rejets ont une valeur nutritive supérieure à celle des feuilles de semis ou de gaules (Pekins et Mautz 1989). En ce qui concerne le broutage hivernal par le chevreuil, Moen (1985) souligne que la portion distale d'une ramille, soit celle qui est normalement broutée, est plus digestible que la section proximale; si, à la fin de l'hiver, la pression du broutage devient élevée, la qualité de la nourriture ingérée risque alors de diminuer.

La hauteur maximale que doit avoir l'érable rouge pour constituer une source de nourriture estivale pour les jeunes chevreuils est de 0,92 m, et de 1,97 m pour les adultes (Rogers et McRoberts 1992); au-delà de ces dimensions, l'érable rouge n'est plus accessible à l'animal. Canham *et al.* (1994) ont réalisé des simulations de broutage par le chevreuil, par des tailles plus ou moins importantes des pousses annuelles effectuées sur des individus de milieux ombragés ou dégagés. Les résultats indiquent qu'en milieu ombragé, l'érable rouge est susceptible de demeurer longtemps accessible à l'animal. Au contraire, en milieu dégagé, il pourra facilement dépasser une hauteur critique au broutage par le chevreuil. Une autre étude de simulation du broutage hivernal de rejets âgés de quatre ans et mesurant 1,5 à 2 m de hauteur, indique que ceux-ci réalisent dès la première année une croissance compensatoire qui, toutefois, n'est pas apparente la seconde année. Cette croissance compensatoire est attribuable à une croissance accrue des bourgeons latéraux (Wilson 1993). Une étude de préférence alimentaire réalisée dans l'état du Maine (Crawford 1982) indique que cette espèce contribue dans une bonne mesure à l'alimentation du chevreuil. Au cours d'une année, les ramilles contribuent à l'alimentation de cet animal aux taux suivants : janvier et février : 11,1 %; mars et avril : 9,1 %; mai et juin : 4,1 %; novembre et décembre : 6,4 %. Les feuilles vertes y contribuent de la manière suivante : juillet et août : 20,5 %; septembre et octobre : 6,1 %. Les feuilles sèches y contribuent également suivant ces taux : septembre et octobre : 1,4 %; novembre et décembre : 15,5 %. Enfin, les feuilles colorées d'automne (septembre et octobre) contribuent pour 5,8 % de l'alimentation de l'animal. Dans le sud-ouest du Québec (près de Rigaud), Brown et Doucet (1991) ont trouvé qu'au cours de la saison hivernale, l'érable rouge est à l'occasion fortement brouté par le chevreuil, surtout lorsque celui-ci ne retrouve pas ses espèces favorites. Une autre étude réalisée dans le Maine sur des stations défoliées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, ou défoliées puis coupées, ou défoliées, coupées puis brûlées, ou encore intactes, montre qu'en moyenne l'érable rouge ne participe que moyennement à la diète alimentaire du chevreuil (2,8 % du poids frais total des espèces consommées au cours d'un été), mais constitue l'espèce la plus broutée par l'orignal (13,3 % du poids frais total des espèces consommées au cours d'un été) (Crawford *et al.* 1993).

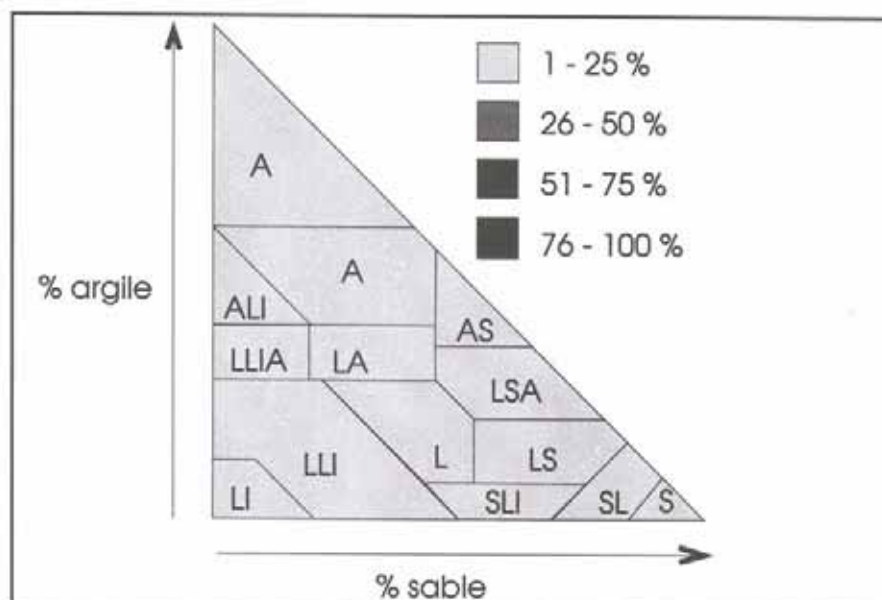
Dans sa diète alimentaire, le castor n'utilise que très peu l'érable rouge (Johnston et Naiman 1990) qui, malgré une valeur énergétique relativement élevée, est peu digestible (Doucet et Fryxell 1993). Le cas échéant, Jenkins (1980) a montré la relation inverse existant entre le diamètre des individus coupés et leur distance de la rive. Ce sont généralement les individus dont le diamètre à la souche varie de 2,5 à 6,2 cm qui sont coupés par le castor (Jenkins 1975). En Ontario, dans le parc provincial Algonquin, Doucet *et al.* (1994) soulignent que le castor utilise de préférence certaines espèces feuillues, dont les érables rouge et à sucre, comme source de nourriture hivernale, et des conifères, en plus de l'aulne rugueux, pour la construction du barrage. Contrairement à plusieurs autres espèces, celle-ci n'est pas endommagée (dommages observés à l'écorce) ni fréquentée durant l'hiver par le porc-épic (Tenneson et Oring 1985). D'autre part, au Vermont, Runde et Capen (1987) soulignent que la mésange à tête noire utilise les cavités de l'érable rouge pour y faire son nid.

FOUGÈRE-AIGLE COMMUNE

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

FOUGÈRE-AIGLE COMMUNE

[PTÉRIDACÉES]

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn var. *latiusculum* (Desv.) Underw.

Caractères diagnostiques

RHIZOMES : profonds, noirs, fibreux, longuement traçants.

CROSSES : évoquant une serre d'oiseau de proie, couvertes de poils dorés (le stipe atteint 30 à 50 cm de hauteur avant que la crosse ne commence à se dérouler).

FRONDES : triangulaires, très grandes, 0,3-1 (-1,5) m de hauteur; stipes épais, coriaces et très longs; limbe étalé, presque horizontal, 0,3 -0,9 m de largeur, divisé en trois segments primaires presque opposés, segments secondaires et tertiaires alternes, ces derniers obtus.

SORES : marginaux, formant une ligne continue, dépourvus d'indusie mais recouverts par le bord replié du limbe.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce quasi cosmopolite, boréale circumpolaire à aire disjointe dans l'hémisphère nord. La variété *latiusculum* se rencontre depuis le Manitoba jusqu'à Terre-Neuve et vers le sud, jusqu'en Caroline du Nord et au Missouri. Elle présente des localités disjointes dans l'ouest des États-Unis et dans le nord-est du Mexique. Cette variété se rencontre également en Europe et en Asie. Au Québec, l'aire de la fougère-aigle s'étend jusqu'au 50° degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 2a, 2b, 3, 4a et 5.

STATION. Cette fougère s'associe principalement à des sols podzoliques ou brunisoliques, envahissant particulièrement les pâturages et les terrains accidentés (Cody et Crompton 1975). La fougère-aigle en colonie semble produire un humus de type mull plutôt qu'un mor, réduire l'acidité du substrat et participer à une certaine dépodzolisation du profil par une redistribution des sesquioxides entre les horizons B et A (Miles 1985). La fougère-aigle se retrouve fréquemment associée à des stations après un feu, à des terres abandonnées par l'agriculture et à des stations forestières de conifères ou mixtes. Dans le nord du Michigan, Hellum et Zahner (1966) notent que le meilleur développement de l'espèce survient sur des sables de productivité intermédiaire et s'affaiblit avec une diminution de la productivité. Ces auteurs notent en

plus que la croissance de cette fougère sous un peuplement de peupliers et de pin gris s'accroît avec le degré de podzolisation du profil, en raison de l'enrichissement de l'horizon B. Le développement de l'espèce est fortement influencé par la présence et la nature d'un couvert forestier. Au Canada, cette fougère peut se retrouver sur des stations où la température moyenne hivernale peut être aussi basse que -15° C, et une moyenne estivale aussi haute que 21° C, suivant une échelle de précipitations annuelles variant de 61 à 165 cm (Cody et Crompton 1975). Autant les frondes que les bourgeons des rhizomes sont sensibles au gel; cette sensibilité est un facteur de première importance pour expliquer la répartition géographique de l'espèce. Un gel tardif au printemps peut tuer facilement une nouvelle pousse; à l'opposé, la sénescence d'automne est provoquée par les premiers gels.

Le tableau 10 fournit les pourcentages moyens de fréquence et de couverture de la fougère-aigle en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, la fougère-aigle est principalement associée à une origine de feu dans les régions 2a, 2b, 3a et 4a et aussi de coupe totale dans la région 2b ou naturelle dans la région 4a; une origine naturelle prédomine dans les régions 3b et 5, moins fréquemment une origine de coupe totale. Elle se retrouve majoritairement associée à des dépôts glaciaires quoique des dépôts marins prédominent dans la région 5; un substratum rocheux se rencontre occasionnellement dans les régions 3b et 4a, et de pente dans la région 2b. Elle se retrouve davantage sur des stations où un humus de type mor se développe et moins fréquemment un humus de type moder dans la région 4a quoique ce dernier type prédomine dans la région 5. Ces stations sont caractérisées par un sol (horizon B) de texture le plus souvent grossière ou moyenne; cette dernière prédomine dans les régions 2b et 3b. Elle est plus fréquemment associée à un drainage bon et modéré dans les régions 2a, 2b, 3a, 3b et 4a et qui varie de bon à imparfait dans la région 5.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. La fougère-aigle se retrouve principalement sur des sols acides ou faiblement acides et relativement pauvres en éléments nutritifs. Son absence des stations plus riches n'est

Tableau 10. Caractéristiques stationnelles de la fougère-aigle au Québec en regard de chaque région d'aménagement
(F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%); CV: Coefficient de variation (%) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																															
		1				2a				2b				2c				3a				3b				4a				4b			
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV					
ORIGINE																																	
BR		72	10	104	62	10	105	42	10	103	28	10	124	51	10	97	29	20	102	46	10	102	13	10	84	22	10	116					
	CHT	2	10	128	0	0	0	0.3	5			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
	CT	11	10	128	16	10	103	35	10	108	10	20	122	17	10	103	28	10	128	13	10	115	20	10	111	29	10	129					
	ES	1	20		6	10	115	2.3	10	132	4	10	85	3	10	112	3	10	121	1	10	95	0	0	0	0	0	0					
	FR	0	0	0	1	30	102	0.1	5			0	0	0	1	20	108	1	10	118	1	10	136	6	10	98	8	10	138				
NA		14	10	117	16	10	100	18	10	116	59	10	98	27	10	114	38	10	112	38	10	112	59	10	147	40	10	136					
	P	0	0	0	0	0	0	2.3	10	124	0	0	0	0	0	0	1	10	62	0	0	2	10	128	1	10	47						
	DÉPÔT																																
Dépôts glaciaires D. fluvioglaciaires D. fluviales D. lacustres D. marins D. littoraux marins D. organiques D. pentes & altérations D. éoliens Substratum rocheux D. très minces (<25 cm)		76	10	105	68	10	104	67	10	116	26	10	109	66	10	99	46	10	119	58	10	114	71	10	116	34	10	126					
		9	10	101	7.5	10	99	0	0	0	6	5	11	10	111	8	20	92	13	20	78	1	30	2	10	102							
		0	0	0	0	0	1	5	63	0	0	0	0	1	20	75	3	20	70	1	20	68	2	20	1	10	98						
		6	10	53	7	10	82	0	0	0	0	0	0	2	10	105	0	0	0	3	10	92	2	5	94	2	5	64					
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	20	96	4	10	79	1	10	113	3.5	10	44	10	126						
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	80	0	0	3.5	20	107	1	10	109						
		0	0	0	1	5	31	0	0	0	0	0	0	1	5	70	1	10	116	2	10	120	0	0	2	5	67						
		0	0	0	0	0	0	30	10	102	65	10	113	0	0	7	10	108	1	10	28	3.5	10	113	2	10	146						
		0	0	0	0.5	10	104	0	0	0	0	0	0	1	10	90	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	73						
		8	10	92	12	10	109	0	0	0	4	10	85	11	10	101	27	20	95	17	10	94	12.5	10	62	10	10	95					
		2	5	40	4	10	104	1	10	108	0	0	0	4	10	94	2	20	68	5	10	86	1	20	2	10	118						
	TYPE D'HUMUS																																
	Mull Modér Mor Tourbe Anmoor Sol organique Aucun		1	5	94	0	0	0	1	10	130	0	0	0	1	5	132	5.5	10	132	2	10	114	3	10	82	10	5	115				
			5	20	90	9	10	99	11	10	106	0	0	0	22	10	102	28	20	113	33	10	118	21	5	162	49	10	128				
			91	10	106	87	10	106	86	10	114	78	10	120	74	10	102	63	10	109	61	10	102	70	10	116	32	10	131				
			3	5	91	3	10	126	1	5	99	22	10	96	2	10	122	2	5	129	1	5	145	1	5	4	5	130					
			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	5	1	5	99						
		0	0	0	1	5	99	0	0	0	0	0	0	1	5	94	0.5	10	116	2	10	114	0	0	1	5	92						
	0	0	0	1	10	165	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	1	10	169	2	10	128	2	10	111							

Tableau 10. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES	RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																							
	1		2a		2b		2c		3a		3b		4a		4b		5							
	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
TEXTURE DE L'HORIZON B																								
Fine	2	5	99	1	10	42	4	10	117	67	10	106	1	10	92	4	10	89	1	10	109	3	5	3
Moyenne	28	10	122	32	10	97	94	10	113	33	10	130	44	10	102	53	10	122	39	10	113	71	10	113
Grossière	70	10	93	67	10	105	2	10	28	0	0	0	56	10	101	43	20	95	61	10	106	26	10	90
DRAINAGE																								
0	1	5		1	5	80	0	0	0	0	0	0	1	10	74	0	0	0	0	0	0	1	5	0
1	3	10	77	5	10	89	1	10	128	2	20	3	3	10	108	2	10	106	5	10	101	3.5	10	69
2	48	10	106	43	10	102	23	10	127	20	10	146	37	10	98	30	10	118	42	10	107	19	10	149
3	40	10	105	42	10	105	73	10	108	33	10	122	46	10	101	52	10	107	40	10	108	35	10	114
4	5	5	68	8	10	109	3	5	117	41	10	86	11	10	107	13	10	107	9	10	119	31	10	87
5	2	5	84	1	5	73	0	0	0	4	5	94	1	5	91	2	10	154	2	5	74	10.5	10	112
6	0	0	0	1	5	98	0	0	0	0	0	0	1	5	84	1	10	134	1	5	112	0	0	2
16	1	5		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	57	0	0	1
Nombre total de points d'observation pour l'espèce	221			852			344			51		1 733			587			1 272			112			640
Nombre total de points d'observation pour la région	3 550			3 276			1 377			510		3 551			2 463			3 546			605			2 200
Fréquence (%)	6			26			25			10		49			24			36			19			29

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu
BR
Chablis total
CHT
Coupe totale
CT
Épidémie grave
ES
Friche
FR
Naturelle
NA
Plantation
P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
Classe 1 (drainage rapide)
Classe 2 (drainage bon)
Classe 3 (drainage modéré)
Classe 4 (drainage imparfait)
Classe 5 (mauvais drainage)
Classe 6 (drainage très mauvais)
Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de viées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

pas attribuable à une intolérance à des teneurs élevées en éléments nutritifs, mais bien à une faible capacité de faire compétition avec des espèces colonisatrices ces stations (Hellum et Zahner 1966). D'ailleurs, dans des conditions contrôlées, Daniels (1986) a démontré que des apports de N ou de P seuls ont peu d'influence mais que les deux ensemble, de même qu'un apport en N, P et K, ont occasionné une production accrue de frondes et une croissance plus importante des rhizomes. Au Royaume-Uni, Watt (1976) tire une conclusion semblable: l'espèce ne présente pas un caractère d'intolérance et n'est pas calcifuge.

Immédiatement après la coupe d'un peuplement composé de peuplier faux-tremble et de bouleau blanc, Lederle et Mroz (1991), au Michigan, ont étudié le statut nutritif de la fougère-aigle comparativement à une station non perturbée. Les résultats de leurs travaux indiquent que les rhizomes récoltés sur la station coupée ont un contenu significativement plus élevé en phosphore, potassium et magnésium, comparativement aux teneurs mesurées dans les rhizomes de la station intacte. Ces résultats indiquent que la fougère-aigle peut prélever plus d'éléments nutritifs, en raison d'une plus grande disponibilité de ces éléments qui résulte de la perturbation. De plus, ces auteurs ont démontré qu'avant la sénescence des frondes, les concentrations en N, P et K diminuent dans celles-ci et augmentent dans les rhizomes, résultat d'une résorption; les concentrations en Mg et Ca demeurent inchangées.

Parmi toutes les études répertoriées par Lederle et Mroz (1991), les concentrations (exprimées en pourcentage du poids sec) en N, P, K, Ca et Mg dans les frondes varient respectivement de 1,24 à 2,54 %, de 0,12 à 0,26 %, de 1,13 à 4,20 %, de 0,26 à 0,91 % et de 0,11 à 0,51 %. Les concentrations (exprimées en ppm) en Mn, Al, Fe, Zn, Mo et B dans les frondes, mesurées à la fin de juillet, s'établissent à respectivement 307, 27, 92, 29, 7,2 et 23 (Henry 1973).

Au Royaume-Uni, Carlisle *et al.* (1967) ont étudié le cycle des éléments nutritifs dans une chênaie (*Quercus petraea*) et notent que la fougère-aigle y joue un rôle très important. Sa litière seule contribue pour 21 % de l'azote, 24 % du phosphore, 31 % du potassium, 21 % du magnésium, 11 % du calcium et 18 % du sodium de toute la litière de la station étudiée. Les éléments nutritifs lessivés des frondes par la pluie représentent une portion relativement importante de l'apport total d'éléments nutritifs. L'espèce joue un rôle particulièrement significatif dans la mise en circulation du potassium, où elle contribue, par sa litière et ses lessivats, à 31,4 % du total de ces autres sources pour

la station étudiée. Toujours au Royaume-Uni, Williams *et al.* (1987) ont aussi trouvé que les lessivats des frondes contiennent de grandes quantités de cations, principalement (40 %) du potassium.

Là où elle forme des colonies abondantes et que sa litière demeure sur place, elle s'accumule parfois en couches L et F, la couche H faisant souvent défaut en raison de l'absence plusieurs fois remarquée de lombrics (Watt 1976). Lorsqu'il se produit une accumulation de la litière, les rhizomes et les racines remontent près de la surface du sol, ont alors tendance à prélever davantage des éléments nutritifs provenant de sa propre litière et deviennent progressivement moins dépendants du sol minéral (Watt 1976). Dans le nord de l'Idaho, Mueggler (1965) associe la présence de la fougère-aigle à des sols riches en potassium et aussi à d'autres facteurs environnementaux : exposition au sud et faible couverture forestière.

Les effets d'une augmentation des dépôts acides sur certaines propriétés biochimiques et chimiques de la litière de fougère-aigle ont été étudiés au Royaume-Uni par Brown (1985). Les résultats de ses études indiquent que la litière s'acidifie et libère par lessivage plus de Ca, Mg, K et Mn, comparativement à une litière témoin. La litière traitée montre une réduction de la biomasse (mesurée par le contenu en ATP : réduction de 33 %) accompagnée d'une réduction (54 %) du taux de respiration, ce qui indique une diminution de l'activité microbienne dans les litières, résultat probable d'une augmentation des populations fongiques aux dépens des populations bactériennes de la microflore. Brown (1985) conclut de ses travaux que dans des conditions de laboratoire, il y a diminution du taux de décomposition des litières de la fougère-aigle mais que sur le terrain, ces changements seraient moins importants puisque les processus biochimiques ne sont modifiés que s'il y a acidification de la litière ou du sol.

EXIGENCES EN EAU. La fougère-aigle se développe au mieux sur des sols aérés bien pourvus en eau quoiqu'elle se retrouve aussi sur des stations modérément sèches (Cody et Crompton 1975). Trois principaux facteurs expliquent la conductance stomatique chez la fougère-aigle : l'eau du sol, l'humidité atmosphérique et le rayonnement solaire. Selon les travaux de Roberts *et al.* (1984), les deux derniers facteurs expliquent davantage la variation observée de la conductance stomatique que l'eau du sol, bien qu'elle soit toujours plus faible sur des sols secs plutôt qu'humides. La conductance stomatique augmente avec une augmentation du rayonnement solaire mais décroît avec une augmentation du déficit d'humidité atmosphérique. Bien que la fougère-aigle survive sur des

stations exposées (sans la présence d'un couvert forestier même partiel), il est probable que ce soit aux dépens de la photosynthèse : les frondes sont alors plus petites et moins nombreuses (Watt 1976).

EXIGENCES EN LUMIÈRE. C'est une espèce tolérante à l'ombre qui se développe mieux sous un faible couvert forestier, bien qu'elle puisse occuper des stations dégagées, exposées à la pleine lumière (Cody et Crompton 1975). La forme de la fronde varie avec l'endroit où pousse la fougère (position et exposition sur la pente, température, lumière) (Taylor 1980). Daniels (1986) a démontré que cette fougère cultivée à l'ombre (où l'intensité lumineuse est à 25 % de la pleine lumière) produit moins de frondes mais d'une plus grande surface que la fougère cultivée sans ombrière. Une réduction de la lumière a aussi pour effet de produire des frondes plus minces (152,64 μm) que celles produites sans ombrière (213,72 μm). À l'inverse des effets sur les frondes, le poids sec des rhizomes et le nombre de bourgeons présents sur ceux-ci ne sont pas influencés par les conditions d'éclairement. La germination des spores se réalise tout aussi bien en présence qu'en l'absence de lumière (Weinberg et Voeller 1969). La production des spores décroît toutefois avec une augmentation de l'ombrage (Page 1976).

À la forêt expérimentale de Petawawa, en Ontario, McCaughey (1987) a étudié les caractéristiques de réflexion de la radiation solaire au-dessus d'un couvert dense de fougère-aigle qui avait pris place à la suite d'une coupe et de la maîtrise des broussailles, et au-dessus d'un couvert forestier adjacent constitué de 2 264 tiges/ha. Les résultats indiquent qu'en été, alors que la fougère-aigle est pleinement développée, l'albédo varie de 0,19 à 0,20, pour décroître à 0,13 à l'automne après la sénescence des frondes. À la même période de l'été, l'albédo de la couverture forestière est inférieur, variant de 0,12 à 0,15, pour atteindre aussi 0,13 à l'automne. Ces résultats indiquent qu'un couvert de fougère-aigle réfléchit une portion relativement importante du rayonnement solaire.

Pour le Minnesota, Bakuzis et Hansen (1959) ont établi les exigences de plusieurs espèces, dont la fougère-aigle, suivant une échelle relative de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée). Pour l'eau, les éléments nutritifs, la chaleur et la lumière, cette espèce s'est vue attribuer respectivement 1,2, 1,8, 2,4 et 4,1.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques et phénologiques

REPRODUCTION. La reproduction de la fougère-aigle est assurée par des spores produites dans des sporanges situés sur la face inférieure des pinnules. La maturation des sporanges progresse du bas vers le haut de la fronde, de sorte que des spores sont déjà dispersées alors que des sporanges poursuivent leur maturation; la dispersion peut donc s'effectuer sur une période de temps relativement longue. Chaque sporange produit environ 64 spores, de sorte qu'une fronde peut libérer plusieurs millions de spores (Conway 1957). La dispersion a lieu en août et septembre, avant la sénescence des tiges. La fougère-aigle est fertile à compter de l'âge de trois ou quatre ans. Habituellement, les branches basses sont stériles et les sporanges se développent sur les plus grandes branches (Conway 1957). Toutefois, les conditions de la station et les conditions environnementales de l'année ont une influence significative sur la fertilité des frondes (Conway 1957). Les sporanges sont déhiscents et les spores, mesurant de 30 à 40 μm de diamètre, sont projetées à une distance de 1 à 2 cm, pour ensuite être transportées par le vent et déposées par une pluie (Page 1976). Les spores sont principalement relâchées le matin, rarement la nuit (Lacey et McCartney 1994). Ces auteurs ont également trouvé des concentrations quotidiennes moyennes dans l'air de 750 spores par mètre cube, mesurées à l'aide de pièges à spores disposés à proximité d'une colonie; ces mesures ont été effectuées en 1990 et 1991 à la ferme expérimentale de Rothamsted, au Royaume-Uni. Bien qu'il ne semble pas y avoir de relation entre la production de spores et les conditions météorologiques, il s'avère qu'un été sec et chaud favorise la production (Lacey et McCartney 1994).

Bien que les spores de fougères puissent avoir une très longue viabilité (jusqu'à 48 ans), celle de la fougère-aigle en particulier n'est pas connue (Cody et Crompton 1975). Les spores de la fougère-aigle ne nécessitent pas de période de dormance pour germer (Conway 1957), quoiqu'elles ne germent qu'au printemps suivant leur dispersion (Cody et Crompton 1975). La germination peut avoir lieu autant à la lumière qu'à la noirceur (Weinberg et Voeller 1969) et généralement sur des stations perturbées, des milieux ouverts, jamais à l'intérieur d'une colonie établie de fougère-aigle ou sous un couvert dense. La reproduction par les spores est un moyen, pour la fougère-aigle, de coloniser des stations souvent dépourvues de toute autre végétation (Page 1976). Dans des conditions expérimentales, il a été établi qu'une fois le prothalle en place, de jeunes sporophytes apparaissent après

six semaines et qu'ensuite le nombre de frondes par plant augmente rapidement de même que la croissance du rhizome (Page 1976).

La reproduction végétative est, de loin, le principal moyen par lequel la fougère-aigle se maintient, se régénère et envahit un terrain (Cody et Crompton 1975). Les rhizomes comportent de nombreux bourgeons dormants de sorte que si les rhizomes sont sectionnés ou si la colonie est détruite, ils formeront rapidement de nouvelles tiges. Même de petits fragments de rhizomes sont susceptibles de produire de nouvelles tiges (Cody et Crompton 1975).

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. Dans des conditions expérimentales, Cody et Crompton (1975) rapportent qu'à sa seconde saison de croissance, un jeune plant a produit 45 frondes, 136 à la troisième et 297 frondes à la quatrième. En même temps, les parties souterraines se sont largement développées. En fait, la majeure partie de la biomasse de la fougère-aigle se retrouve dans le sol. La fougère-aigle possède deux systèmes de rhizomes. Le premier est assez profond (environ 50 cm) et les rhizomes mesurent de 1,25 à 2,50 cm de diamètre; ces rhizomes servent principalement à l'entreposage de réserves nutritives et à la croissance. Le second est constitué de rhizomes plus fins qui se retrouvent près de la surface du sol; ils sont responsables de la formation des frondes et supportent de fines racines qui servent au prélèvement des éléments nutritifs (Cody et Crompton 1975). Une colonie dense de fougère-aigle peut facilement représenter une biomasse souterraine de plusieurs tonnes à l'hectare, où le nombre de bourgeons peut atteindre le million à l'hectare, dont les quatre cinquièmes demeurent dormants (Cody et Crompton 1975). Ces bourgeons servent de réserve au cas où des frondes seraient détruites. Le taux de croissance des rhizomes est assez variable. Au Royaume-Uni, Cody et Crompton (1975) rapportent un taux de croissance annuel de cinq centimètres alors qu'en Finlande, la croissance moyenne sur diverses stations s'établit à 36 cm par année. Au Royaume-Uni, Marrs et Hicks (1986) ont calculé, à partir de photographies aériennes, qu'une colonie de fougère-aigle a cru de 24 ha entre les années 1918-1922 et 1984, ce qui représente moins de 0,2 % par année. Depuis 1968, le centre de cette colonie est en sénescence et est envahi par d'autres espèces. Il est plausible que cette sénescence soit attribuable à une augmentation importante de l'épaisseur de la litière (le taux d'accumulation dépassant le taux de décomposition), ce qui contribue aussi à favoriser une invasion par d'autres espèces (Watt 1976).

Des rhizomes âgés de 72 ans ont été observés (Cody et Crompton 1975), et Haeussler *et al.* (1990) rapportent l'existence de colonies qui peuvent survivre jusqu'à 650 ans. La direction de croissance frontale d'une colonie est gouvernée par l'absence d'une compétition sur un front et la progression de celle-ci dans les portions les plus âgées de la colonie.

Lorsque les conditions sont favorables, les frondes des tiges les plus jeunes émergent en premier et forment le couvert de la colonie alors que les frondes des tiges les plus âgées émergent plus tard et souvent meurent en raison d'un ombrage trop important exercé par les jeunes pousses (Watt 1967). Dans ces conditions, l'âge moyen des tiges d'une colonie se maintient à une valeur relativement faible. Si de plus une période de sécheresse survient après l'émergence des premières pousses, elle aura pour effet d'inhiber le développement des tiges les plus âgées, conservant en place une jeune colonie. À l'inverse, si des gels tardifs ont lieu, ils auront pour effet de faire mourir les jeunes pousses et la colonie sera alors formée de frondes qui émergent des tiges les plus âgées. Si cet événement se reproduisait sur quelques années, il pourrait réduire dangereusement les réserves nutritives des rhizomes et provoquer la sénescence de la colonie (Watt 1967). Au Michigan, Hellum et Zahner (1966) soulignent que l'émergence printanière des frondes semble se réaliser de façon plus hâtive sous couvert forestier qu'en milieu dégagé. Dans ce dernier cas, les frondes qui parviennent à maturité appartiennent souvent à la cohorte de celles qui émergent tardivement, les premières ayant alors souffert du gel; ce délai apparent d'émergence ne serait donc attribuable qu'à des conditions environnementales plutôt qu'à une adaptation à l'intensité lumineuse.

Les deux systèmes de rhizomes servent à emmagasiner des réserves nutritives, mais les patrons de variation saisonnière diffèrent. Ces patrons ont été étudiés par Williams et Foley (1976) qui suggèrent un cycle de croissance annuel divisé en cinq étapes (ce cycle a été établi pour la fougère-aigle au Royaume-Uni [Écosse]; les périodes de l'année indiquées peuvent facilement différer de celles rencontrées au Québec). La première étape couvre le mois de mai et correspond à l'émergence des frondes. Les réserves en hydrates de carbone des rhizomes superficiels (qui supportent les frondes) chutent dès le début de cette étape, alors que celles des rhizomes d'entreposage (rhizomes profonds) ne diminuent que plus tard au cours de cette étape. La seconde étape débute en juin pour se terminer à la mi-juillet. Les réserves en hydrates de carbone des rhizomes d'entreposage continuent de décroître alors qu'elles demeurent constantes pour les autres rhizomes. La croissance des frondes est alors assurée

à la fois par les réserves et les produits courants de la photosynthèse. La troisième étape débute à la mi-juillet et correspond à une accumulation des réserves en hydrates de carbone dans les deux systèmes de rhizomes; toutefois le contenu en hydrates de carbone dans les frondes diminue au cours de cette période. La quatrième étape débute en septembre et correspond à la sénescence des frondes. Le contenu en hydrates de carbone des rhizomes d'entreposage continue de croître, alors que les autres connaissent une diminution. La cinquième étape correspond à la période de dormance où il y a une légère baisse du contenu en hydrates de carbone. Le patron d'allocation saisonnière des réserves s'établit donc dans l'ordre suivant : les bourgeons en développement, les rhizomes d'entreposage et les rhizomes qui supportent les frondes (Williams et Foley 1976). Un modèle de simulation de croissance a été développé par Pakeman *et al.* (1994) suivant les étapes de ce cycle.

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. Une coupe aura pour effet de stimuler la croissance et le développement de la fougère-aigle présente sous le couvert et de faciliter son invasion sur le parterre en autant qu'une autre végétation de transition ne lui fasse pas compétition, ce qui parfois peut s'observer lorsque cette autre végétation est maîtrisée.

En Nouvelle-Écosse, cinq ans après des coupes de peuplements mixtes, Wall (1982) a observé que la fougère-aigle se retrouve principalement sur les litières, des mousses ou un sol minéral exposé et très rarement sur des surfaces occupées par des sphaignes. L'abondance des déchets de coupe sur le parterre n'a pas d'influence sur l'occurrence de la fougère-aigle. Wall (1982) a aussi trouvé une association significative entre la présence du kalmia et celle de la fougère-aigle sur ces parterres de coupe. Toujours en Nouvelle-Écosse, Crowell et Freedman (1994) ont étudié la végétation qui s'est développée dans 22 peuplements feuillus représentant une chronoséquence de 75 ans, où les plus jeunes proviennent de coupes. Il appert que la fougère-aigle se retrouve associée aux plus jeunes peuplements (âgés de un à six ans) et aux peuplements matures de bouleau, en raison d'une faible couverture.

Au Minnesota, Outcalt et White (1981) ont dénombré plus de fougère-aigle, deux ans après une coupe d'hiver suivie d'un brûlage des résidus, comparativement à une coupe printanière (sans brûlage) et au témoin. Les diverses parcelles avaient, avant la coupe, un sous-couvert de fougère-aigle. À l'Institut forestier national de Petawawa, Hendrickson (1988) a trouvé

une biomasse de fougère-aigle légèrement supérieure, quatre ans après une coupe par arbres entiers (soit 300 kg/ha), comparativement à une coupe conventionnelle (soit 237 kg/ha). Les concentrations foliaires en N et K étaient comparables, après quatre ans, entre les deux méthodes d'exploitation, mais significativement supérieures en Ca et Mg à la suite d'une coupe conventionnelle. En Orégon, Halpern (1989) souligne que la fougère-aigle fait partie du cortège des espèces pionnières qui persistent le plus longtemps après une coupe et qui, au cours de la période étudiée (quatre ans avant la perturbation et 20 ans après), voient leur couverture augmenter légèrement mais régulièrement. Pour la fougère-aigle, cette augmentation est attribuable à une progression par reproduction végétative de la colonie qui était présente avant la perturbation. À la suite d'une coupe au Michigan, Lederle et Mroz (1991) notent que la biomasse des frondes diminue sur le parterre de coupe, comparativement au témoin (peuplement composé de peuplier), mais que la biomasse souterraine (qui représente 80 % de la biomasse totale) ne change pas. Toutefois, la fougère-aigle réagit à une coupe du couvert forestier, par des prélèvements significativement plus importants en phosphore.

FEU. La fougère-aigle est une espèce tolérante au feu. D'ailleurs, sa stratégie d'occupation d'une station est souvent synchronisée avec l'occurrence d'un feu. Cette tolérance lui est conférée par la profondeur à laquelle ses rhizomes de reproduction se situent dans le sol minéral, soit en moyenne neuf centimètres (Flinn et Wein 1977). En fait, les espèces dont les organes de reproduction végétative se trouvent à plus de quatre centimètres dans le sol minéral sont réputées survivre à un feu (Flinn et Wein 1977). Le contenu en eau (exprimé en pourcentage du poids sec du tissu) de la fougère-aigle s'établit en moyenne à 258 % entre le 13 juin et le 6 septembre, comme Loomis et Blank (1981) l'ont mesuré au Michigan. Cette teneur est considérée dans la moyenne et confère à cette espèce un certain niveau de résistance à la propagation du feu.

À la suite du grand feu de 1938-1941 survenu dans le bassin de la rivière York, en Gaspésie, Gagnon (1973) a étudié la restauration des aires incendiées au cours de la période s'échelonnant de 1951 à 1971. La présence continue de la fougère-aigle a été notée à partir de 1957. Lors d'une étude réalisée au Nouveau-Brunswick, MacLean et Wein (1977b) ont inventorié la végétation associée à 12 peuplements de pin gris et 11 peuplements feuillus issus de feux, représentant une chronoséquence de 7 à 57 ans. La flore des peuplements de pin était constituée de 24 espèces où la fougère-aigle et le kalmia dominaient avec

respectivement de 5 à 42 % et de 5 à 50 % de la couverture. Les peuplements feuillus renfermaient une flore plus diversifiée (54 espèces); la fougère-aigle et le *Cornus canadensis* y représentaient une couverture de première importance, celle de la fougère-aigle variant de 3 à 54 %. Dans le nord de l'Idaho, Stickney (1986) souligne qu'au cours des dix années qui ont suivi un feu d'envergure survenu en 1967, la fougère-aigle et trois autres espèces ont procuré à elles seules au delà de la moitié de toute la végétation produite au cours de la période. Des rhizomes résistants au feu, un lit de germination favorable aux spores (Page 1976) et l'absence d'une compétition sont autant de facteurs qui expliquent le succès d'établissement de la fougère-aigle après un feu. L'étude de De Grandpré *et al.* (1993), en Abitibi, indique que la fougère-aigle n'est que très peu représentée après un feu, suivant une chronoséquence de 26 à 230 ans, où l'abondance d'autres espèces a probablement limité son occupation.

Une préparation du terrain, où les résidus de la coupe sont brûlés, est susceptible de favoriser la venue de la fougère-aigle. Par exemple, au Nouveau-Brunswick, Thomas et Wein (1985) ont noté qu'ensemble le kalmia et la fougère-aigle ont envahi un parterre de coupe après le brûlage des résidus; à la fin de la troisième saison, ils y formaient un couvert de 55 à 65 %. Toujours au Nouveau-Brunswick, Flinn (1981) a mesuré une profondeur moyenne des rhizomes de la fougère-aigle de huit centimètres, et une augmentation de la croissance à la suite de feux effectués au printemps ou à l'été. Sidhu (1973b) note que deux semaines après le brûlage de résidus de coupe, certaines espèces présentes avant le brûlage, dont la fougère-aigle, font déjà leur apparition. À la suite du brûlage de résidus de coupe réalisé au Michigan, Abrams et Dickmann (1982) soulignent que la fougère-aigle participe, avec d'autres espèces, à limiter l'envahissement de la station par des *Carex*. En Arizona, Oswald et Covington (1984) ont étudié les effets d'un brûlage dirigé sur les modifications qu'il est susceptible d'apporter à la flore. Avant le feu, la fougère-aigle était représentée par 1,88 tiges/m² alors que trois ans après, sa densité a augmenté à 3,81 tiges/m².

En Ontario, près de l'Institut forestier national de Petawawa, une étude a été entreprise pour, notamment, connaître les effets d'un brûlage dirigé d'une station de pin gris sur l'abondance et la diversité de la végétation. De toutes les espèces dénombrées après le feu, la fougère-aigle était dominante. Un an après un feu, Tellier (1994) note une augmentation de 154 % du nombre d'individus (témoin = 8,9 individus/m²; traité = 22,6 individus/m²), de 100 % du pourcentage de couverture (témoin = 8 %; traité = 16 %), et de

186 % en biomasse (témoin = 21,4 g/m²; traité = 61,2 g/m²) sur les parcelles brûlées, comparativement aux parcelles témoins. La fréquence d'apparition de la fougère-aigle demeure toutefois semblable entre les parcelles témoins (96 %) et les places traitées (97 %). Deux ans après un feu, ces différences s'atténuent pour la fougère-aigle et aussi pour d'autres espèces. Pour la fougère-aigle, après deux ans, Tellier (1994) note une différence de 16 % du nombre d'individus (témoin = 32,0 individus/m²; traité = 38,0 individus/m²), de 50 % du pourcentage de couverture (témoin = 8 %; traité = 12 %) et de 25 % en biomasse (témoin = 51,4 g/m²; traité = 64,4 g/m²). La fréquence d'apparition de la fougère-aigle demeure similaire entre les parcelles témoins (95 %) et traitées (97 %). L'atténuation des différences à la seconde année s'explique en bonne partie par les gains réalisés par la fougère-aigle sur les parcelles témoins en termes de nombre d'individus et de biomasse. Il convient également de souligner que la fougère-aigle a été favorisée sur les parcelles les plus fortement brûlées.

PRÉPARATION DU TERRAIN. Elle peut se régénérer facilement à partir de fragments de ses rhizomes, de sorte qu'une préparation mécanique du terrain n'aura pas pour effet de maîtriser sa régénération. Au Minnesota, Ohmann (1984) a étudié la végétation associée à 53 plantations âgées jusqu'à 30 ans et ayant reçues divers types de traitement de préparation du terrain et de dégagement. Ses résultats indiquent que la fougère-aigle se retrouve dans 37 plantations ayant reçu toutes les catégories de traitement. Des valeurs de biomasse supérieures à la moyenne sont associées aux plus vieilles plantations préparées par disques et qui n'ont pas été dégagées. Des valeurs de biomasse inférieures à la moyenne sont associées aux plus jeunes plantations préparées au râteau et qui ont subi un dégagement manuel (Ohmann 1984).

En plus d'avoir étudié l'effet du feu (voir section précédente), Tellier (1994), à Petawawa, a aussi examiné l'effet d'un scarifiage (scarificateur à disques) sur la végétation. Un an après la scarification, l'auteur note une augmentation de 55 % du nombre d'individus (témoin = 8,9 individus/m²; traité = 13,8 individus/m²), et de 37 % du pourcentage de couverture (témoin = 8 %; traité = 11 %) sur les parcelles scarifiées, comparativement aux parcelles témoins. Deux ans après le scarifiage, ces différences montrent un autre patron. La différence du nombre d'individus est de 41 % (témoin = 32,0 individus/m²; traité = 45,0 individus/m²) et de 75 % du pourcentage de couverture (témoin = 8 %; traité = 14 %). Alors qu'après un brûlage l'atténuation des différences mesurées entre les parcelles témoins et traitées était largement attribuable aux gains réalisés par la fougère-aigle sur les parcelles

témoins, il appert que deux ans après un scarifiage, la fougère-aigle est beaucoup plus présente, comparativement au témoin. Il semble donc, à la lumière de ces résultats, que lorsque la fougère-aigle est présente sous le couvert avant la coupe, tant un scarifiage qu'un brûlage des résidus stimulent l'espèce, mais son occupation des parcelles témoins indique aussi son potentiel d'envahissement en l'absence d'intervention.

DÉGAGEMENT MANUEL. Les travaux de recherche publiés ayant trait à la maîtrise de la fougère-aigle par la coupe nous proviennent du Royaume-Uni. Martin (1976) souligne qu'avant l'usage régulier des herbicides, la coupe était le seul moyen efficace pour maîtriser cette espèce. Toutefois, des coupes répétées sur une période de six à dix ans étaient nécessaires avant qu'une nouvelle coupe ne soit envisagée. Pour leur part, Pakeman et Marrs (1992) notent qu'une maîtrise, et non pas une élimination, est atteinte après 12 ans de coupes réalisées deux fois par année. Si le traitement est interrompu, une forte régénération prend place aussitôt, en raison des réserves encore suffisantes en hydrates de carbone dans les rhizomes. Pakeman et Marrs (1994) ont montré qu'une coupe manuelle réalisée une ou deux fois l'an, sur une période de trois ans, entraîne une diminution de la biomasse des rhizomes, des réserves en hydrates de carbone des rhizomes et de la densité des bourgeons et que la double coupe a en plus l'effet de réduire la production de frondes. Les auteurs discutent de la possibilité que pourrait offrir un traitement chimique (asulam) alterné à un traitement manuel. Lowday *et al.* (1983) ont étudié l'effet de la coupe des frondes à diverses périodes de la saison sur la production de frondes au cours de l'année suivante. Pour des coupes effectuées du 6 juin au premier août, la densité moyenne des frondes mesurée après un an avait augmenté significativement, soit 83 % plus de frondes au mètre carré, comparativement au témoin. Lorsque la coupe est effectuée le 15 août, l'augmentation n'est pas significative, de l'ordre de 33 % comparativement au témoin. D'autres travaux ont montré qu'une coupe annuelle de la fougère-aigle augmente la biomasse la première année et permet d'atteindre 30 % du niveau des parcelles témoins après sept ans de coupe. Deux ans après la cessation de ces coupes annuelles, la biomasse était comparable à celle des parcelles témoins. Une double coupe annuelle réduit la biomasse la première année et permet d'atteindre moins de 10 % du niveau des parcelles témoins après sept ans de coupe. Quatre ans après la cessation de la double coupe, la biomasse était à un niveau variant de 20 à 40 % des parcelles témoins (Lowday et Marrs 1992). La coupe annuelle de la fougère-aigle est une très bonne méthode pour assurer une production

soutenue de frondes, comme cela était pratiqué à l'époque médiévale alors que l'espèce servait à diverses fins (Lowday *et al.* 1983).

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. Alors que Egler (1952) doute de l'efficacité du 2,4-D à maîtriser la fougère-aigle, Leefe (1952) en Nouvelle-Écosse a obtenu une bonne maîtrise avec du 2,4-D mélangé à du chlorate de sodium. D'ailleurs Moreau (1975), en France, a obtenu un niveau de maîtrise suffisant (trois ans) pour permettre à la régénération forestière de croître avec une application de chlorate de sodium seul à une dose de 150 à 200 kg/ha (note : le chlorate de sodium est interdit d'utilisation et les références fournies ici ne sont présentées qu'à titre indicatif pour illustrer les effets obtenus avec le 2,4-D).
- Hexazinone. Les seules références concernant l'efficacité de l'hexazinone à l'endroit de la fougère-aigle concernent son utilisation dans des bleuetières où Hoelper et Yarborough (1985) et Yarborough et Bhowmik (1986) dans le Maine ont obtenu une maîtrise de la fougère-aigle avec des doses de 1,1 et 2,2 kg/ha respectivement. Dans ces situations, la fougère-aigle n'est pas l'espèce dominante de la station et les résultats obtenus doivent s'interpréter avec une certaine réserve.
- Glyphosate. En France, Kafadaroff *et al.* (1979) notent une possibilité de maîtrise à court terme de la fougère-aigle avec du glyphosate appliqué entre juillet et septembre à une dose de 2,16 kg/ha. Au Royaume-Uni, Martin (1976) a évalué le glyphosate à diverses concentrations pour maîtriser la fougère-aigle. Deux ans après un traitement réalisé à la fin du mois d'août à des doses variant de 1,1 à 6,7 kg i.a./ha, les pourcentages de réduction du nombre de frondes varient respectivement de 41 à 98 %. Une augmentation de la dose au-delà de 2,2 kg i.a./ha n'améliore pas le succès de maîtrise pour un traitement de fin d'août, alors qu'un succès semblable est atteint à une dose de 4,5 kg i.a./ha pour un traitement de début d'août (Martin 1976). Ainsi, autant la date de traitement que la dose utilisée expliquent la qualité de maîtrise obtenue.
- Asulam. Cet herbicide est spécifiquement utilisé pour maîtriser la fougère-aigle. L'asulam est absorbé par les frondes d'où il est transporté aux bourgeons situés sur les rhizomes et rompt la synthèse des protéines; la mort des bourgeons s'ensuit. Au Royaume-Uni, Martin (1976) a démontré que l'asulam appliqué à une dose de 4,5 kg/ha en juillet, et à un degré moindre en août, conduit à un bon niveau de maîtrise de la fougère-aigle.

Des applications réalisées en mai ou en juin ne permettent pas de maîtriser cette espèce. Au Royaume-Uni, Lowday et Marrs (1992) rapportent que l'asulam (4,4 kg i.a./ha), appliqué une fois ou une seconde fois l'année suivante, produit le même résultat de maîtrise, soit une réduction de la biomasse à moins de 5 % du témoin. Après six ans, la biomasse des parcelles traitées était à 50 % de celle des parcelles témoins.

En Orégon, Stewart *et al.* (1979) ont réalisé des pulvérisations aériennes d'asulam à des doses de 3,4 et 6,7 kg i.a./ha. Après deux ans, ces deux doses ont procuré un niveau similaire de maîtrise de la fougère-aigle (variété *pubescens*), soit respectivement 4,0 et 3,1 tiges/m², comparativement à 10,4 tiges/m² chez le témoin.

Pour parvenir à une maîtrise efficace de la fougère-aigle, l'asulam doit être appliqué à un intervalle de cinq à sept ans, sur une période de 25 à 35 ans, de manière à épuiser les réserves nutritives des rhizomes (Pakeman 1994).

Interférence avec les espèces cultivées

La fougère-aigle peut, dans certaines situations, occuper et dominer une station pour une longue période de temps, sans possibilité d'une occupation partagée avec d'autres espèces. Dans l'ouest américain, Gliessman (1976) a émis et vérifié l'hypothèse que les substances allélopathiques libérées des litières, des rhizomes et des racines de la fougère-aigle sont responsables de l'exclusion d'autres espèces végétales. Toutefois, les frondes matures ne participent pas à la libération de substances allélopathiques (del Moral et Cates 1971). En Pennsylvanie, Horsley (1977) a aussi démontré les propriétés toxiques de la fougère-aigle à l'endroit de la germination des semences et de la croissance juvénile du cerisier tardif. Dans le nord de l'Idaho, Ferguson et Boyd (1988) ont démontré que la fougère-aigle, par ses propriétés allélopathiques, retarde l'établissement d'une régénération forestière. Les acides cinnamique et benzoïque et leurs dérivés sont les acides phénoliques identifiés comme responsables de l'activité allélopathique chez la fougère-aigle. Toutefois, Acsai et Largent (1983), en Californie, n'ont pas décelé d'effets allélopathiques néfastes de la fougère-aigle sur la formation d'ectomycorhizes chez *Abies concolor* et *Pseudotsuga menziesii*. Par contre, San Francisco et Cooper-Driver (1984) notent l'effet toxique des dérivés de l'acide cinnamique sur plusieurs microbes pathogènes (bactéries et champignons), ce qui est l'expression d'un mécanisme de défense. Par ailleurs, Dolling *et al.* (1994) en Suède soulignent que l'activité inhibitrice de

la fougère-aigle est plus élevée au cours des mois de mai, juin et septembre. En mai et juin, une plus forte activité allélopathique coïncide avec une plus grande susceptibilité de l'espèce à la compétition, au début de la saison de croissance. Une plus forte activité allélopathique observée en septembre est attribuable à la sénescence des frondes qui libèrent alors des produits emmagasinés.

En plus des effets allélopathiques, la fougère-aigle peut exercer une compétition pour l'eau et les éléments nutritifs à l'endroit d'une régénération forestière, en raison de ses rhizomes et racines fort bien développés (Cody et Crompton 1975, Gliessman 1976). À la suite de feux survenus dans le nord-est du Minnesota, Ahlgren (1959) note qu'une occupation du parterre par la fougère-aigle et d'autres espèces herbacées, dont l'épilobe, conduit à une mortalité élevée et à une très faible croissance d'une régénération de pin gris. Il arrive aussi que la fougère-aigle soit responsable de dommages mécaniques à de jeunes semis de conifères, par la sénescence des frondes et le poids de la neige (Gliessman 1976).

La fougère-aigle se retrouve aussi souvent dans des bleuetières, quoiqu'à une faible fréquence, et peut alors exercer une certaine compétition à l'endroit de cette espèce cultivée (Bouchard 1986).

Rôle dans l'écosystème

Au Michigan, sur des terrains forestiers, Lederle et Mroz (1991) ont montré qu'à la suite de la coupe de peuplements de tremble et de bouleau blanc, la fougère-aigle participe au prélèvement d'éléments minéraux, notamment le phosphore, le potassium et le magnésium, comparativement à la fougère-aigle des parcelles non coupées. Ces résultats indiquent que cette espèce participe à la conservation des éléments nutritifs d'une station après une coupe, d'autant que plusieurs éléments, soit l'azote, le phosphore et le potassium, sont transférés aux rhizomes peu avant la sénescence des frondes. Ces auteurs recommandent, pour une station pauvre où la fougère-aigle est présente, d'effectuer la coupe du couvert forestier au printemps pour lui permettre d'occuper rapidement la station, comparativement à une coupe d'été où la croissance de la fougère-aigle peut être sérieusement retardée au cours des années suivantes. À la suite de la coupe de peuplements composés principalement d'érable rouge et de chêne rouge au Michigan, Crow *et al.* (1991) soulignent également le rôle joué par certaines espèces de transition sur le prélèvement et la conservation d'éléments nutritifs de la station. Le rôle de la fougère-aigle sur le prélèvement et l'emmagasinage du potassium a, encore une fois, été mis en

évidence dans cette étude, ce qui confirme les résultats obtenus au Nouveau-Brunswick par MacLean et Wein (1977a,b).

Dans des conditions de laboratoire, Mitchell (1973) a démontré que des extraits de rhizome de la fougère-aigle peuvent rendre disponible le phosphate, autant à partir d'un sol minéral (processus de désorption) que de phosphate minéral (processus de solubilisation). Ainsi, les rhizomes de la fougère-aigle peuvent participer à augmenter le *pool* de phosphate disponible d'une station, bien que cela n'ait pas encore été démontré sur le terrain.

En plus des effets allélopathiques décrits précédemment, la fougère-aigle renferme des substances de protection (glucosides cyanogénés) contre les brouetteurs, dont la teneur varie avec l'habitat. Les frondes provenant de milieux ombragés (sous un couvert forestier) sont deux fois plus cyanogénées que celles provenant d'un milieu dégagé, ce qui serait attribuable à des différences de fertilité de la station, les premières profitant de la mise en circuit des éléments nutritifs par les litières (Schreiner *et al.* 1984).

La fougère-aigle est une espèce bien connue pour ses propriétés souvent très toxiques à l'endroit des animaux domestiques qui la broutent (Taylor 1980). Broutée en quantité relativement élevée, elle est responsable de l'hématurie enzootique bovine et de l'avitaminose B1 chez le cheval et, à un degré moindre, chez le mouton. Au Japon, on lui a attribué la respon-

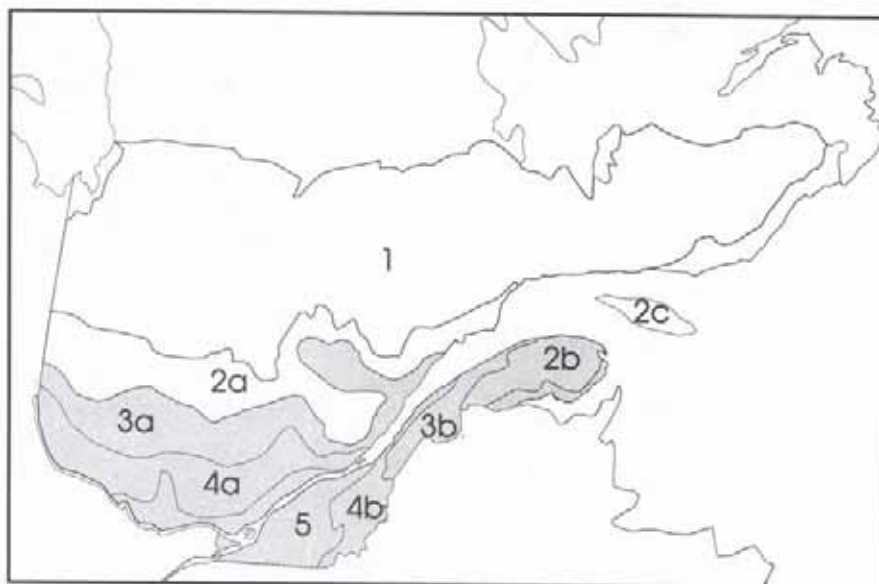
sabilité de cancers de l'estomac chez des personnes qui en ont consommé de grandes quantités (Cody et Crompton 1975). Toutefois, il ne semble pas y avoir eu de cas de toxicité déclarés pour le nord-est de l'Amérique, ce qui indique que la toxicité peut varier selon les régions géographiques.

Au Royaume-Uni, où la fougère-aigle gagne chaque année du terrain aux dépens de terres cultivées ou vouées à d'autres usages, Nicholson et Paterson (1976) ont examiné les conséquences écologiques de la mise sur pied d'un vaste programme de maîtrise de cette espèce. Ils concluent de leur étude qu'un programme d'éradication ne causerait aucun effet négatif sur l'écosystème. Une autre étude parvient à des conclusions similaires tout en examinant différents moyens pour parvenir à une maîtrise efficace (Pakeman et Marrs 1992).

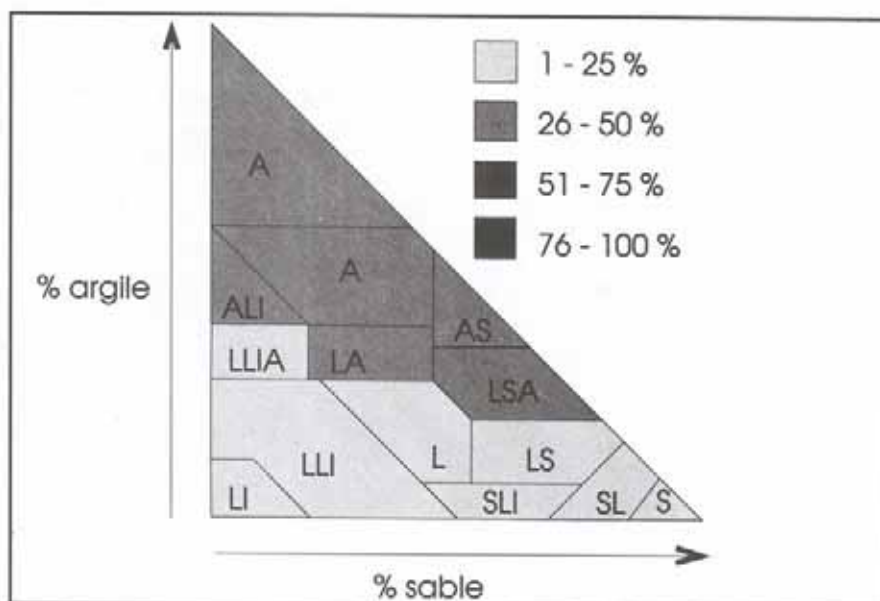
La fougère-aigle est broutée par le chevreuil mais ne représente pas une composante importante de la diète alimentaire de cet animal (2,1 % du poids frais total des espèces broutées au cours d'un été) (Crawford 1982, Crawford *et al.* 1993).

Là où elle forme une couverture dense, la fougère-aigle peut, par ses propriétés allélopathiques, exclure la présence d'autres espèces. Cette propriété peut devenir intéressante dans un corridor de transport d'électricité où la présence d'une végétation haute est incompatible avec cette utilisation du territoire.

FRAMBOISIER *Rubus idaeus* L.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

Rubus idaeus L. ssp. *strigosus* (Michx.) Focke

Caractères diagnostiques

TAILLE : 1-1,5 m de hauteur; tiges dressées ou arquées, brunes à rougeâtres, plus ou moins épineuses et munies d'acicules, bisannuelles, issues d'une souche ligneuse.

FEUILLES : alternes, composées, 5-7 - foliolées sur les tiges de la première année, 3 - foliolées sur les branches florifères, grossièrement dentées; face inférieure blanchâtre ou grise.

FLEURS : grandes, blanches, hermaphrodites, en glomérules ombelliformes terminaux, peu nombreuses, pédicelles glabres ou hispides-glanduleux; floraison en juin-juillet.

FRUITS : polydrupes, rouges, globuleux à plus ou moins coniques, 1-1,5 cm de diamètre; à maturité en juillet-août et tombant intacts du réceptacle.

NOTE : La sous-espèce *idaeus*, introduite d'Europe et naturalisée autour des endroits habités, se rencontre peu en milieu forestier. Elle se distingue essentiellement de la sous-espèce *strigosus* par son inflorescence dépourvue de glandes et d'acicules.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce boréale circumpolaire; sous-espèce boréale nord-américaine et asiatique. Depuis l'Alaska jusqu'au Labrador et à Terre-Neuve, vers le sud jusqu'en Virginie et au Mexique. Au Québec, l'aire du framboisier du mont Ida s'étend jusqu'au 58° degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 2b, 3, 4 et 5 et à un degré moindre dans la région 2a.

STATION. Le framboisier est, parmi les plantes vivaces, une des plus agressives dans la colonisation des stations perturbées à la suite d'un chablis, d'un feu ou d'opérations forestières (Whitney 1984). Il est surtout abondant sur les terrains en friche, dans les nouveaux défrichements et le long des chemins en forêt (Marie-Victorin 1964). Le framboisier se retrouve sur des sols de toutes textures, présentant un drainage variant de bon à imparfait.

Le tableau 11 fournit les pourcentages moyens de fréquence et de couverture du framboisier en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, le framboisier est principalement associé à des origines naturelles et de coupe totale, quoiqu'une origine de feu soit relativement commune dans la région 3a. Il se retrouve majoritairement sur des dépôts glaciaires et moins fréquemment sur des dépôts de pente dans la région 2b, un substratum rocheux dans la région 3b et des dépôts marins dans la région 5. Il se retrouve surtout sur des stations où un humus de type mor se développe et moins fréquemment un moder dans les régions 3a et 3b quoique celui-ci prédomine dans les régions 4a et 5. Ces stations sont caractérisées par un sol (horizon B) de texture moyenne et grossière quoique les textures grossières prédominent dans la région 4a. Il est le plus fréquemment associé à un drainage variant de bon à imparfait dans les régions 2b, 3a, 3b et 4a et variant de bon à mauvais dans les régions 4b et 5.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. Le framboisier est une espèce colonisatrice de milieux perturbés où le *pool* d'éléments nutritifs est souvent élevé (Vitousek et Melillo 1979). Whitney (1982) souligne que la stratégie reproductrice du framboisier est orientée vers une colonisation des sols à forte teneur en azote, sous forme de nitrate, situation fréquemment rencontrée après une coupe. Une augmentation de la teneur en nitrate dans le sol favorise la croissance et le développement du framboisier; l'activité foliaire de la nitrate réductase augmente avec une augmentation de la teneur en nitrate, ce qui indique que cette espèce est très bien adaptée à coloniser des stations récemment perturbées où la minéralisation est forte (Jobidon *et al.* 1989b). Les travaux de Truax *et al.* (1994) parviennent aux mêmes conclusions et ces auteurs soulignent qu'une fertilisation azotée conduit à une augmentation significative de l'activité de la nitrate réductase. L'espèce réagit à une diminution de la teneur en nitrate dans le sol par une production abondante de semences, résultat d'un changement du rapport du carbone sur l'azote des tissus (Whitney 1982). En Suède, Falkengren-Grerup et Tyler (1991) ont étudié les

Tableau 11. Caractéristiques stationnelles du framboisier au Québec en regard de chaque région d'aménagement
(F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES			RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																									
			1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b				
			F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV		
ORIGINE																												
BR		35	10	164	25	10	123	10	5	156	3	5		26	10	143	9	10	135	16	5	171	3	5	177	7	5	154
CHT		5	10	157	1	10	114	1	5	43	0	0	0	1	10	90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CT		34	10	106	35	10	140	40	10	155	0	0	0	21	10	137	32	10	129	26	10	127	35	10	131	31	10	161
ES		8	10	126	14	20	101	11	20	97	50	10	119	6	10	109	6	20	79	1	20	119	1	20	132	0	0	0
FR		0	0	0	4	10	88	0	0	0	0	0	0	2	10	100	2	10	96	3	10	123	6.5	5	128	18	5	125
NA		17	10	145	21	10	135	37	10	142	47	5	193	43	10	136	49	10	142	53	10	141	52	5	173	42	5	146
P		1	10	79	1	20	90	2	20	110	0	0	0	1	10	171	2	20	83	1	20	76	2.5	10	79	1	10	59
DÉPÔT																												
Dépôts glaciaires		26	5	147	54	10	142	66	10	147	30	5	47	68	10	138	51	10	138	57	10	155	82	10	166	44	10	159
D. fluvio-glaciaires		2	5	110	3	10	121	0	0	0	0	0	0	7	10	129	5	20	94	12	10	136	2	10	107	1	10	120
D. fluviales		0	0	0	0	0	0	4	10	136	0	0	0	1	10	95	2	10	104	2	10	114	2	10	104	1	10	76
D. lacustres		66	9	124	32	10	105	0	0	0	0	0	0	6	10	99	0	0	0	6	10	96	1	10	85	2	10	76
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	10	117	2	5	89	2	5	115	1	10	113	34	5	157
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	5		0	0	0	1	5	63	0	0	0	1	5	0	2	10	215
D. organiques		5	5	135	6	5	91	2	5	99	0	0	0	3	5	99	5	10	129	5	10	136	3	5	102	8	10	166
D. pentes & alluvions		0	0	0	1	20	54	25	10	148	67	10	132	1	5	63	6	10	126	2	10	87	2	10	129	2	5	27
D. éoliens		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Substratum rocheux		0	0	0	3	10	129	2	5	78	0	0	0	5	5	116	25	20	118	12	10	132	5	10	125	5	5	141
D. très minces (<25 cm)		1	5	80	1	5	97	1	10	114	0	0	0	3	10	107	2	10	136	2	10	157	1	5	1	5	50	
TYPE D'HUMUS																												
Mull		1	5	51	2	10	117	2	10	142	0	0	0	2	10	132	7	10	141	7	10	113	12	10	135	18	10	132
Moder		8	10	112	19	10	117	10	10	129	0	0	0	39	10	138	33	10	132	55	10	148	31	10	168	42	5	168
Mor		71	10	142	63	10	137	81	10	153	70	10	142	51	10	136	47	10	135	29	5	161	44	10	154	20	5	183
Tourbe		15	10	106	10	10	111	4	10	115	30	10	166	4	10	114	6	10	116	4	10	121	6	5	64	6	5	138
Anmoor		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	90	1	10	108	0	0	0	2	5	89	2	10	114
Sol organique		6	5	135	6	5	109	2	5	80	0	0	0	3	5	126	5	10	128	4	10	141	3	5	129	8	10	179
Aucun		0	0	0	1	10	129	1	10	106	0	0	0	0	0	0	2	20	77	1	20	86	2	10	102	4	10	153

Tableau 11. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																											
		1		2a		2b		2c		3a		3b		4a		4b		5											
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV										
TEXTURE DE L'HORIZON B																													
Fine		51	10	127	20	10	99	8	10	118	62	10	90	4	10	96	5	5	131	2	10	111	3	5	37	3	5	95	
Moyenne		27	5	137	52	10	136	89	10	151	38	5	67	48	10	134	55	10	147	48	10	147	79	10	165	49	10	151	
Grossière		22	10	122	28	10	130	3	10	80	0	0	0	48	10	139	40	20	111	50	10	143	18	10	102	47	5	155	
DRAINAGE																													
0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
1		1	10	146	1	5	29	1	10	181	0	0	0	1	10	71	1	20	121	1	10	139	1	10	85	2	5	163	
2		8	5	199	17	10	140	15	10	156	13	5	77	24	10	129	24	10	135	38	10	160	17	10	176	16	5	182	
3		25	10	150	40	10	136	71	10	145	53	10	135	49	10	141	45	10	138	39	10	149	34	10	171	28	10	151	
4		46	10	127	26	10	107	9	10	158	27	10	198	18	10	126	20	10	123	11	10	127	31	10	128	36	5	169	
5		14	10	98	9	10	117	2	5	84	7	5	4	10	98	6	10	119	5	10	128	14	10	122	11	10	145		
6		7	5	103	6	5	119	2	5	134	0	0	0	4	5	127	4	5	116	5	10	126	3	5	138	7	10	156	
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	153	0	0	0	0	0	0	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		689		1 054		710		30		1 067		1 146		980		299		788											
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550		3 276		1 377		510		3 551		2 463		3 546		605		2 200											
Fréquence (%)		19		32		52		6		30		47		28		49		36											

Légende:**Perturbations d'origine:**

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence relèvent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de séries d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

patrons de la composition floristique en fonction de l'acidification des sols, de 1981 à 1988, et ont trouvé que le framboisier ou bien se maintient ou bien présente une augmentation de sa fréquence.

EXIGENCES EN EAU. Le framboisier préfère un sol frais ou très humide. Dans un milieu sec, il ne pourra croître que sur un *seepage* (Haeussler et Coates 1986). L'eau est nécessaire au framboisier pour produire des fruits (Rogers 1974) et pour s'établir sur une station. Une période de sécheresse, en été, entraîne une réduction du niveau d'hydrates de carbone emmagasinés et peut donc diminuer la vigueur de la plante (Crandall *et al.* 1974). Un déficit en eau du sol est susceptible de freiner la croissance végétative du framboisier et la production fructifère (Mackerron 1982). Le framboisier est reconnu pour occuper des stations mésiques ou xériques (Hogenbirk et Wein 1992). En Suède, Kellner et Marshagen (1991) ont éliminé deux ressources environnementales, l'eau et les nutriments, limitant la croissance d'un peuplement ouvert de pin sylvestre et ont noté un envahissement de la station par l'épilobe et le framboisier après sept ans. Cette occupation rapide de la station est attribuable à une forte capacité de reproduction végétative, alors que les ressources en eau et en nutriments étaient optimales.

EXIGENCES EN LUMIÈRE. Le framboisier est une espèce intolérante à l'ombre; lorsqu'il est ombragé, il alloue une proportion importante de ses ressources à la production de semences (Whitney 1982). Dans le New Hampshire, Hughes et Fahey (1991b) notent l'absence totale du framboisier sous un couvert forestier, mais observent son apparition après la coupe. Des observations semblables ont été faites par Crawford *et al.* (1993) dans le Maine. L'auto-ombrage que se font les tiges de framboisier (compétition intraspécifique) a pour effet de diminuer la production fructifère et la croissance (Wright et Waister 1984, Braun *et al.* 1989). Bien que les semences du framboisier puissent germer sous le couvert d'un peuplement, les jeunes plantules ne survivent pas à l'ombre (Jobidon 1993). Par ailleurs, le débourrement n'est pas influencé par la longueur du jour (Heide 1993).

Sur une échelle relative de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée), Bakuzis et Hansen (1959) au Minnesota ont classé le framboisier à respectivement 3,6, 1,9, 1,5 et 3,6 pour ses exigences en eau, en éléments nutritifs, en chaleur et en lumière.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. Les fleurs se forment sur les tiges de deux ans, dites florifères. Des études phénologiques réalisées par Whitney (1978, 1984) dans le New Hampshire montrent que les fleurs apparaissent au début de juin, que la floraison culmine (nombre de fleurs au mètre carré) à la mi-juin, pour ensuite décroître progressivement jusqu'à la fin de juillet. Dans le Maine, Heinrich (1976) a observé que la floraison se poursuit du 5 juin au 5 juillet (année 1972). La pollinisation est assurée par un grand nombre d'insectes qui, en retour, se voient largement récompensés par la forte production de nectar chez les fleurs du framboisier. Whitney (1978, 1984) a évalué la production de sucre à 4,29 mg par fleur et par jour, ce qui, pour la station étudiée, correspond à une production saisonnière de 18,12 kg de sucre à l'hectare pour le framboisier seulement. En l'absence d'insectes pollinisateurs, la production de fruits chute considérablement. De 70 à 90 % des fleurs produisent des fruits matures, où l'on dénombre en moyenne 32,1 graines par fruit (Whitney 1978).

Bien que la production de graines soit bonne chaque année, elle dépend des conditions environnementales et de l'âge de la colonie. Whitney (1978, 1986) a évalué que le nombre total de graines produites par mètre carré s'établit en moyenne à 731,8 lorsque la colonie est âgée de deux ans (soit deux ans après la coupe forestière), à 5 999,5 l'année suivante, à 14 226,7 à l'âge de quatre ans et à 5 983,4 à l'âge de cinq ans. En moyenne, il y a donc environ 25 000 graines de framboisier déposées par mètre carré au cours d'une période de cinq ans, ce qui constituera, pour une large part, la banque de semences enfouies dans le sol. Le rythme de décomposition des graines est très lent chez le framboisier. Le pourcentage de viabilité est légèrement inférieur entre 60 et 100 ans, de sorte que la demi-vie d'une banque de semences dépasse 100 ans (Whitney 1978). Toutefois, Graber et Thompson (1978) ont estimé une demi-vie moyenne de 23,5 ans et une viabilité maximale de 50 % à 100 ans. En Suède, Granström (1987) a placé des semences de diverses espèces, dont le framboisier, dans un humus forestier et a suivi le taux de germination. Les semences fraîches ne germent pratiquement pas et seulement 16 % ont germé après cinq ans. Ces résultats indiquent que les semences doivent demeurer en dormance durant une longue période de temps pour être en mesure de germer. Dale et Jarvis (1983) discutent des conditions et des traitements nécessaires à la germination de graines fraîches de framboisier.

Une fois la banque séminale constituée, elle demeurera viable enfouie dans le sol jusqu'à ce que des conditions environnementales favorables soient créées (Ahlgren 1979, Whitney 1986, Brown 1992, Kjellsson 1992). Au Danemark, Kjellsson (1992) a montré que les banques séminales de divers peuplements forestiers sont en grande partie constituées par des graines de framboisier qui se retrouvent aléatoirement dans les 12,5 premiers centimètres du sol. Graber et Thompson (1978) rapportent que pour des échantillons de sols de forêts âgées de 5, 38, 95 et 200 ans, la germination de semences enfouies de framboisier a produit respectivement 1 016, 286, 68 et 12 plants/m². Avec le cerisier de Pennsylvanie, le framboisier est l'espèce la plus abondante des banques séminales examinées par Graber et Thompson (1978). Ces résultats, combinés au fait que les conditions favorables à la croissance du framboisier se rencontrent rarement, concordent pour établir que l'espèce est adaptée à vivre sous forme de semences dormantes, une alternative à la vie végétative (Whitney 1978, 1986). Lorsque les conditions environnementales deviennent à nouveau favorables à la croissance, la germination des graines se réalise très rapidement. Les stations perturbées, notamment par une coupe forestière, sont caractérisées par une augmentation temporaire de la quantité de lumière, d'eau et d'éléments nutritifs. La minéralisation accélérée des litières et la diminution de la compétition pour l'ammonium entre les végétaux et les bactéries nitrifiantes conduisent à une augmentation de la teneur en nitrate dans le sol. Whitney (1978, 1986) a émis l'hypothèse que des changements de la qualité spectrale de la lumière qui atteint le parterre forestier ou l'augmentation de la teneur en nitrate du sol sont des stimuli de la germination chez le framboisier. Jobidon (1993) a démontré que le nitrate, en l'absence d'une lumière favorable, déclenche l'émergence du framboisier à partir de semences naturellement enfouies.

À la suite d'une perturbation, la germination des semences enfouies constitue le principal facteur responsable de l'établissement du framboisier. La majorité (de 70 à 90 %) des individus apparaissent au cours de la première année après la perturbation; après deux, trois ou quatre ans, le recrutement de semis est minimal (Whitney 1978, 1986) alors que l'expansion de la population se réalise par voie végétative. La germination des semences se réalise seulement à des températures relativement basses. Hogenbirk et Wein (1992) ont obtenu des semis de framboisier à partir de graines enfouies naturellement dans le sol à des températures le jour de 20° C et la nuit de 10° C; aucun semis n'a été obtenu à des températures diurnes et de nocturnes de 30° C et

15° C respectivement. La phase d'établissement des semis est caractérisée par une compétition très intense entre les très jeunes semis, de sorte que seuls les plus vigoureux survivent et participent à l'édification future de la population par reproduction végétative. Cette pression de sélection favorise les individus les mieux adaptés à coloniser une station (Keep 1968).

Une fois établi sur une station, le framboisier la colonise rapidement (Keep 1968, Whitney 1978, 1982), par des drageons qui se développent à partir de bourgeons sur les racines et par rejets de tige à partir de bourgeons axillaires. La production d'un nouveau groupe de tiges végétatives (tiges de la 1^{re} année) survient simultanément avec la maturité et la mort des tiges florifères (tiges de la 2^e année). Le système racinaire est vivace et possède à la fois des tiges florifères et végétatives (Whitney 1982). Borgman et Mudge (1986) ont trouvé, dans des conditions contrôlées, que la formation de bourgeons sur les racines et le développement de nouvelles tiges surviennent de manière spontanée et ne sont pas influencés par des traitements hormonaux ou par la lumière. Des racines sectionnées (boutures de racines) forment facilement de nouvelles tiges, pour autant que les boutures soient prélevées durant la saison de dormance (Hudson 1954). Les sections de racine aussi bien épaisses que fines peuvent produire des tiges. La production des tiges sera d'autant plus grande que ces sections sont peu enfouies dans le sol (environ un centimètre) (Heydecker et Marston 1968).

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. La croissance et le développement du framboisier se manifestent suivant trois phases distinctes : une première phase d'établissement, caractérisée par la germination de semences enfouies, survient principalement au cours de l'année suivant la perturbation; la seconde phase, dite d'accroissement, est caractérisée par une forte reproduction végétative et se poursuit de la seconde à la troisième année; une troisième phase, dite d'auto-éclaircissage, est caractérisée par une production fructifère élevée et est considérée comme une réaction adaptative à un environnement qui se détériore pour l'espèce (Whitney 1978, 1982). Si ce n'était des conditions environnementales défavorables (par exemple la venue de feuillus de lumière qui font ombrage au framboisier) et des maladies virales, un clone de framboisier serait potentiellement immortel (Keep 1968).

Une fois le semis établi, de nombreux bourgeons se forment sur les racines. Ces bourgeons produisent des drageons qui rejoignent la surface du sol où ils peuvent demeurer dormants pour ensuite émerger lorsque les conditions sont favorables. En même temps, des racines adventives se forment à la base du bourgeon.

La tige végétative ne produit pas de fleurs, quoique les bourgeons floraux apparaissent à la fin de la saison de croissance. Les tiges atteignent une hauteur de 1 à 1,5 m, parfois plus lorsque les conditions environnementales sont propices. La phase d'accroissement représente une période d'accumulation importante de biomasse où l'indice de surface foliaire atteint 4,5, soit environ l'équivalent d'un peuplement mature d'une érablière à bouleau et hêtre (Whitney 1982). Au printemps, les bourgeons floraux des tiges florifères forment des branches latérales qui supportent des feuilles et des fleurs. Une fois les fruits produits à la fin de l'été, les tiges florifères meurent et, au même moment, des tiges végétatives émergent du sol pour ainsi perpétuer le cycle. Lorsque les conditions deviennent moins favorables au framboisier, principalement en raison de l'ombrage fait par des feuillus de lumière, la production de drageons chute (diminution de la densité), la biomasse totale augmente et les réserves nutritives sont principalement allouées à la production de semences. Une population de framboisier subsiste sur une station pour une période de 5 à 15 ans (Whitney 1982), le temps nécessaire à d'autres espèces pour occuper l'espace.

Whitney (1982) souligne que les facteurs responsables du passage d'une reproduction végétative à une production de semences sont inconnus. Il émet toutefois l'hypothèse suivante : alors que de faibles rapports du carbone sur l'azote favorisent la croissance végétative, une diminution progressive de la disponibilité en nitrate dans la solution du sol pourrait provoquer des modifications du patron d'allocation des ressources chez le framboisier ayant comme résultat d'augmenter le rapport du carbone sur l'azote des tissus et ainsi augmenter la production de fruits. Sans avoir vérifié particulièrement cette hypothèse, Jobidon *et al.* (1989a, b) ont montré que la densité et la croissance du framboisier diminuent avec une diminution de la teneur en nitrate dans le sol. Cette même diminution entraîne un affaiblissement de l'activité de la nitrate réductase dans le feuillage du framboisier et une diminution significative de la teneur en azote foliaire.

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. Après la suppression d'un couvert forestier et lorsqu'une banque de semences enfouies est présente, la station risque fort d'être rapidement envahie par le framboisier (Marks 1974, Whitney 1978, Newton *et al.* 1987). Que la suppression du couvert soit le résultat d'une coupe ou d'une défoliation par une épidémie d'insectes (Batzer et Popp 1985, Crawford *et al.* 1993), le framboisier est susceptible d'envahir rapidement la station. Un an après une coupe de peuplements feuillus dans le New Hampshire, Whitney

(1978, 1986) a dénombré en moyenne 61 tiges de framboisier au mètre carré. En Nouvelle-Écosse, Wall (1982, 1983) a observé que la hauteur d'un couvert de framboisier a atteint son maximum environ cinq ans après la coupe, alors que le pourcentage de couverture était maximal sept ans après la coupe; la dominance du framboisier s'est poursuivie jusqu'à environ 13 ans après la coupe, correspondant à l'émergence du sapin baumier en régénération naturelle. Toujours en Nouvelle-Écosse, Crowell et Freedman (1994) ont étudié la succession après une coupe de divers peuplements et ont trouvé que la biomasse foliaire des framboisiers a augmenté de 0,02 t/ha, un an après la coupe, à 0,7 t/ha après trois ans; la biomasse a ensuite diminué jusqu'à 13 ans après les coupes où il n'est alors que rarement présent. À l'Institut forestier national de Petawawa, Hendrickson (1988) a trouvé une plus forte biomasse de framboisiers (les espèces ne sont pas précisées), 428 kg/ha, quatre ans après une coupe conventionnelle, comparativement à une coupe par arbres entiers (soit 318 kg/ha). Toutefois, les concentrations foliaires en N, K, Ca et Mg sont comparables entre les deux méthodes d'exploitation. Alors que le framboisier n'était pas présent sous le couvert de peuplements feuillus situés dans le New Hampshire, sa fréquence d'apparition n'a cessé de croître au cours des trois années qui ont suivi la coupe, en raison d'une augmentation de la disponibilité des ressources environnementales et de conditions favorables à sa croissance (Hughes et Fahey 1991b). À la suite d'une coupe et de la suppression répétée (trois ans) de toute végétation à l'aide d'herbicides, Reiniers (1992) dans le New Hampshire a mesuré une augmentation de la contribution du framboisier à la biomasse totale qui a débuté l'année où les herbicides n'ont plus été utilisés. Cette contribution a atteint un maximum après quatre ans, pour ensuite décliner progressivement au cours des 15 années suivantes.

En Ontario, Brown (1994) a suivi le développement de la végétation au cours des six années qui ont suivi la coupe de peuplements feuillus pour l'établissement d'un corridor de transport d'électricité. Le framboisier a atteint une densité maximale après deux ans, pour ensuite décliner légèrement et se maintenir au cours de la période d'étude. Le framboisier ne représentait qu'une faible proportion de la flore dominée par des rejets et drageons de feuillus de lumière.

Au Nouveau-Brunswick, Roberts et Dong (1993) ont comparé la venue du framboisier (et d'autres espèces) après une coupe suivie (forte perturbation) ou non (faible perturbation) de l'enlèvement des horizons organiques du sol et de la végétation résiduelle. Après un an, l'émergence du framboisier a été 2,5 fois plus élevée sur les parcelles les plus fortement perturbées

que sur celles où la couche d'humus est demeurée intacte. La survie du framboisier a atteint 63 % sur les parcelles perturbées et 48 % sur les parcelles intactes. Dans le centre-sud de l'Alaska, Zasada *et al.* (1981) ont dénombré significativement plus de tiges de framboisiers (10 125 tiges/ha) quatre ans après une coupe d'hiver, comparativement à une coupe d'été (625 tiges/ha) où, dans ce cas, d'autres espèces de transition ont occupé majoritairement l'espace.

Dans l'état de New York, Barrett *et al.* (1962) ont effectué des coupes partielles de diverses intensités de peuplements feuillus composés d'érable à sucre, de bouleau jaune et de hêtre et ont noté que les framboisiers (les espèces ne sont pas précisées) ont rapidement occupé le parterre à partir d'une réduction de la moitié de la surface terrière du peuplement original; la densité du framboisier a progressé avec une réduction accrue du couvert. Dans la forêt de Sainte-Véronique, au Québec, Majcen et Richard (1992) ont réalisé, en 1983, des coupes de jardinage dans une érablière à bouleau jaune où les coupes ont laissé 20, 16 ou 12 m²/ha. Les relevés effectués en 1985 indiquent que l'abondance et la classe de hauteur du framboisier augmentent de façon inversement proportionnelle à la surface terrière résiduelle. Pour des surfaces terrières résiduelles de 20, 16 et 12 m²/ha, le nombre total de framboisiers atteint respectivement environ 12 000, 23 000 et 49 000 tiges/ha. Les relevés effectués en 1988 montrent une progression importante de l'occupation et de la croissance en hauteur du framboisier sur les parcelles où la surface terrière est de 20 m²/ha (soit environ 22 500 tiges/ha) et de 16 m²/ha (soit environ 50 000 tiges/ha), alors que l'occupation n'a pas progressé là où la coupe a été la plus forte. Les auteurs soulignent qu'une ouverture trop prononcée du couvert nuit à l'établissement du bouleau jaune, en raison notamment de la compétition exercée par le framboisier et d'autres espèces.

En Suède, Hannerz et Hanell (1993) ont étudié les patrons de succession au cours des cinq années qui ont suivi une coupe totale ou des coupes sélectives. Il appert qu'en toutes circonstances le framboisier a dominé tous les traitements après cinq ans.

À la suite d'une mortalité dans un couvert forestier causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, dans l'état du Maine, Osawa (1994) a trouvé une relation entre deux groupes d'espèces végétales (sapin, épinette et bouleau à papier pour l'un et cerisier de Pennsylvanie et framboisier pour l'autre) qui se sont régénérés différemment, selon un gradient de

perturbation du couvert. Il appert que le framboisier, à l'instar du cerisier, se régénère et croît davantage là où la mortalité du sapin est de l'ordre de 100 %.

FEU. Les semences germent relativement facilement à la suite d'un feu (Sharp 1974) et les racines sont relativement résistantes au passage d'un feu (Wright 1972). La banque de semences enfouies semble aussi résistante au feu. Au Minnesota, Ahlgren (1979) a recueilli des échantillons de sol de stations coupées ou coupées puis brûlées depuis 12 ans et a dénombré un taux élevé de semences viables de framboisier. Toujours au Minnesota, Ahlgren (1960) a noté que le passage d'un feu là où le framboisier était présent a conduit à une reproduction végétative de celui-ci et très peu à l'établissement de semis. En Alberta, Johnston et Woodard (1985) ont soumis des framboisiers à des feux expérimentaux de cinq niveaux d'intensité. Il appert que les tiges ont été tuées par les traitements et que certaines racines ont aussi été atteintes. Toutefois, l'intensité du feu n'a que peu d'effet sur les repousses sauf que les intensités les plus faibles ont conduit aux plus fortes croissances en hauteur.

En Abitibi, près du lac Duparquet, De Grandpré *et al.* (1993) ont étudié la composition et l'abondance floristique de huit stations représentant une chronoséquence de 26 à 230 ans après un feu. La fréquence et l'abondance du framboisier sont les plus élevées en tout début de succession (relevé de 26 ans après un feu, seulement), pour ensuite disparaître complètement de la composition floristique.

PRÉPARATION DU TERRAIN. Le framboisier envahit facilement une station perturbée où le sol est exposé, d'autant qu'il y a peu de végétation susceptible de lui faire compétition (Keep 1968, Whitney 1978). Étant donné qu'il est aisé de reproduire et de propager le framboisier à partir de boutures de racines (Hudson 1954, Heydecker et Marston 1968, Torre et Barritt 1979), il s'ensuit qu'une préparation mécanique du terrain où les racines sont sectionnées donnera lieu à l'émergence de nouvelles tiges.

Un an après une préparation du terrain avec la pelle en V, le râteau ou le scarificateur à disques, Jobidon (1990) a dénombré, dans la région de Rimouski, des densités moyennes de respectivement 7,4, 16,2 et 33,9 tiges/m² de framboisier. Il est raisonnable d'avancer qu'une préparation du terrain qui enlève la couche d'humus et donc une partie importante du système racinaire qui se retrouve dans les premiers centimètres de la surface, conduit à la plus faible densité du framboisier après ce traitement. Toutefois, Roberts et Dong (1993) ont démontré que l'émergence

de semis de framboisier est plus importante (2,5 fois plus) lorsque la couche d'humus est enlevée que lorsqu'elle est laissée intacte après la coupe.

Dans le New Hampshire, Mou *et al.* (1993) ont montré que les framboisiers (dont *Rubus idaeus*) sont les plus abondants sur les parcelles les plus perturbées (sol minéral exposé sur la majorité de la surface) et intermédiaires sur les parcelles scarifiées. En Abitibi, dans le canton d'Hébertcourt, Durand *et al.* (1988) n'ont pas trouvé de différence significative du pourcentage de recouvrement du framboisier entre les parcelles préparées par un scarificateur TTS, un déblaiement d'hiver, un scarifiage par dents sous-soleuses et le témoin. Toutefois, un déblaiement d'hiver réalisé cette fois-ci sur des dépôts dont le drainage varie d'imparfait à bon, a pour résultat d'accroître le recouvrement par le framboisier, comparativement aux parcelles témoins.

DÉGAGEMENT MANUEL. Considérant l'aptitude du framboisier à se reproduire végétativement à partir d'un système racinaire vivace, une coupe manuelle des tiges conduit inéluctablement à une reprise vigoureuse grâce aux nouvelles tiges qui émergent de bourgeons axillaires ou dormants sur les racines (Core 1974). D'ailleurs, dans des conditions horticoles, il est recommandé de réduire la densité des tiges de manière à augmenter la vigueur de la population (Lawson et Waister 1972, Crandall *et al.* 1974). Le potentiel du framboisier à se développer très efficacement par voie végétative à la suite de coupes répétées des drageons en émergence ou de pleine taille fait l'objet d'une riche documentation (Lawson et Wiseman 1979).

En 1949, au Nouveau-Brunswick, Baskerville (1961) a procédé au dégagement manuel d'une régénération résineuse en enlevant tous les arbustes nains dans un rayon de 91 cm (trois *pieds*) autour des plants. La couverture arbustive était composée d'érable à épis (environ 30 %), de sureau rouge, d'amélanchier du Canada, de groseillier et de framboisier. La forte résurgence de la végétation après le dégagement manuel a été attribuée au framboisier qui est passé de 11 400 tiges à l'acre (1 acre = 4 047 m²) en 1949 à 57 700 tiges à l'acre en 1951; le nombre de framboisiers a ensuite diminué significativement de 1953 à 1958.

Au Québec, dans une végétation de compétition composée de framboisier et d'épilobe, le FRDF (1988) rapporte les résultats obtenus de la coupe manuelle ou mécanique effectuée à diverses périodes de l'année et répétée une deuxième ou une troisième fois en autant d'années. De manière générale, la reprise

de la végétation a été vigoureuse après le traitement. Trois ans après un premier dégagement, les parcelles traitées ne se distinguent pas significativement des parcelles témoins où le pourcentage de couverture, le nombre de tiges au mètre carré et la hauteur des tiges des espèces de compétition atteignent respectivement 108,4 %, 38 tiges/m² et 68,6 cm de hauteur. Trois ans après un premier dégagement, la période de coupe (saison feuillée ou saison non feuillée) n'a produit un effet significatif que sur la hauteur des tiges de compétition; pour les traitements appliqués, on observe une réduction moyenne de 12,4 cm lorsque la coupe est effectuée en saison feuillée, sans tenir compte de l'espèce. La méthode de coupe utilisée (coupe au sol à la débroussailleuse ou éradication manuelle) n'a pas d'influence sur la reprise de la végétation. Le nombre de dégagements effectués (1, 2 ou 3 dégagements successifs en autant d'années) n'a pas eu d'influence sur la reprise de la végétation, mesurée par le recouvrement, le dénombrement et la hauteur des tiges (FRDF 1988). Ces résultats ne supportent pas l'hypothèse que des coupes répétées (ici jusqu'à trois coupes successives en autant d'années) puissent épuiser les réserves en hydrates de carbone des racines et conduire à une maîtrise du framboisier. Cinq ans après le premier dégagement, l'épinette noire cultivée sur ces stations n'a pas connu de réactions différentes entre un, deux ou trois dégagements manuels (Jobidon et Charette 1992).

DÉGAGEMENT CHIMIQUE. Le framboisier est plus vulnérable aux herbicides au cours des deux premières années suivant une perturbation. Après la troisième année, il est plus tolérant aux produits chimiques et une concentration plus importante du produit est alors souvent nécessaire pour le maîtriser.

- 2,4-D. Cet herbicide a peu d'effets sur le framboisier (Chemagro Corporation 1953, Sutton 1969). Bien que le 2,4-D puisse entraîner une défoliation du framboisier, la résurgence est souvent rapide et abondante (Egler 1947), du fait que seulement les racines situées près des tiges sont atteintes et les autres se voient alors stimuler à produire de nouvelles tiges (Egler 1952). À la suite d'inventaires de la végétation réalisés dans des plantations de divers âges au Minnesota, Ohmann (1982) souligne que le framboisier présente une abondance supérieure à la moyenne là où le 2,4-D a été utilisé en préparation du terrain. Une mauvaise qualité de maîtrise peut souvent stimuler la résurgence du framboisier.
- Hexazinone. Le framboisier est susceptible d'être maîtrisé pour une durée d'au moins quatre ans avec une dose de 9,38 l/ha (Anonyme 1989). Au Minne-

sota, Alm et Whorton (1988) rapportent un très bon niveau de maîtrise des framboisiers (les espèces ne sont pas précisées) avec de l'hexazinone. Lors d'essais de dégagement d'une plantation d'épinette noire de deux ans au Nouveau-Brunswick, des applications aériennes de 2, 3 ou 4 kg/ha d'hexazinone ont conduit à une bonne maîtrise du framboisier (Reynolds *et al.* 1986). Des résultats comparables ont été obtenus dans le Maine par Maass et Prouty (1986). Au Nouveau-Brunswick, l'hexazinone utilisé en préparation du terrain, un an après la coupe, à une dose de 2 kg/ha, a permis de maîtriser le framboisier et l'épilobe au cours des trois années suivantes; la mortalité de semis d'épinette noire mis en terre 2 ou 14 mois après le traitement a été de 4 à 5 % supérieure au témoin (Reynolds et Roden 1991). L'hexazinone (*Velpar L* ou *Pronone 10*) n'a pas d'effet, positif ou négatif, sur la germination de semences naturellement enfouies de framboisiers (les espèces ne sont pas précisées), comme l'ont démontré Morash et Freedman en Nouvelle-Écosse (1989).

- Glyphosate. Le glyphosate assure une maîtrise du framboisier avec une application de 2,24 à 3,36 kg i.a./ha (MacKasey 1983, Anonyme 1988). Au Nouveau-Brunswick, Thompson *et al.* (1992) et Pitt *et al.* (1992) ont démontré que le glyphosate conduit à une excellente maîtrise d'un couvert de framboisier. Le glyphosate utilisé en préparation du terrain ou en dégagement dans le Maine, à des doses de 1,68 et 3,36 kg/ha a conduit à une excellente maîtrise du framboisier (McCormack *et al.* 1980). En Nouvelle-Écosse, Chase *et al.* (1990) ont même obtenu un bon niveau de maîtrise du framboisier après des traitements aériens au glyphosate à des doses aussi faibles que 1,75 et 2,33 l/ha. Le glyphosate n'a pas d'effet, positif ou négatif, sur la germination de semences naturellement enfouies de framboisiers (les espèces ne sont pas précisées) (Morash et Freedman 1989).
- Triclopyr. Le framboisier est maîtrisé par l'application du triclopyr. Des traitements aériens de triclopyr réalisés dans le Maine, à des doses de 2,2 et 4,4 kg/ha, ont donné une excellente maîtrise des framboisiers (les espèces ne sont pas précisées) sur des stations de régénération naturelle d'épinettes rouge et blanche, de pin blanc et de sapin baumier (McCormack *et al.* 1981). Cet herbicide n'a pas d'effet, positif ou négatif, sur la germination de semences naturellement enfouies de framboisiers (les espèces ne sont pas précisées) (Morash et Freedman 1989).

Interférence avec les espèces cultivées

Le framboisier est l'une des espèces qui, dans le nord-est de l'Amérique, cause les plus sérieux problèmes de compétition à la régénération forestière (Newton *et al.* 1987). Le framboisier est une espèce en phase avec des cycles de perturbation, dotée d'un opportunisme à exploiter rapidement les ressources environnementales et à dominer une station en très peu de temps par voie sexuée et végétative; ces caractéristiques en font un compétiteur redoutable. Sur les stations colonisées à la fois par le framboisier et des feuillus de lumière, l'ombrage fait par ces derniers élimine, en moyenne en quatre à cinq ans (Marks 1974, Whitney 1978), le couvert de framboisier; dans ces cas, la compétition exercée par les framboisiers disparaît progressivement et est remplacée par celle exercée par des feuillus de lumière. En d'autres circonstances, le framboisier domine seul la station et peut y demeurer ainsi pendant environ 15 ans (Whitney 1978).

La quantité de lumière utile à la photosynthèse mesurée à 20 cm du sol sous un couvert de framboisiers ne représente que 30 % de la lumière mesurée au-dessus du couvert. Ces quantités de lumière transmise sont nettement inférieures aux besoins de plusieurs conifères dont les épinettes. D'ailleurs, en milieu horticole, il est reconnu que les fortes atténuations de lumière produites par un couvert de framboisier sont à l'origine d'une compétition intra-spécifique entre les tiges végétatives et florifères de sorte que les productions fruitières s'en voient réduites (Wright et Waister 1984, Braun *et al.* 1989). Dans l'est du Québec, Jobidon (1992, 1994a) a démontré que de jeunes plants d'épinette qui reçoivent moins de 60 % de pleine lumière, en raison d'un couvert de framboisier et d'épilobe, ont connu des pertes de croissance (exprimées par les différences du taux de croissance) en hauteur de 70 % et en diamètre (mesuré au collet) de 60 % sur une période de deux ans, comparativement à des semis de la même station mais recevant plus de 60 % de pleine lumière. En plus d'exercer une forte compétition pour les ressources environnementales, principalement la lumière, le framboisier exerce des activités allélopathiques à l'endroit de plusieurs champignons mycorhiziens de l'épinette noire (Côté et Thibault 1988) ce qui, en retour, est susceptible de compromettre la nutrition minérale, principalement en phosphore, de l'espèce-hôte. Au Wisconsin, Norby et Kozlowski (1980) ont démontré les effets allélopathiques du framboisier à l'endroit du pin rouge.

En Allemagne, sur des stations humides, il est parfois préférable de ne pas maîtriser le framboisier lorsque ces stations sont ensuite susceptibles d'être envahies

par des espèces herbacées qui, d'ordinaire, exercent une compétition plus agressive à l'endroit d'une espèce cultivée (Bergmann et Born 1979). En Russie, Abrashko (1989) rapporte que le framboisier réduit significativement la croissance de l'épinette de Norvège en régénération.

Un couvert de framboisier ralentit la croissance en hauteur et en diamètre du sapin baumier (Fox 1986). Toutefois, les travaux de Ruel (1992) réalisés dans l'est du Québec montrent que le sapin peut s'affranchir d'un couvert de framboisier, probablement en raison de sa tolérance à l'ombre. Une conclusion semblable a été rendue au terme des travaux de Wall (1983) réalisés en Nouvelle-Écosse. À l'instar du sapin baumier, il semble que la régénération du bouleau blanc ne soit pas compromise par le framboisier (Roberts et Dong 1993).

Un couvert de framboisier, associé à d'autres espèces, dans une jeune plantation abrite souvent des lièvres qui endommagent fortement les jeunes résineux (Parker 1984). En outre, la mortalité annuelle des tiges florifères risque souvent de causer des bris physiques aux jeunes semis.

Rôle dans l'écosystème

Le framboisier est une espèce pionnière de stations perturbées où souvent la nitrification s'accroît au cours des quelques années suivant la perturbation. Le framboisier peut alors jouer un rôle de mise en circuit des nutriments d'autant que l'espèce semble posséder un caractère nitrophile. Comme il a été mentionné précédemment (Bergmann et Born 1979), un couvert de framboisier peut, sur certaines stations, modérer l'envahissement par d'autres espèces susceptibles d'exercer une compétition plus agressive et aussi plus difficile à maîtriser.

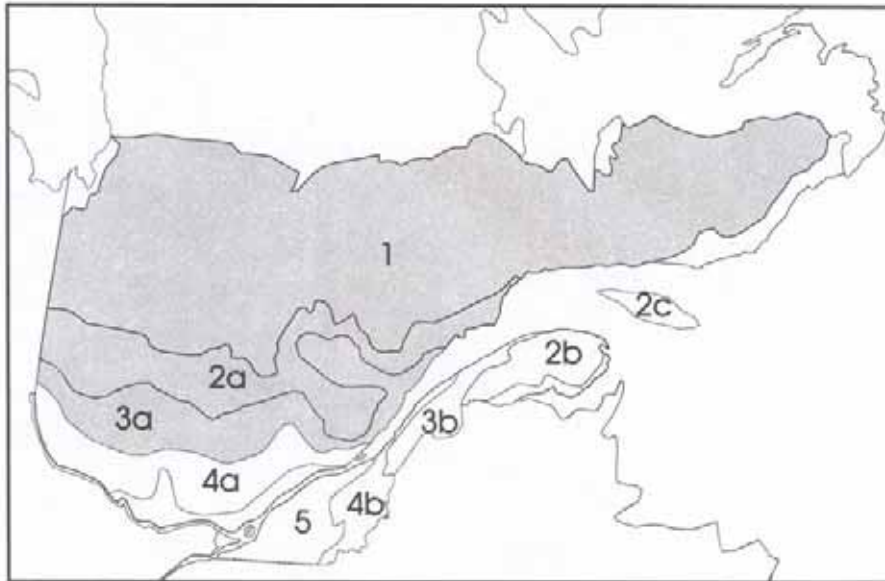
Dans le sud-ouest du Québec, Meilleur *et al.* (1993, 1994) ont étudié les communautés végétales dans un corridor de transport d'électricité en vue d'identifier les espèces susceptibles d'inhiber ou de ralentir le processus de la succession et donc l'envahissement par des feuillus de lumière. Par la densité de son couvert et son potentiel compétitif, il appert que le framboisier peut jouer, dans une certaine mesure, un rôle de ralentissement de la succession en facilitant le maintien d'une végétation basse, compatible avec cette utilisation du territoire. À titre informatif, la discussion de Nowak et Abrahamson (1993) expose une approche pour atteindre le maintien d'une communauté végétale compatible dans un corridor de transport d'électricité, par l'utilisation sélective et décroissante d'herbicides.

Le framboisier est une espèce soit préférée sinon communément broutée par le chevreuil et l'orignal (Newton *et al.* 1989). Dans l'état du Maine, une étude de préférence alimentaire saisonnière alloue les proportions suivantes de la contribution des feuilles du framboisier au régime alimentaire du chevreuil : mai et juin : 4,8 %; juillet et août : 2,6 %; septembre et octobre : 9,6 %; novembre et décembre : 1,39 % (Crawford 1982). Sur des stations défoliées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le Maine, ou coupées, ou coupées et dont les résidus de coupe ont été brûlés, Crawford *et al.* (1993) ont évalué la contribution du framboisier à l'alimentation estivale du chevreuil et de l'orignal à respectivement 7,0 % et 8,7 %. Le reste de l'alimentation du chevreuil était assuré par 34 autres espèces et par 27 autres dans le cas de l'orignal. Durant l'été, en Alaska, Wolff (1978) a estimé à 4,9 % la contribution du framboisier à l'alimentation du lièvre; cette contribution devient pratiquement négligeable (0,7 %) en dehors de la saison estivale. Au cours d'une étude de préférence alimentaire chez le castor, réalisée en Ontario, Doucet et Fryxell (1993) démontrent que le framboisier se classe au troisième rang des cinq espèces étudiées, après le peuplier faux-tremble et le lis d'eau (*Nymphaea odorata*), sur la base de mesures de matière sèche et de contenu énergétique, protéique et en sodium, fibre et lignine et aussi sur la digestibilité, exprimée par le temps de rétention de l'aliment. Une étude portant sur l'alimentation hivernale du lièvre, réalisée en Pennsylvanie par Scott et Yahner (1989), indique que le framboisier est très fréquemment brouté par cet animal, mais qu'il évite les terrains où le framboisier est très dense, probablement pour échapper aux prédateurs. Il est également reconnu que l'ours mange les feuilles et les fruits du framboisier (Ahlgren 1960), et que les gélinottes en mangent les fruits. Dans le sud-ouest de l'Alberta, Holcroft et Herrero (1991) soulignent que l'ours consomme le framboisier surtout vers la fin de la saison estivale; il lui procure alors une très importante portion de son alimentation. Ces résultats sont confirmés par ceux de Boileau *et al.* (1994) qui ont étudié l'alimentation de l'ours dans le parc de la Gaspésie et ont constaté que les fruits du framboisier sont consommés de la mi-juillet à la fin d'août.

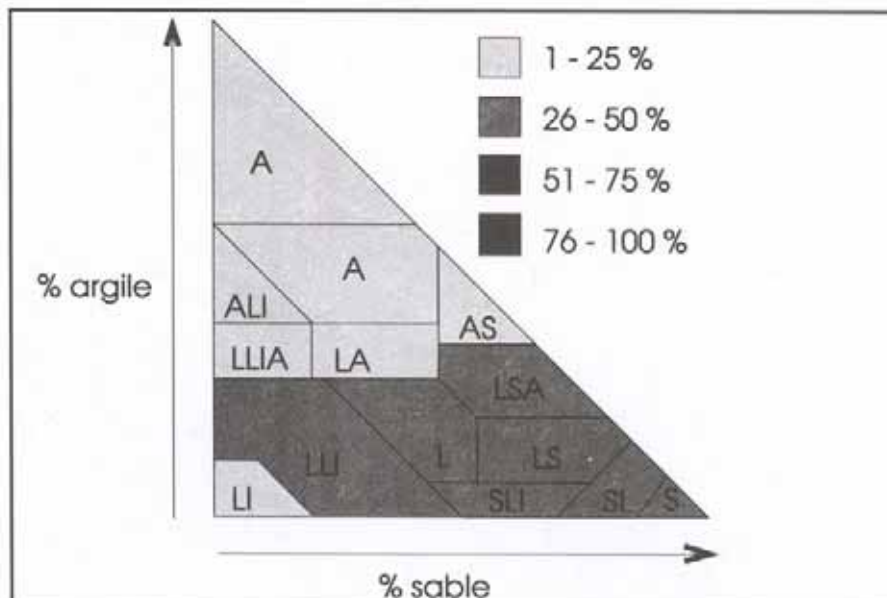
Enfin, il importe de mentionner le rôle économique que jouent certaines variétés horticoles du *Rubus idaeus* pour la production fruitière. Le framboisier est cultivé depuis au moins le quatrième siècle et a été génétiquement amélioré après les années 1800, de sorte qu'il existe aujourd'hui de très nombreuses variétés horticoles qui possèdent des caractéristiques propres de drageonnement ou de production fruitière (Popenoe 1994).

KALMIA À FEUILLES ÉTROITES

Kalmia angustifolia L.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

KALMIA À FEUILLES ÉTROITES

[ÉRICACÉES]

Kalmia angustifolia L.

Caractères diagnostiques

TAILLE : 15-100 (-120) cm de hauteur; tiges irrégulièrement ramifiées.

RAMEAUX : grêles, brun rougeâtre à gris, mats, pubérulents supérieurement, autrement complètement glabres, à section circulaire.

FEUILLES : opposées ou ternées, simples, elliptiques-lancéolées à oblongues, entières, planes, généralement obtuses, brièvement pétiolées, persistant deux ans sur le rameau, 2-5 (-9) mm de longueur; face supérieure luisante, face inférieure plus pâle, glabre à pubérulente.

FLEURS : petites, roses à pourpres, hermaphrodites, 5-7 (-12) mm de diamètre, réunies en corymbes latéraux, pédicelles et calices glanduleux-pubérulents; floraison de mai à juillet.

FRUITS : capsules globuleuses-déprimées, légèrement glanduleuses-pubérulentes, 2-5 mm de diamètre; à maturité en août-septembre.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce boréale du nord-est américain. Depuis le Manitoba jusqu'au Labrador et à Terre-Neuve, vers le sud jusqu'en Géorgie. Au Québec, l'aire du kalmia à feuilles étroites s'étend jusqu'au 54^e degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 1, 2a et 3a.

STATION. Le kalmia se retrouve particulièrement sur des sols podzoliques et participe d'ailleurs au processus de podzolisation (Damman 1971). Il peut se développer sur un sol sec, sableux, rocheux ou tout aussi bien sur une station humide, voire les tourbières (Hall *et al.* 1973). Un sol de texture grossière, bien drainé et acide, favorise la croissance du système racinaire du kalmia (Hall *et al.* 1973). Un pH trop élevé du sol et une carence en eau expliquent son aire de distribution au Canada (Hall *et al.* 1973). À l'instar d'autres éricacées (p. ex. *Calluna* spp. [Barclay-Estrup 1970]; *Rhododendron* [Gant 1978]) le kalmia forme un

couvert végétal qui résiste à la succession et peut demeurer en place sur une station pour une période de temps indéfinie (Damman 1971). Une telle situation se retrouve après une perturbation (coupe forestière, feu, chablis, épidémies).

Une étude réalisée à Terre-Neuve et portant sur l'autécologie du kalmia, montre que l'habitat idéal pour cette espèce est représenté par un peuplement clair-semé (couverture de 15 à 20 %) d'épinette noire, âgé de 40 à 45 ans et reposant sur une couche organique de 10 à 15 cm et un sol sec (Mallik 1994). Sur ces stations et comparativement à sept autres types forestiers, l'auteur a retrouvé les plus forts pourcentages de couverture du kalmia (73 %), hauteur des tiges (55 cm), nombre de tiges (283 m⁻²) et biomasse anhydre des parties aériennes (1139 g m⁻²). À l'opposé, le kalmia est le moins vigoureux sous un peuplement fermé d'épinette noire. Toutefois, le kalmia se propage rapidement après une perturbation (coupe ou feu) (Mallik 1994).

Le tableau 12 fournit les pourcentages moyens de fréquence et de couverture du kalmia en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, le kalmia est principalement associé à des origines de feu dans les régions 1, 2a et 3a et moins fréquemment à des origines naturelles dans les régions 1 et 3a et de coupe totale dans la région 2a. Il se retrouve majoritairement sur des dépôts glaciaires et moins fréquemment sur des dépôts lacustres dans les régions 1 et 2a et fluvioglaciaires dans la région 3a. Il se retrouve davantage sur des stations où un humus de type mor se développe et secondairement sur la tourbe. Ces stations sont caractérisées par un sol (horizon B) de texture grossière et moyenne où le drainage varie de bon à très mauvais.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. Il occupe plus fréquemment une station pauvre en éléments nutritifs et acide (Hall *et al.* 1973). Heikurainen (1968) à Terre-Neuve a mesuré un pH de 3,45 et des concentrations relativement basses en éléments nutritifs (N = 0,33 %, P = 0,023 % et K = 0,036 %) sur une station de kalmia et d'épinette noire. La mise en circuit annuelle des éléments nutritifs est à un niveau très bas

Tableau 12. Caractéristiques stationnelles du kalmia à feuilles étroites au Québec en regard de chaque région d'aménagement
(F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE																												
BR		54	20	91	54	20	100	52	10	109	15	10	131	49	10	112	25	10	121	43	10	121	13	10	119	12	5	109
CHT		3	10	89	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	59	0.5	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CT		9	10	107	25	10	103	18	10	163	0	0	22	10	104	21.5	10	153	16	10	107	20	5	146	38	5	117	
ES		1	10	93	3	10	123	3	10	87	0	0	2	10	102	2	5	43	1	5	77	1	5	0	0	0	0	
FR		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	124	0.5	20	1	10	141	6	5	77	9	5	66		
NA		33	10	92	18	10	103	26	5	149	85	5	144	25	10	106	50.5	10	100	39	10	129	60	10	127	40	5	131
P		0	0	0	1	20	82	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DÉPÔT																												
Dépôts glaciaires		45	20	91	44	10	104	57	10	127	45	10	117	37	10	131	32	10	117	27	10	122	65	5	118	6	5	135
D. fluvioglaciaires		8	30	76	10	30	82	2	5	63	0	0	19	20	91	7	20	111	22	10	98	3	5	1	10	85		
D. fluviales		0	0	0	1	10	93	3	10	134	0	0	1	20	104	5	10	79	1	20	29	0	0	0	0	0	0	
D. lacustres		28	10	95	20	20	94	0	0	0	0	0	3.5	10	86	2	10	111	3	10	73	7	10	89	1	5	122	
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	20	85	4	5	39	2	5	71	0	0	0	60	5	122	
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	85	0	0	0	0	0	2	5	84		
D. organiques		13	10	80	12	10	98	7	5	132	0	0	11	10	85	27	10	99	19	10	99	17	10	120	29	5	103	
D. pertes & altérations		0	0	0	0	0	0	30	10	96	55	5	89	0	0	2	5	47	1	10	0	0	0	0	0	0	0	
D. éoliens		0	0	0	1	20	71	0	0	0	0	0	2	20	84	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	99		
Substratum rocheux		3	20	71	10	20	90	0	0	0	0	0	13	10	105	19	10	89	19	10	78	8	5	67	1	5		
D. très minces (<25 cm)		3	10	102	2	20	80	1	5	0	0	0	4.5	10	113	1	10	128	5	10	107	0	0	0	0	0	0	
TYPE D'HUMUS																												
Mull		0	0	0	0	0	0	2	10	85	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	146	3	5	2	5	77		
Moder		2	10	129	4.5	10	141	2	10	157	0	0	11	10	122	7	10	189	19	10	137	7	5	84	27	5	140	
Mer		66	20	95	68	20	100	82	10	127	70	10	131	64	10	114	58	10	113	54	10	122	52	5	134	25	5	133
Tourbe		19	10	89	16	10	101	7	10	154	30	5	89	14	10	96	8	10	132	6	10	115	23	10	111	17	5	107
Animoor		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	94		
Sol organique		13	10	83	12	10	99	6	10	124	0	0	11	10	87	28	10	101	20	10	114	15	10	125	28	5	105	
Aucun		0	0	0	0.5	10	100	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5		

Tableau 12. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																																
		1				2a				2b				2c				3a				3b				4a				4b				
		F	C	CV		F	C	CV		F	C	CV		F	C	CV		F	C	CV		F	C	CV		F	C	CV						
TEXTURE DE L'HORIZON B		17	10	108	7	10	111	8	5	110	79	10	109	1	10	97	6	10	102	0	0	0	2	5										
Fine		29	10	94	28	10	108	92	10	122	21	5		33	10	130	41	10	132	27	10	112	71	5	117	16	5	122						
Moyenne		54	20	86	64	20	97	0	0	0	0	0	0	66	10	106	53	10	101	73	10	119	27	5	38	81	5	120						
Grossière																																		
DRAINAGE		0	0	0	1	20	63	0	0	0	0	0	0	1	10	98	0	0	0	1	10													
		2	30	74	4	20	85	2	5		5	5		6	20	90	4	20	70	9	20	99	4.5	5	99	0	0	0	0					
		22	20	88	30	20	91	19	20	116	0	0	0	35	10	117	17	10	131	31	10	124	4.5	5		5	5	59						
		28	20	92	28	10	104	61	10	121	25	10	166	27	10	119	21	10	113	26	10	119	10	5	84	16	5	124						
		23	10	94	15	10	93	10	5	62	55	10	133	13	10	95	22	10	130	7	10	135	35	10	115	35	5	137						
		12	10	96	10	10	94	2	20	101	10	5	94	6	10	102	9	10	123	5	10	105	28	5	51	15	5	107						
		12	10	80	12	10	100	7	5	138	5	5		12	10	92	27	10	101	20	10	119	17	10	116	28	5	104						
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	77	1	5		1	5				0	0	0	0	0					
		16																																
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		2 821	1 646				124				20				1 177				224				463				71				270			
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550	3 276				1 377				510				3 551				2 463				3 546				605				2 200			
Fréquence (%)		79	50				9				4				33				9				13				12				12			

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de séries d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

Classes de drainage:
 Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1

Perturbations d'origine:	
Feu	BR
Chablis total	CHT
Coupe totale	CT
Épidémie grave	ES
Friche	FR
Naturelle	NA
Plantation	P

comparativement à des peuplements de sapin ou d'épinette noire aptes à se développer sur les mêmes stations (Damman 1971). À Terre-Neuve par exemple, l'humus brut d'une station de kalmia atteint 293 tonnes/ha, comparativement à 87 et 65 tonnes/ha pour des peuplements d'épinette noire et de sapin, respectivement (Damman 1971). La minéralisation des litières est fortement ralentie sur une station recouverte de kalmia, rendant peu disponibles les éléments nutritifs, ce qui contribue largement à immobiliser la succession et ainsi compromettre le succès d'établissement d'une régénération forestière. Small (1972) a déterminé que le pourcentage d'azote dans les feuilles de kalmia est de 1,22 et que les pourcentages de phosphore et de potassium atteignent respectivement 0,072 et 0,49, ce qui est comparable aux teneurs retrouvées chez l'épinette noire. Il a aussi démontré que le kalmia résorbe une forte proportion de ces éléments avant la chute des feuilles, ce qui lui permet de persister dans des milieux pauvres en azote et en phosphore. Enfin, il souligne que les espèces à feuilles persistantes appartenant au milieu étudié (tourbière bombée à sphaignes), dont le kalmia, peuvent produire 135 % plus de substances courantes de la photosynthèse par unité d'azote que les espèces à feuilles décidues du même milieu, avant de les perdre par la chute des feuilles. Comparé à l'épinette noire, le kalmia en produit 95 % de plus. Ces résultats indiquent que le kalmia jouit d'une utilisation très efficace de l'azote prélevé et probablement aussi des autres éléments.

EXIGENCES EN EAU. Le kalmia se retrouve sur des stations où la disponibilité en eau est bonne.

EXIGENCES EN LUMIÈRE. Le kalmia à feuilles étroites est une espèce tolérante à l'ombre. Dans la région hudsonienne, c'est une plante de sous-bois (Marie-Victorin 1964). Le taux photosynthétique net en lumière saturante est d'environ deux fois plus élevé que chez l'épinette noire, mais demeure largement inférieur à celui mesuré chez des espèces à feuilles caduques (Small 1972). À Terre-Neuve, Mallik (1994) note que les surfaces foliaires du kalmia sont significativement plus grandes chez des individus associés à la forêt intacte, comparativement à des stations perturbées. La surface foliaire spécifique est une indication de l'efficacité photosynthétique d'une plante. En produisant des feuilles plus larges, le kalmia devient plus apte à absorber une faible intensité lumineuse.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. Le kalmia fleurit au mois de juin ou de juillet mais ses fleurs sont peu visitées par les abeilles (Heinrich 1976) parce qu'elles renferment peu de nectar (Hall *et al.* 1973); les graines sont disséminées par le vent. Dans le Rhode-Island, Ratchke (1988) a évalué, sur une période de cinq ans, que le délai entre la floraison et la fructification est de 160 jours. Les fleurs qui ne sont pas pollinisées durent plus longtemps (plus grande longévité) que les fleurs qui l'ont été. Elle note également que, durant la même période de floraison, les insectes pollinisateurs semblent préférer d'autres espèces au détriment du kalmia. À Terre-Neuve, Mallik (1994) a trouvé que les plus fortes productions de fruits du kalmia (806, 2 m⁻²) se retrouvent sur des stations coupées et brûlées d'épinette noire, suivies par des stations brûlées de pin rouge (450, 9 m⁻²); les plus faibles (10,1 m⁻²) ont été retrouvées sous un peuplement fermé d'épinette noire. Les plus fortes productions de graines totales (60 630 m⁻²) et de graines viables (40 à 50 %) se retrouvent également sur des stations coupées et brûlées d'épinette noire; les plus faibles (1824 m⁻²) se trouvent également associées à des peuplements fermés d'épinette noire, quoique la majorité (84 %) de ces graines soit viable. Bien que le phénomène demeure inexpiqué, Mallik (1994) souligne que la viabilité des graines est très faible (5 à 9 %) dans les habitats humides où la couche organique de surface est épaisse. La viabilité des graines de kalmia pourrait être réduite par des champignons qui lui sont naturellement associés, dont *Alternaria tenuis* (Singh 1976).

Le taux de germination est de 50 %, en moyenne (Jaynes 1968), bien que des échecs de la germination aient été obtenus par Hall *et al.* (1973), même après deux mois. Jaynes (1982) a par la suite mesuré un taux de germination de 22 % dans un lot de graines conservées à 40° C durant 16 ans.

Le kalmia se reproduit principalement par voie végétative. Trois méthodes ont été identifiées : le marcottage, les rejets à la base de la tige et le développement de rhizomes, ce qui rend cette espèce plus résiliente que d'autres éricacées à la suite de perturbations (Mallik 1993). Le marcottage est plutôt marginal chez cette espèce et ne se rencontre que chez des individus âgés et dans des habitats non perturbés, contrairement aux rejets et au développement des rhizomes. Mallik (1993) reconnaît trois types de système de rhizomes (primaire, secondaire et tertiaire) chez le kalmia, les rhizomes secondaires contribuant le plus à la reproduction végétative. En moyenne, un plant âgé de cinq ans peut produire 36 rhizomes secondaires

atteignant une longueur totale de 750 cm, chacun pouvant mesurer de 7 à plus de 100 cm. Ce n'est que la deuxième année que des rhizomes tertiaires seront formés. Les rhizomes secondaires et tertiaires se développent d'abord horizontalement avant de surgir hors du sol, pour développer une dominance apicale et former une tige. Plus rarement, ils peuvent poursuivre leur croissance souterraine et développer des rejets à partir de bourgeons dormants. L'auteur a dénombré 52 rhizomes secondaires et 22 rhizomes tertiaires sur un plant de *kalmia* âgé de cinq ans. Au Nouveau-Brunswick, Flinn (1981) a mesuré que la profondeur moyenne des rhizomes du *kalmia* atteint 8 cm dans un sol minéral et 31 cm dans une tourbière (Flinn et Wein 1977).

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. La hauteur maximale que peut atteindre un *kalmia* est d'un mètre là où l'approvisionnement en eau et en éléments nutritifs est suffisant (Hall *et al.* 1973). La croissance en longueur de certains rhizomes secondaires peut atteindre près d'un mètre en une seule année (Mallik 1993).

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. La coupe du peuplement forestier favorise le développement du *kalmia*, souvent déjà présent sous le couvert (Hall 1955). Richardson (1979) souligne la faible probabilité d'invasion d'un parterre de coupe par le *kalmia*, s'il était absent du peuplement avant la coupe; à l'inverse, il peut envahir facilement la station après une coupe s'il était présent. À Terre-Neuve, van Nostrand (1971) a suivi le développement du *kalmia* après la coupe par bandes d'un peuplement d'épinette noire âgé de cent ans et croissant sur un sol bien drainé. Avant la coupe, le *kalmia* était présent en faible densité, se retrouvant en tiges isolées, distribuées sur le parterre. Le pourcentage de places d'études qui supportent le *kalmia* est passé de 30 % immédiatement après la coupe à 85 % après 15 ans; la fréquence de l'épinette noire était deux fois moindre là où la station était associée au *kalmia*. De la même manière, en Nouvelle-Écosse, Wall (1982) a mesuré de fortes augmentations dans la fréquence de places d'études occupées par le *kalmia*, au cours des huit années qui ont suivi la coupe de peuplements d'épinettes noire, rouge et blanche associées au sapin baumier.

FEU. À la suite des deux incendies survenus en 1938 et 1941 dans le bassin de la rivière York, en Gaspésie, le *kalmia* a progressivement fait son apparition, principalement au cours de la période 1951-1971. En outre, l'auteur de cette étude (Gagnon 1973) souligne la très lente évolution de la végétation sur ces stations.

Au Nouveau-Brunswick, MacLean et Wein (1977b) ont réalisé un inventaire de la végétation dans 12 peuplements de pin gris et 11 peuplements mixtes, représentant une chronoséquence de respectivement 13 à 57 ans et 7 à 37 ans; tous les peuplements se sont développés après des feux. Il appert que le *kalmia* forme une portion très importante (5 à 50 % de couverture) du cortège des espèces associées aux peuplements de pin gris, alors qu'il est peu fréquent dans les peuplements mixtes.

Une vaste étude portant sur la maîtrise du *kalmia* a été entreprise à Terre-Neuve en 1974 par Richardson (1979). Parmi les méthodes expérimentées, un brûlage dirigé a été effectué sur des parcelles envahies par le *kalmia* (50 % de couverture et 165 tiges/m²). Bien que le feu ait éliminé toutes les tiges de *kalmia*, la résurgence a été très rapide (quelques mois) et fort abondante. L'auteur a dénombré 230 tiges/m² à l'automne de 1974 (quelques mois après le feu) et 216 tiges/m² à l'automne de 1977. Trois saisons de croissance après la mise en terre de plants d'épinette noire dans ces parcelles, seulement 3 % sont considérés vivants et en santé alors que 80 % sont vivants mais déficients et que le reste est mort. La résurgence rapide du *kalmia* après un feu pourrait être attribuable au fait que cette espèce maintient dans le sol une banque séminale importante que le feu ne peut détruire complètement (Mallik 1994).

Une autre étude, cette fois conduite à l'Institut forestier national de Petawawa, a été réalisée pour connaître les patrons d'envahissement de la végétation à la suite du brûlage des résidus de coupe sur des stations de pin gris. Contrairement à l'étude précédente, le *kalmia* n'est que modérément représenté sur ces stations. Deux ans après le brûlage, les parcelles brûlées comptent 4,2 individus/m², représentant une couverture de 0,5 % et une fréquence de 18 %; les parcelles témoins avaient 8,4 individus/m², représentant une couverture de 1,0 % et une fréquence de 44 % (Tellier 1994). Bien qu'il y ait eu une certaine progression du *kalmia* entre la première et la seconde année, tant sur les parcelles brûlées que sur les témoins, ces résultats indiquent que cette technique permet de restreindre l'établissement du *kalmia* après la coupe, lorsque celui-ci n'est que peu présent avant la coupe. Au Labrador, Foster (1985) a trouvé que la fréquence du *kalmia* a décru au cours des cinq années qui ont suivi un feu survenu dans une pessière noire à *Pleurozium*. Alors qu'avant le feu la fréquence était à 22,2 %, elle a décru à seulement 5 % après cinq ans.

Lors d'une expérience réalisée en serre, Mallik (1991) a obtenu des rejets de *kalmia* plus robustes et ayant un poids sec plus élevé que les témoins, huit mois

après une coupe seule ou suivie d'un brûlage. Des résultats semblables ont été obtenus par Prévost (1994), quoiqu'il ait aussi démontré que des semences d'épinette noire germent en plus grand nombre sur une litière de kalmia brûlée plutôt qu'intacte mais la croissance demeure faible. L'auteur attribue cette croissance à une faible disponibilité des éléments nutritifs, à des effets allélopathiques et à la compétition exercée par la résurgence vigoureuse du kalmia. Enfin, Flinn (1981) au Nouveau-Brunswick a observé une forte reprise du kalmia au cours des cinq années qui ont suivi des brûlages dirigés, principalement lorsqu'ils sont effectués au printemps et à l'été. Il est susceptible de survivre à des feux de forte intensité, en raison de la profondeur de ses organes de reproduction végétative (Flinn et Wein 1977).

PRÉPARATION DU TERRAIN. La préparation mécanique du terrain augmente le nombre de tiges de kalmia; même si le rhizome est coupé, il continue à croître et à produire des drageons (Hall 1963). Toutefois, Mallik (1991) note qu'un rotoculteur passé dans l'humus de kalmia peut endommager suffisamment les rhizomes pour inhiber la repousse. Toutefois, cet auteur reconnaît que la mise en application d'une telle technique est peu réaliste (Mallik 1994). À la suite d'une coupe, ce même auteur recommande de procéder très rapidement à une préparation du terrain et à la plantation pour ainsi remettre au plus tôt la station en production forestière et éviter de la perdre durant de nombreuses décennies au profit du kalmia.

Lors d'essais de coupe par bandes réalisés à Terre-Neuve, van Nostrand (1971) a trouvé que la fréquence du kalmia tout comme sa couverture dans les places d'étude sont demeurées les mêmes que le sol ait été scarifié ou non.

Une étude portant sur la maîtrise du kalmia réalisée par Richardson (1979) montre qu'une scarification effectuée avec des barils et chaînes (perturbation en profondeur de la couche d'humus) a conduit à de très bons résultats. Avant le traitement, les stations comptaient en moyenne 160 tiges/m² de kalmia seulement 34 après quelques mois et 96 tiges/m² après trois saisons de croissance, comparativement à 137 chez le témoin. La survie et la croissance de semis d'épinette noire ont bénéficié de ce traitement au cours des trois saisons de croissance. Bien qu'il ne l'ait pas expérimenté, Richardson (1979) suggère d'effectuer un chaulage pour augmenter le pH de la station au-dessus de l'optimum nécessaire au développement du kalmia et de le combiner à une scarification. De même, Prévost (1994) a trouvé, au cours de ses expériences en serre, que le pH de surface diminue après une scarification.

L'étude réalisée à l'Institut forestier national de Petawawa (voir section précédente) a aussi vérifié l'effet d'un scarifiage (scarificateur à disques) sur la végétation. Deux ans après le scarifiage, les parcelles scarifiées comptent 3,4 individus/m², représentant une couverture de 1,0 % et une fréquence de 51 %; les parcelles témoins avaient 8,4 individus/m², représentant une couverture de 1,0 % et une fréquence de 44 % (Tellier 1994). Bien qu'il y ait eu une certaine progression du kalmia entre la première et la seconde année après le traitement, sur les parcelles tant scarifiées que témoins, ces résultats indiquent qu'un scarifiage aide à restreindre l'établissement du kalmia après la coupe, lorsque celui-ci n'est que peu présent avant celle-ci.

DÉGAGEMENT MANUEL. Le dégagement manuel ne maîtrise pas le kalmia (Hall *et al.* 1973). Huit mois après la coupe de tiges de kalmia, Mallik (1991) a dénombré une quantité de rejets équivalente à celle qui prévalait avant la coupe. Ces rejets avaient même une biomasse significativement plus grande que celle du témoin.

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. La pulvérisation de 2,4-D peut maîtriser un jeune couvert de kalmia (Trevett 1961) mais n'est pas efficace pour un couvert âgé (10 à 15 ans). Avant l'application de 2,4-D sur des parcelles expérimentales, Richardson (1979) dénombrait 141 tiges/m² de kalmia, et 114 tiges/m² après trois saisons de croissance; cette dernière valeur est équivalente à celle du témoin, ce qui indique que le 2,4-D est très peu efficace pour maîtriser le kalmia. Toutefois, Richardson (1979) a obtenu de bons résultats par une application de 2,4-D suivie d'une scarification légère; ce traitement a donné des résultats comparables à ceux mentionnés pour une préparation de terrain par barils et chaînes.
- Hexazinone. Le kalmia peut être maîtrisé par l'hexazinone. Un traitement printanier utilisant des doses de 1,5 à 3,0 kg/ha d'hexazinone dans des bleuetières en Nouvelle-Écosse a conduit à une excellente maîtrise du kalmia, en plus d'augmenter le rendement de l'espèce cultivée (*Vaccinium angustifolium*) (Jensen et Kimball 1985). Dans le Maine, Ismail et Yarborough (1982) notent une susceptibilité variable du kalmia présent dans des bleuetières, à l'hexazinone appliqué à des doses variant de 1,1 à 9 kg/ha. Trois semaines après l'application de *Velpar*, Mallik (1990) a noté l'apparition d'un nouveau feuillage.

- Glyphosate. Le glyphosate ne maîtrise pas le kalmia, même à une dose de 7 l/ha (Mallik 1990).
- Triclopyr. Le triclopyr peut maîtriser le kalmia (Mallik 1990).

Interférence avec les espèces cultivées

Le kalmia à feuilles étroites est reconnu pour inhiber la régénération de l'épinette noire par des substances allélopathiques (Peterson 1965, Mallik 1987, Mallik et Newton 1988). Les feuilles renferment une substance qui entrave directement la croissance des racines primaires de l'épinette noire (Peterson 1965). Des acides phénoliques (huit ont été identifiés) sont responsables de l'effet allélopathique du kalmia à l'endroit de la croissance racinaire de l'épinette noire, d'autant que le milieu de croissance est acide (Zhu et Mallik 1994).

Des bryophytes (*Sphagnum*, *Mnium*, *Pleurozium schreberi* et *Cladonia* spp.) sont souvent associées à des stations envahies par le kalmia, et peuvent aussi accentuer le problème de la régénération de l'épinette noire et la croissance d'individus en place. La porosité, souvent élevée, de la matière organique de surface peut devenir un milieu défavorable à la germination de graines par effet osmotique (McEwen 1966). De plus, la croissance verticale des sphaignes force l'épinette noire à développer un système racinaire toujours plus profond, ce qui entraîne une réelle stagnation ou cessation de sa croissance; ce fait a été mis en lumière par McEwen (1966) qui a déterminé l'âge réel de plants d'épinette noire non pas à leur base actuelle, mais à une certaine profondeur (20 à 22 cm) sous la surface; les racines horizontales les plus basses et les plus âgées meurent au fur et à mesure de la croissance verticale des sphaignes. Au Japon, Nakamura (1992) a aussi démontré que la régénération de conifères peut être inhibée par la présence de bryophytes (*Hylocomium splendens* et *Pleurozium schreberi*), selon la morphologie des graines et des jeunes semis et la structure des communautés de bryophytes.

En plus de ses effets néfastes sur la régénération forestière, une présence trop importante du kalmia nuit sérieusement à la productivité fruitière de bleuetières, résultat d'une compétition directe, d'un pH trop bas et d'une faible disponibilité du phosphore assimilable dans l'horizon organique (Bouchard 1986). Au Saguenay – Lac-Saint-Jean, le kalmia est présent dans la majorité des bleuetières (Bouchard 1986). De plus, cet auteur note que lorsque le pH de la couche organique passe de 4,3 à 4,8, la productivité fruitière

passse de la cote « très pauvre » à « très bonne » et le phosphore disponible de cette couche passe de 40 à 120 kg/ha.

Un envahissement du kalmia sur le parterre de coupe diminue considérablement le taux de germination et de survie des conifères. La stabilité et donc la résistance à la succession de stations envahies par le kalmia sont le résultat :

1- d'une inhibition de la minéralisation des litières (accentuée d'ailleurs par les conditions d'acidité) et une accumulation d'éléments nutritifs sous des formes non disponibles (Damman 1971);

2- des effets allélopathiques du kalmia à l'endroit de l'épinette noire.

La figure 3 résume les effets néfastes que peut avoir le kalmia et explique aussi le fort ralentissement de la succession qui résulte de sa présence. Ce ralentissement est responsable de pertes de la capacité de régénération et de croissance (production) forestière sur de grandes superficies et pour plusieurs décennies.

Rôle dans l'écosystème

Le kalmia à feuilles étroites s'est avéré vénéneux pour les moutons et les bestiaux (Muenscher 1952). Par contre, il sert d'habitat au lagopède des saules (Peters 1958). Le cerf de Virginie en enclos sur des stations en régénération au Nouveau-Brunswick a brouté le kalmia mais suivant un facteur de préférence de cinq fois inférieur au broutage d'*Amelanchier* spp. et de *Salix* spp. (Drolet 1974). Dans l'état du Maine, Crawford (1982) a mesuré qu'au début du printemps, à la fonte de la neige, et à la fin de l'automne, les feuilles contribuent pour respectivement 4,7 % et 2,6 % du régime alimentaire du chevreuil. Il semblerait que l'orignal ne broute pas le kalmia (Thompson et Mallik 1989).

Une étude réalisée à Terre-Neuve soulève l'hypothèse que lorsque les orignaux broutent le sapin baumier en régénération, la quantité de lumière disponible à la croissance et à l'établissement du kalmia s'accroît, ce qui produit alors des effets nuisibles sur la régénération des conifères (Thompson et Mallik 1989).

Tant le ralentissement de la succession qu'il provoque que la faible taille du kalmia font que cette espèce est intéressante dans les corridors de transport d'électricité (Niering et Goodwin 1974).

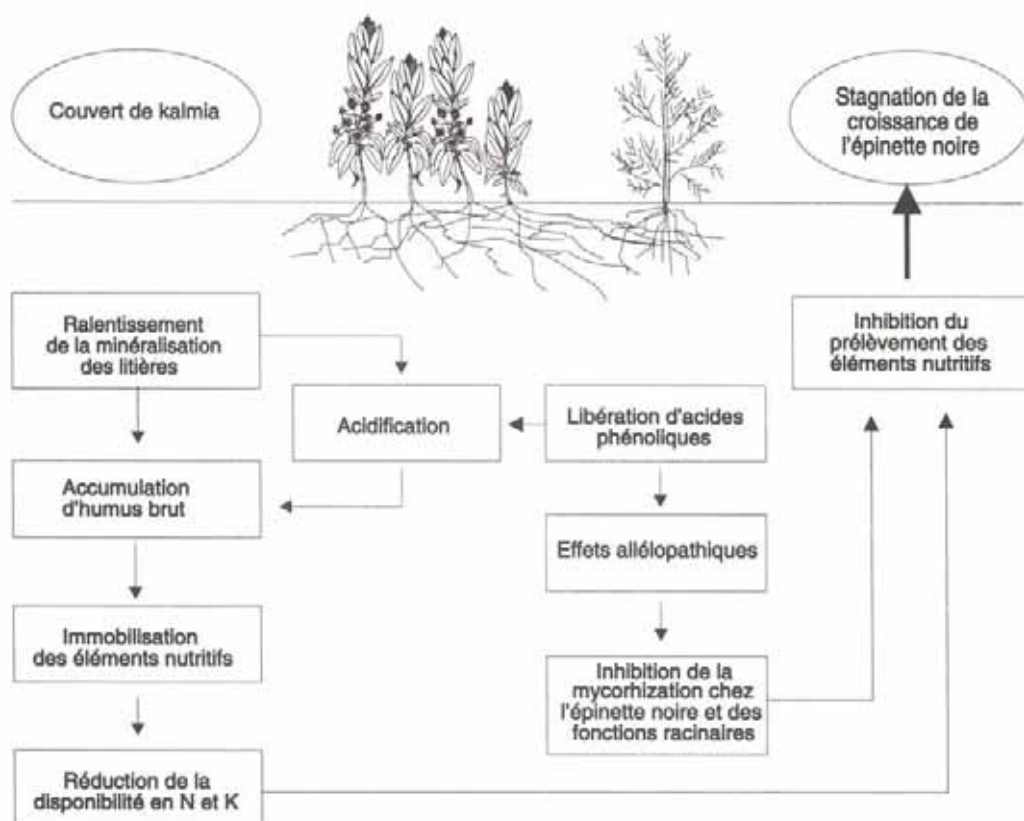
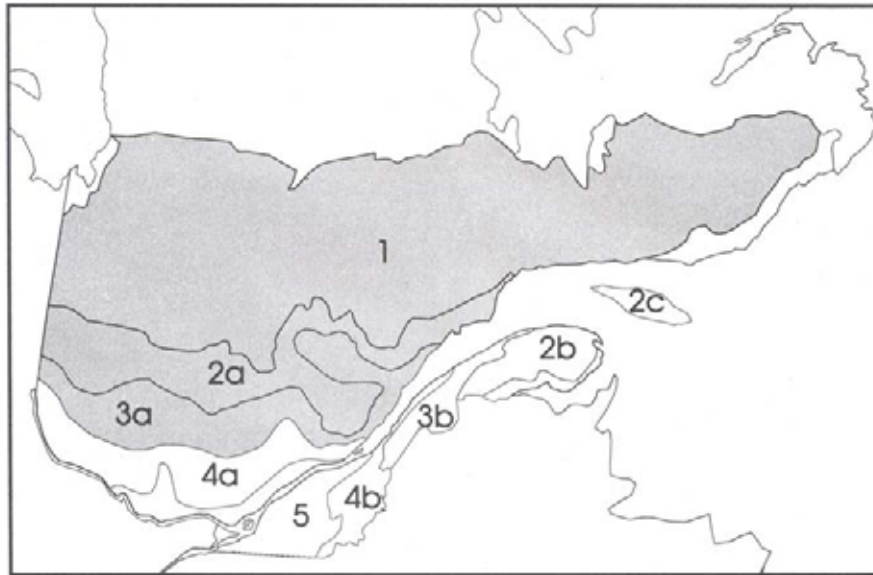


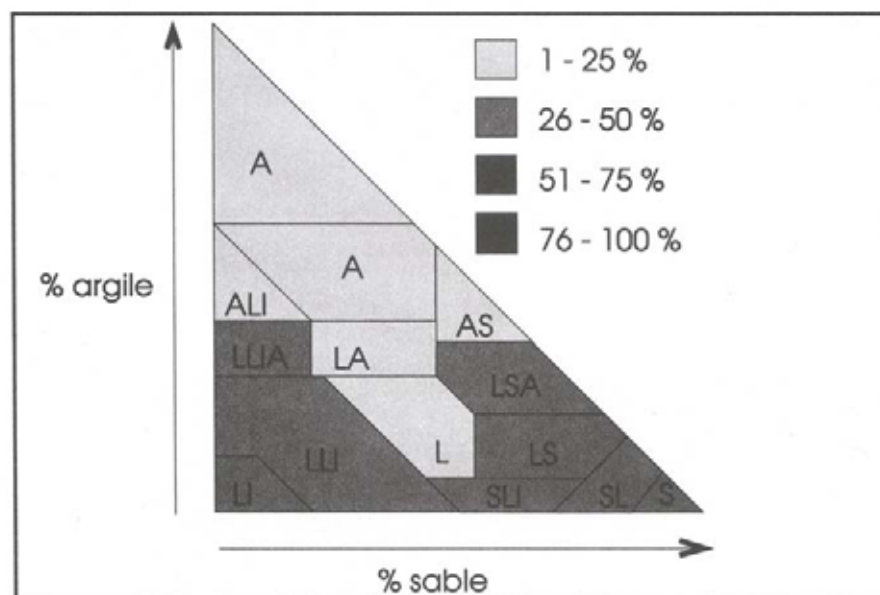
Figure 3. Effets potentiels d'un couvert de kalmia sur certains processus de l'écosystème et susceptibles de conduire à un sérieux ralentissement de la succession sur plusieurs décennies, compromettant le succès d'établissement d'une régénération forestière.

LÉDON DU GROENLAND

Ledum groenlandicum Oeder



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

LÉDON (THÉ DU LABRADOR)

[ÉRICACÉES]

Ledum groenlandicum Oeder

Caractères diagnostiques

TAILLE : 30-100 (-120) cm de hauteur; tiges irrégulièrement ramifiées.

RAMEAUX : grêles, brun rougeâtre, luisants, presque complètement obscurcis par un tomentum brun-roux supérieurement, glabres à glabrescents inférieurement.

FEUILLES : alternes, simples, oblongues à linéaires-oblongues, entières et à marges fortement révolutes, obtuses, sessiles ou brièvement pétiolées, persistant deux ans sur le rameau, 2-5 cm de longueur; face inférieure densément rousse tomenteuse.

FLEURS : petites, blanches, hermaphrodites, 8-10 mm de diamètre, réunies en glomérules ombelliformes terminaux; floraison en mai-juin.

FRUITS : capsules subcylindriques, étroites, 5-6 mm de longueur, longuement pédonculées; à maturité en juillet-août.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce boréale nord-américaine. Depuis l'Alaska jusqu'au Groenland et à Terre-Neuve et vers le sud, jusqu'en Pennsylvanie et dans l'état de Washington. Au Québec, l'aire du lédon du Groenland s'étend jusqu'au 60° degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 1, 2a et 3a.

STATION. Le lédon se retrouve particulièrement sur des stations humides comme les tourbières à sphaignes (Vitt et Slack 1975). Il occupe plus fréquemment les sols à texture moyenne que le groupe à texture fine. Il croît très bien sur les sols organiques. Il est généralement associé à des peuplements ouverts et nordiques d'épinettes noire ou blanche et de mélèze (Hustich 1951, Corns 1983). Dans le nord de l'Ontario, Munson et Timmer (1989a) ont montré que les stations à lédon et sphaignes ont un rapport élevé du carbone sur l'azote (40), un pH faible (3,3) et une faible disponibilité en azote (0,94 %) et en phosphore (0,06 %). Même à la suite d'opérations de coupe forestière, l'azote minéralisable demeure très faible sur ces stations (Munson et Timmer 1991).

Le tableau 13 fournit les pourcentages moyens de fréquence et de couverture du lédon en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, le lédon est principalement associé à une origine de feu et moins fréquemment à une origine naturelle dans les régions 1 et 3a ou une origine de coupe totale dans la région 2a. Il se retrouve, en ordre décroissant d'importance, sur des dépôts glaciaires, lacustres et organiques dans les régions 1 et 2a et sur des dépôts glaciaires, organiques et fluvioglaciaires dans la région 3a. Il est principalement associé à des stations où un humus de type mor ou une tourbe se développe, parfois un sol organique. Ces stations sont caractérisées par des sols (horizon B) de texture grossière et moyenne où le drainage varie de bon à très mauvais.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. Il croît généralement sur des stations acides (Stanek et Orloci 1987) et pauvres en azote (Reader 1980). Le lédon n'est que peu dépendant de ses réserves en N et P accumulées pour assurer une nouvelle croissance; les exigences des parties aériennes en ces éléments sont satisfaites de 71 à 79 % par le prélèvement (Chapin 1983). Les concentrations foliaires d'une nouvelle feuille de lédon sont d'environ 1,7, 0,6 et 0,15 % en N, K et P, respectivement; en vieillissant (après environ trois mois), ces concentrations diminuent à respectivement 1,5, 0,3 et 0,1 %, pour la période hivernale; au début de la seconde saison de croissance, ces concentrations diminuent à nouveau, en raison d'une exportation des produits courants de la photosynthèse et d'éléments nutritifs vers les autres parties de la plante (Reader 1978). Prudhomme (1983) a trouvé un patron semblable pour la concentration en azote foliaire. Pour sa part, Small (1972) a mesuré une concentration foliaire moyenne en N, K et P, de 1,41, 0,64 et 0,086 % respectivement.

Dans une tourbière bombée à sphaignes, Small (1972) note que les espèces à feuilles persistantes, dont le lédon, peuvent produire 135 % plus de substances courantes de la photosynthèse par unité d'azote que les espèces à feuilles décidues du même milieu, avant de les perdre par la chute des feuilles. Comparé à l'épinette noire, le lédon en produit 190 % de plus. Ces résultats indiquent que le lédon jouit d'une utilisation très efficace de l'azote prélevé et probablement

Tableau 13. Caractéristiques stationnelles du lédon du Groenland au Québec en regard de chaque région
(F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%); CV: Coefficient de variation (%)) de la couverture

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE																												
BR		51	20	81	47	10	107	41	5	165	14	5	100	45	10	124	13	10	110	27	10	105	10	5	63	7	5	89
CHT		3	30	62	0	0	0	1	5	0	0	0	1	10	113	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CT		11	20	93	30	20	97	12	5	93	3	5	24	10	106	20	5	128	19	10	109	16	5	64	43	5	133	
ES		1	10	102	3	10	101	3	5	94	0	0	1	10	120	1	5	3	10	165	3	5	0	0	0	0	0	
FR		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	99	0	0	0	0	0	0	6	5	94	2	5		
NA		34	30	65	19	20	100	43	5	158	83	5	165	28	20	93	66	10	154	51	10	129	65	10	159	48	10	190
P		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DÉPÔT																												
Dépôts glaciaires		39	20	81	40.5	10	110	55	5	125	38	5	119	32	10	127	31	5	98	15	5	108	44	10	133	6	5	
D. fluvioglaciaires		7	20	82	8	10	105	1	5	0	0	0	18	10	126	2	5	12	10	86	0	0	0	0	1	5		
D. fluviales		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	10	91	1	5	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	
D. lacustres		34	30	79	24	10	101	0	0	0	0	0	5	20	74	1	5	9	10	92	13	5	50	0	0	0	0	
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	7	5	11	10	99	1	5	3	5	80	0	0	0	0	0	32	5	91	
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5		
D. organiques		14	40	49	15.5	20	75	19	10	108	14	5	19	20	89	62	10	141	46	10	112	34	10	171	61	10	186	
D. pentes & altérations		0	0	0	0	0	0	23	5	56	41	5	88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
D. éoliens		0	0	0	0.5	10	64	0	0	0	0	0	2	10	180	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Substratum rocheux		3	20	70	9	10	110	0	0	0	0	0	9	10	107	2	5	13	10	109	9	5	0	0	0	0	0	
D. très minces (<25 cm)		3	20	94	2	10	115	3	5	94	0	0	3	10	121	0	0	2	5	99	0	0	0	0	0	0	0	
TYPE D'HUMUS																												
Mull		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Modér		2	10	140	5	10	158	1	5	0	0	0	6	10	112	4	5	77	8	5	153	3	5	11	5	90		
Mar		62	20	87	59	10	111	69	5	153	45	5	142	53	10	126	21	5	168	35	10	110	44	10	146	13	5	88
Tourbe		21	40	58	21	20	92	12	10	146	41	5	189	23	20	83	12	5	149	10	10	130	22	10	152	14	5	91
Annuaire		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5		
Sol organique		15	40	51	15	20	76	17	10	142	14	5	18	20	87	63	10	139	47	10	117	31	10	193	61	10	183	
Aucun		0	0	0	1	5	143	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	

Tableau 13. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1		2a		2b		2c		3a		3b		4a		4b		5										
		F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV							
TEXTURE DE L'HORIZON B																												
Fine		23	30	84	12	20	106	17	5	44	78	5	149	1	20	94	4	30	5	10	85	6	5	0	0	0		
Moyenne		31	20	78	31	10	113	81	5	161	22	5	59	31	10	131	50	5	69	21	5	69	81	10	87	19	5	38
Grossière		46	20	83	57	10	105	2	5		0	0	0	68	10	112	46	5	71	75	10	92	13	5	81	5	45	
DRAINAGE																												
0		0	0	0	1	10	73	0	0	0	0	0	0	1	10	51	0	0	0	0	0	3	5	0	0	0	0	
1		2	10	91	2	10	117	0	0	0	0	0	0	4	10	131	0	0	0	7	10	93	6	5	0	0	0	
2		17	20	92	21	10	112	23	5	169	3	5		22	10	142	0	0	0	10	10	118	0	0	0	1	5	
3		26	20	87	27	10	113	36	5	89	10	5		21	10	118	10	5	82	15	5	127	0	0	0	6	5	80
4		25	20	76	18	10	107	13	5	70	52	5	151	21	10	99	14	5	74	8	10	105	19	5	56	16	5	83
5		15	20	58	15	20	87	8	10	107	24	5	96	10	20	94	13	5	187	9	10	122	38	10	128	17	5	92
6		14	20	49	16	20	78	20	10	134	10	5	99	20	20	83	62	10	125	47	10	117	34	10	162	60	10	183
16		0	0	0	1	20	56	0	0	0	0	0	0	1	10	107	0	0	0	3	10	86	0	0	0	0	0	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		2	948	1	527	75	29	29	670	94	155	32	88															
Nombre total de points d'observation pour la région		3	550	3	276	1	377	510	3	551	2	463	605	2	200													
Fréquence (%)		83	47	5	6	19	4	5	4																			

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de vitées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

aussi des autres éléments. À l'intérieur du milieu étudié par Small (1972), le lédon est de loin l'espèce qui présente l'utilisation la plus efficace de l'azote prélevé.

La conservation d'une feuille sur deux saisons de croissance permet à la plante d'avoir un patron constant de prélèvement d'éléments nutritifs au cours de la saison et une exigence moindre qu'une espèce à feuilles caduques (Chapin et Tryon 1983).

Dans le nord du Québec, près de Schefferville, Moore (1984) a étudié le taux de décomposition d'une litière de lédon, sur une période de deux ans. Après 244 jours, l'auteur a établi un taux annuel de perte de masse de 75 à 87 %, dont la majeure partie se perd au cours des mois d'hiver (de septembre à juin). Le potassium est l'élément le plus rapidement libéré (de 10 à 20 % de la teneur originale en K demeure après deux ans), suivi par le calcium et le magnésium (de 15 à 20 % de la teneur originale en Ca et Mg demeure après deux ans) et ensuite par le phosphore qui est majoritairement libéré au cours du premier hiver (environ 70 % de la teneur originale en P demeure après deux ans). Après deux ans, les feuilles du lédon n'ont affiché qu'une faible accumulation de l'azote, ce qui est attribuable au rapport initial du carbone sur l'azote (39) qui, après cette période, s'est abaissé significativement, ce qui indique qu'un certain niveau de minéralisation de l'azote a été atteint (Moore 1984).

EXIGENCES EN EAU. Le lédon se développe sur des sols humides à très humides (Jeglum 1974). Il s'accommode bien d'une station où l'eau est stagnante ou d'une nappe phréatique élevée. Certaines caractéristiques foliaires particulières à cette éricacée (par exemple, une cuticule épaisse et une forte pubescence abaxiale) peuvent être le résultat de contraintes édaphiques comme une faible disponibilité en eau durant l'hiver (Reader 1979).

EXIGENCES EN LUMIÈRE. Le lédon est une espèce intolérante à l'ombre (Bakuzis et Hansen 1959). La longévité des feuilles n'est pas influencée par un ombrage imposé (Reader 1980). Le taux photosynthétique net en lumière saturante est d'environ trois fois plus élevé que chez l'épinette noire et se compare à celui des espèces à feuilles caduques (Small 1972). Le lédon qui se développe en milieu d'altitude présente un taux photosynthétique supérieur à celui mesuré chez le lédon en milieu de tourbière, résultat d'une adaptation à des saisons de croissance plus courtes,

une concentration en CO₂ atmosphérique plus faible et à de plus basses températures en milieu alpin qu'en milieu de tourbières (Riebesell 1981). Cette adaptation du lédon à des milieux alpins permet à l'espèce d'augmenter son taux de survie dans ces environnements.

Pour le Minnesota, Bakuzis et Hansen (1959) ont classé les exigences relatives du lédon suivant une échelle de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée). Les valeurs obtenues pour l'eau, les éléments nutritifs, la chaleur et la lumière sont respectivement de 4,9, 1,0, 1,0 et 5,0.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. La floraison a lieu de la fin mai à la fin de juin et les fleurs sont visitées par des abeilles et des mouches (Pojar 1974, Heinrich 1976). Parmi cinq éricacées étudiées dans le sud de l'Ontario, Reader (1975) a trouvé que le lédon reçoit la plus grande diversité d'insectes pollinisateurs. Les fleurs sont blanches, ont peu de nectar et une odeur prononcée (mesure subjective) (Pojar 1974). L'espèce produit un grand nombre de semences chaque année; une fleur produit plus de 50 graines (Karlin et Bliss 1983), qui sont dispersées par le vent (Pojar 1974). La longévité des graines est médiocre; elles perdent leur capacité de germination après un an. Karlin et Bliss (1983) ont mesuré 58 % de germination chez des semences âgées de un mois, et 16 % chez des semences âgées de 13 à 22 mois. Le temps nécessaire pour atteindre un maximum de germination augmente avec l'âge des graines. Une période de stratification à l'eau froide d'environ 30 jours est indispensable pour atteindre un taux maximum de germination (Calmes et Zasada 1982, Karlin et Bliss 1983). Les conditions idéales pour favoriser la germination et l'établissement du lédon comprennent un pH d'environ 5,5, des températures de jour supérieures à 17° C, de la lumière et une humidité constante (Karlin et Bliss 1983). La germination des graines du lédon est maximale à un pH du substrat de 3,5 à 5,5, mais la survie est maximale à un pH de 5,5. Sur un substrat basique, la germination et la survie sont fortement réduites. Une germination maximale est atteinte à un régime de température de jour et de nuit de 25° C et de 8° C, respectivement. Une pleine lumière est nécessaire à la germination des graines du lédon et un environnement riche en rouge lointain inhibe la germination (Karlin et Bliss 1983), ce qui indique qu'un ombrage serait défavorable. Cela explique pourquoi le lédon ne se retrouve que rarement sous un peuplement forestier (La Roi 1967).

Le faible taux de croissance du semis associé à de courtes périodes favorables à cette croissance expliquent le faible taux de recrutement par des semis; cette espèce prend place davantage par reproduction végétative.

Le lédon se reproduit végétativement par ses tiges aériennes qui, lorsqu'elles viennent en contact avec des mousses, en sont recouvertes, forment des racines et de nouvelles tiges aériennes (Calmes et Zasada 1982); ce mode est tout à fait comparable au marcottage de l'épinette noire. Les parties souterraines se situent généralement entre 15 et 20 cm sous la surface, mais n'exploitent pas le sol minéral sous la couche d'humus (Calmes et Zasada 1982). Des boutures de tiges de lédon peuvent former des racines (Holloway et Zasada 1979).

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. Le lédon conserve ses feuilles durant deux saisons de croissance. Quarante pour cent des feuilles tombent au mois d'août tandis que la majorité tombent l'année suivante au mois de septembre (Reader 1980). Ainsi, trois classes d'âge de feuilles se retrouvent en même temps durant la saison de croissance: les feuilles nouvellement produites, les feuilles produites l'année précédente et les feuilles âgées de deux ans (Prudhomme 1983). À la fonte de la neige, les feuilles sont brunes et redeviennent vertes après environ deux semaines. L'élongation des tiges débute à la fin de juin pour se terminer au début d'août (Prudhomme 1983).

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. Compte tenu des exigences élevées en lumière de l'espèce et de son occurrence sur des stations qui supportent des peuplements ouverts, la coupe de ces derniers favorisera l'occupation par le lédon.

FEU. Le lédon s'installe facilement après le passage du feu dans la zone de la forêt boréale ou subarctique (Rowe 1983). Un feu de faible intensité a comme conséquence d'augmenter la prolifération de l'espèce (Viereck 1983, Dyrness et Norum 1983). Au Nouveau-Brunswick, Flinn (1981) a constaté une augmentation de la croissance du lédon qu'après un feu d'été. Un feu en profondeur peut endommager gravement les systèmes racinaires et retarder la venue du lédon (Ahlgren 1960). Toutefois, Flinn et Wein (1977) soulignent que des espèces, dont le lédon, qui ont un système de reproduction végétative situé à 25 cm de profondeur sont les plus susceptibles de survivre à un feu de forte intensité. À la suite des feux survenus en

1938 et 1941 dans la région de la rivière York, en Gaspésie, le lédon n'est apparu dans aucun des relevés de la végétation, résultat d'un faible taux d'acidité des sols calcaires du brûlis (Gagnon 1973). Le lédon est une espèce facilement inflammable qui dégage beaucoup de chaleur durant la combustion et qui participe activement à la propagation du feu (Auclair 1983).

PRÉPARATION DU TERRAIN. Cet aspect n'est pas abordé dans la littérature scientifique consultée.

DÉGAGEMENT MANUEL. Des renseignements à ce sujet n'ont pas été retrouvés dans la littérature scientifique consultée. Toutefois, Reader (1978) souligne que la perte prématurée de feuilles matures survenue à la suite d'une défoliation artificielle réduit de façon significative la croissance des nouvelles pousses de lédon.

DÉGAGEMENT CHIMIQUE. Très peu d'études abordent ce thème.

- 2,4-D. Le lédon peut être maîtrisé par l'application du 2,4-D (Chemagro Corporation 1953). Jensen et North (1987) notent que le 2,4-D utilisé dans des bleuetières en octobre conduit à une certaine maîtrise du lédon.
- Hexazinone. D'après Jensen et North (1987), le lédon serait plutôt résistant à cet herbicide.
- Glyphosate. Il faut une quantité élevée de glyphosate pour maîtriser le lédon. La maîtrise a été effective durant trois ans avec un taux de 3,36 kg i.a./ha (Anonyme 1988).

Interférence avec les espèces cultivées

Le lédon se montre compétitif envers l'épinette noire pour l'azote et le phosphore. Dans le nord de l'Ontario, Munson et Timmer (1989a) ont montré que des semis d'épinette noire plantés sur des stations à lédon et sphaignes ont connu de faibles taux de croissance, en raison d'une trop faible disponibilité de l'azote sur ces stations où le rapport du carbone sur l'azote est très élevé. Ces déficiences en azote chez les semis plantés peuvent toutefois être corrigées par une fertilisation (Munson et Timmer 1989b), bien que celle-ci n'ait pas d'impact significatif sur la minéralisation de l'azote (Munson et Timmer 1991). Pour une même masse racinaire, le lédon prélève plus d'éléments nutritifs que l'épinette noire, d'autant que son système racinaire est moins profond et le prélèvement plus hâtif au printemps (Chapin 1983, Chapin et Tryon 1983).

Des bryophytes (*Sphagnum*, *Mnium*, *Pleurozium schreberi* et *Cladonia* spp.) sont souvent associées à des stations envahies par le lédon et le kalmia, et peuvent aussi accentuer le problème de la régénération de l'épinette noire. La porosité du substrat peut devenir un milieu défavorable à la germination de graines par effet osmotique (McEwen 1966). À ce propos, le lecteur est prié de se référer à l'exposé sur le kalmia.

Rôle dans l'écosystème

De manière générale, les arbrisseaux à feuilles persistantes sont préférées par le caribou au printemps et ne sont utilisés au cours des autres saisons que selon leur disponibilité. Par exemple, même si le caribou trouve sa nourriture (principalement des lichens) sous un épais couvert de neige, seules les ramilles du lédon (et aussi d'autres éricacées) de faible diamètre sont susceptibles d'être broutées (Brown et Théberge 1990). Toutefois, le lédon est brouté fréquemment à l'automne par le caribou (Bergerud 1972). D'après Bergerud (1972), le lédon n'est pas une espèce de première importance dans le régime alimentaire du caribou. D'ailleurs, les feuilles ne sont que modérément digestibles par le caribou et produisent des arômes irritants durant le processus de fermentation, ce qui peut expliquer que le caribou évite de brouter des plantes aromatiques (Thomas *et al.* 1984). Le lédon n'est généralement pas brouté par le chevreuil qui lui préfère, et de loin, d'autres espèces (par exemple, l'amélanchier et les saules) (Drolet 1974).

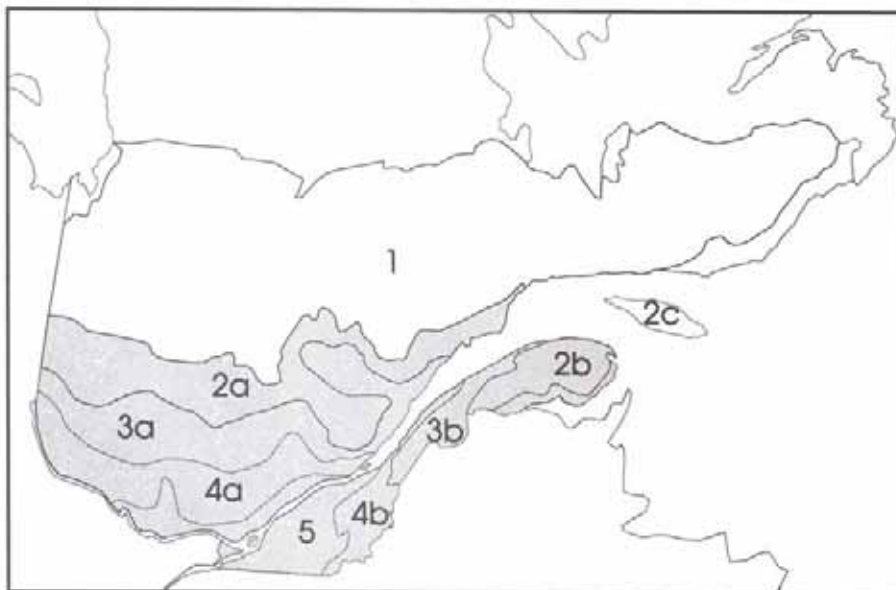
Le lédon, à l'instar d'autres arbrisseaux du même milieu, participe activement à la mise en circuit annuelle des éléments nutritifs d'une station, malgré sa faible biomasse (Chapin 1983).

Contrairement à des conifères, le pouvoir tampon des feuilles du lédon est relativement élevé, comparable à celui des feuilles du peuplier faux-tremble. Le pouvoir tampon est le plus élevé (soit 189 $\mu\text{equiv. H}^+/\text{g}$) au début de la saison de croissance (avril et mai), puis décroît pour atteindre un minimum (soit 82 $\mu\text{equiv. H}^+/\text{g}$) en août, puis s'accroît de nouveau (Pylypec et Redmann 1984).

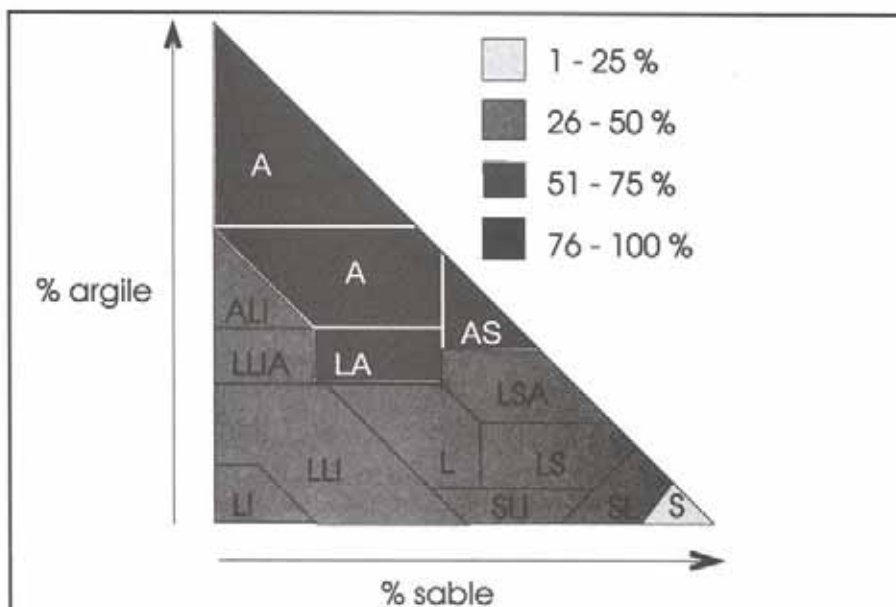
Un fait particulier est que le lédon est très peu utilisé tant par des mammifères (Reichardt *et al.* 1990) que par des insectes herbivores (Reader 1979, Prudhomme 1983). Les feuilles du lédon produisent des substances de défense, notamment un sesquiterpène (la germacrone) qui prévient efficacement le broutage par le lièvre (Reichardt *et al.* 1990), tandis que la pubescence de la face abaxiale des feuilles

constitue une barrière physique au broutage par les insectes (Reader 1979). Les feuilles produisent aussi des monoterpènes (dont la sabinène). La production de germacrone varie au cours de l'année et atteint un maximum (60 % des huiles essentielles) au cours de la floraison (Belleau et Collin 1993). Prudhomme (1983) souligne que les produits courants de la photosynthèse alloués à la production de substances volatiles (des terpènes) sont plus importants dans des feuilles de l'année en cours que dans des feuilles âgées. Toutefois, l'allocation à la production d'alcaloïdes et d'acides organiques est maintenue entre les classes d'âge des feuilles. Il en conclut que l'énergie allouée à la défense est directement reliée à la sensibilité de l'espèce à perdre ses feuilles de l'année courante. Enfin, la production relativement élevée de terpènes chez le lédon incite à croire en des effets allélopathiques, quoique cette hypothèse demeure à vérifier.

NOISETIER À LONG BEC *Corylus cornuta* Marsh.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

NOISETIER À LONG BEC

[BÉTULACÉES]

Corylus cornuta Marsh. var. *cornuta*

Caractères diagnostiques

TAILLE : 1-3 m de hauteur.

ÉCORCE : mate, grise à brun rougeâtre, marquée de lenticelles blanchâtres peu apparentes, devenant fissurées et laissant voir une courbe interne grisâtre.

RAMEAUX : grêles, brun rougeâtre, mats, lenticelles blanchâtres peu apparentes, plus ou moins pubescents dans le jeune âge puis glabres ou presque; bourgeons ovoïdes, petits, éparsément pubescents.

FEUILLES : alternes, simples, ovées à ovées-oblongues, abruptement acuminées, cordées à la base, doublement dentées, 7-10 (-13) mm de longueur, plus ou moins pubescentes.

FLEURS : fleurs staminées, petites, réunies en chatons allongés, pendants, sessiles, portés à l'extrémité des rameaux de la saison précédente; fleurs pistillées solitaires, très petites, rouge clair; floraison en avril-mai, précédant l'apparition des feuilles.

FRUITS : noix ovoïde à subglobuleuse, contenue dans un involucre charnu, épineux, prolongé en un bec au moins deux fois plus long que la noix.

NOTE : *Corylus americana*, espèce susceptible d'être désignée menacée ou vulnérable, se rencontre dans le sud-ouest du Québec. Elle se distingue de *C. cornuta* par ses chatons staminés pédonculés et par son involucre pubescent ouvert sur la noix.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce tempérée nord-américaine. La variété *cornuta* se rencontre depuis la Colombie-Britannique jusqu'à Terre-Neuve et vers le sud jusqu'en Géorgie et au Colorado. Au Québec, l'aire du noisetier à long bec s'étend jusqu'au 49^e degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 2a, 2b, 3, 4 et 5.

STATION. Le noisetier pousse en fourrés, dans les éclaircies, en bordure de la forêt ou sous le couvert de peuplements mixtes, sur des stations bien drainées. Au Minnesota, Hsiung (1951) associe le noisetier à du sable loameux, à du loam sableux et à des loams et

Carleton *et al.* (1985) l'associent aussi à des stations riches de la zone argileuse du nord-est de l'Ontario. À l'inverse, le noisetier ne pousse pas sur des sols mal drainés, sur des sols organiques ou sur des sables grossiers représentant des stations trop sèches (Hsiung 1951). Au Minnesota, le noisetier se retrouve fréquemment sous des peuplements matures de pin rouge où le pH est d'environ 5,5 (Alban 1977).

Le tableau 14 fournit les pourcentages moyens de fréquence et de couverture du noisetier en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, le noisetier est principalement associé à une origine de feu et de coupe totale dans la région 2a et à une origine de coupe totale ou naturelle dans la région 2b alors qu'il est principalement associé à une origine naturelle dans les régions 3a, 3b, 4a, 4b et 5 et secondairement à une origine de feu dans les régions 3a et 4a ou de coupe totale dans les régions 3b, 4b et 5. Il se retrouve majoritairement sur des dépôts glaciaires et moins fréquemment sur des dépôts lacustres dans la région 2a, des dépôts de pente dans la région 2b, un substratum rocheux dans les régions 3b et 4a et sur des dépôts marins dans la région 5. Il est principalement associé à des stations où un humus de type mor, et moins fréquemment de type moder se développe dans les régions 2a, 2b, 3a, 3b et 4b alors qu'une prédominance d'un humus moder est notée dans les régions 4a et 5; dans cette dernière, il se rencontre aussi sur un mull. Ces stations sont caractérisées par des sols (horizon B) de texture moyenne et grossière où le drainage est bon ou modéré dans les régions 2b, 3a et 4a et varie de bon à imparfait dans les régions 2a, 3b, 4b et 5.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. De manière générale, le noisetier se retrouve sur des stations moyennement riches à riches en éléments nutritifs. Au Minnesota, Tappeiner et Alm (1972, 1975) et Tappeiner et John (1973) ont étudié le cycle des éléments nutritifs sur des stations de pin rouge avec présence ou absence du noisetier en sous-étage. La concentration foliaire en N, P, K, Ca et Mg est de respectivement 2,10, 0,32, 0,86, 1,31 et 0,30 %. Comparativement au peuplement, le noisetier est riche en Ca, P et Mn. De plus, il contient de 2 à 22 % du poids des éléments nutritifs des parties aériennes de la végétation bien

Tableau 14. Caractéristiques stationnelles du noisetier à long bec au Québec en regard de chaque région
(F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%)) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b					
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV			
ORIGINE		68	10	101	54	20	104	16	10	127	0	0	0	38	10	94	18	10	102	29	10	99	4	5	93	16	10	157
BR		4	40	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CHT		16	10	124	20	10	120	43	10	136	0	0	0	15	10	95	25	10	124	15	10	107	32	5	126	28	10	144
CT		5	10	131	6	10	111	4	10	170	0	0	0	3	20	86	2	10	122	1	20	89	1	5	94	0	0	0
ES		0	0	0	1	20	92	1	5	64	0	0	0	1	10	109	1	10	111	1	5	136	3	10	120	7	10	171
FR		7	10	134	19	10	96	34	10	121	0	0	0	43	20	88	52	10	113	54	10	105	59	5	145	48	10	153
NA		0	0	0	0	0	0	1	10	114	0	0	0	0	0	0	1	10	163	0	0	0	1	5	1	5	74	
P																												
DÉPÔT		63	10	54	65	20	105	64	10	139	0	0	0	74	20	88	54	10	114	62	10	101	85	5	138	40	10	122
Dépôts glaciaires		7	20	46	7	10	105	0	0	0	0	0	0	8	10	99	4	10	103	11	20	95	1	5	2	10	119	
D. fluvioglaciaires		0	0	0	1	5	94	5	10	82	0	0	0	0	0	0	2	20	85	1	20	62	2	5	54	2	10	111
D. fluviales		25	10	90	20	10	103	0	0	0	0	0	0	4	20	76	0	0	0	3	20	88	1	5	0	2	5	96
D. lacustres		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	10	104	2	10	110	1	10	111	1	10	40	10	154	
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	95	0	0	0	1	5	94	2	5	89
D. littoraux marins		2	5	1	5	94	1	5	47	0	0	0	1	10	139	3	5	112	2	10	113	2	5	4	5	104		
D. organiques		0	0	0	0	0	0	28	10	121	0	0	0	0	0	0	8	10	119	1	10	106	1	5	63	1	10	22
D. pentes & altérations		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	116	
D. éoliens		0	0	0	5	10	86	2	10	93	0	0	0	7	10	99	25	10	104	16	10	109	5	10	89	6	10	138
Substratum rocheux		3.5	10	1	10	110	0	0	0	0	0	0	0	3	10	92	1	10	77	3	10	107	1	5	63	1	5	33
D. très minces (<25 cm)																												
TYPE D'HUMUS		2	5	1	10	96	3	10	95	0	0	0	0	1	20	88	10	10	103	4	10	105	12	5	130	16	10	135
Mull		9	10	89	16	20	101	17	10	107	0	0	0	35	20	85	39	10	107	49	10	104	30	5	147	51	10	157
Moder		88	10	106	81	10	106	74	10	133	0	0	0	61	20	94	44	10	119	43	10	101	47	5	135	22	10	146
Mor		0	0	0	1	5	157	3	5	89	0	0	0	1	5	142	4	10	124	2	10	107	6	5	123	6	5	111
Tourbe		0	0	0	0	0	0	1	20	69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	50	1	5	71
Annmoor		2	5	0	0	0	0	1	5	100	0	0	0	1	10	135	3	5	130	2	10	155	3	5	4	5	80	
Sol organique		0	0	0	0	0	0	1	5	77	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	77	1	10	114
Aucun																												

Tableau 14. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b					
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV			
TEXTURE DE L'HORIZON B		9	20	95	9	20	87	11	10	95	0	0	0	2	20	81	5	10	121	1	20	89	2	5	38	5	10	129
Moyenne		33	10	113	40	20	104	85	10	131	0	0	0	47	20	87	59	10	115	44	10	106	76	5	136	42	10	137
Grossière		59	20	74	52	10	108	4	10	75	0	0	0	51	20	94	36	10	101	55	10	100	22	5	113	53	10	116
DRAINAGE		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	1	20	0	0	0	0	0	0	0
1		4	20		2	10	113	1	20		0	0	0	2	10	104	1	10	115	3	10	134	0	0	2	5	149	
2		30	10	76	37	20	102	19	10	128	0	0	0	35	10	92	27	10	113	43	10	109	16	5	124	23	10	160
3		41	20	113	41	10	101	70	10	131	0	0	0	49	20	87	52	10	112	42	10	98	38	5	149	30	10	144
4		23	10	124	17	10	107	8	10	108	0	0	0	11	10	89	14	10	111	8	10	88	33	10	128	32	10	155
5		0	0	0	2	5	158	1	10	150	0	0	0	1	10	128	3.5	10	140	2	10	109	11	5	106	8	5	133
6		2	5		1	5	94	1	5	100	0	0	0	1	5	148	2.5	5	135	1.5	5	165	2	5	4	5	119	
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		56			570		428				0			2 028		1 506				2 374		311					815	
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550			3 276		1 377			510				3 551		2 463				3 546		605					2 200	
Fréquence (%)		1.5			17		31			0				57		61				67		51					37	

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

qu'il ne représente que de 4 à 7 % de la biomasse totale des stations étudiées. Un prélèvement important d'éléments nutritifs par le noisetier conduit à former des litières plus riches et qui se décomposent plus rapidement que s'il était absent du peuplement (Tappeiner et Alm 1975). Même si plus d'éléments nutritifs sont ajoutés chaque année, là où le noisetier est présent, ils ne s'accumulent pas dans le parterre forestier.

Le lessivage par les eaux de pluie du feuillage du noisetier contribue à la mise en circuit d'éléments minéraux. Au Minnesota, Comerford et White (1977) ont évalué qu'un couvert de noisetier (84 % de couverture) associé à un peuplement de bouleau à papier contribue, par lessivage, à un apport saisonnier de 4,71 kg/ha en K, 0,60 kg/ha en Mg et 2,0 kg/ha en Ca. Ces taux représentent une proportion de l'apport total des précipitations de respectivement 39,9 %, 30,0 % et 22,1 %. L'importance relative du calcium est attribuable à une concentration foliaire relativement élevée (1,31 %).

Chez le noisetier, Grigal *et al.* (1976) ont montré que la concentration foliaire en azote est très élevée en début de saison de croissance pour décroître régulièrement jusqu'à la fin de la saison. La concentration foliaire en phosphore diminue légèrement du début à la mi-été pour ensuite augmenter légèrement. La concentration foliaire en potassium suit un patron similaire à celui de l'azote, mais avec une diminution moins accentuée. Peu avant la chute des feuilles, la concentration des ramilles en N, P et K augmente et ces éléments nutritifs servent probablement au début de la saison de croissance suivante (Grigal *et al.* 1976).

EXIGENCES EN EAU. Il se développe sur des stations humides et bien drainées (Hsiung 1951, Haeussler et Coates 1986). Une période de sécheresse est susceptible d'entraîner une réduction du nombre de tiges d'une population (Kurmis et Sucoff 1989).

EXIGENCES EN LUMIÈRE. Hsiung (1951) a démontré que les plus hautes fréquences de distribution sont associées à des intensités lumineuses variant de 8 à 35 %, alors que les plus fortes croissances sont associées à des intensités lumineuses qui varient de 30 à 40 % de la pleine lumière. À des intensités lumineuses plus importantes, les parties souterraines sont plus petites mais produisent plus de tiges par unité de longueur, résultat d'une moins grande compétition et d'une plus forte ramification des parties souterraines qui prend place en raison des températures du sol plus élevées et d'une plus grande disponibilité d'hydrates de carbone (Hsiung 1951). C'est une espèce semi-tolérante

à l'ombre, qui profite des trouées dans un peuplement mixte pour pousser vigoureusement (Hsiung 1951). La production de graines diminue à l'ombre (Stearns 1974).

Pour le Minnesota, Bakuzis et Hansen (1959) ont évalué les exigences relatives de plusieurs espèces, suivant une échelle de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée), en eau, en éléments nutritifs, en chaleur et en lumière; le noisetier s'est vu attribuer respectivement 1,9, 1,4, 1,9 et 3,1.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. Le noisetier se reproduit par semences. Cependant, la majorité des graines sont mangées par des rongeurs et occasionnellement détruites par des insectes et des champignons (Stearns 1974).

La floraison a lieu tôt au printemps, soit de la fin avril au début de mai (Heinrich 1976). Dans la région d'Ottawa, après huit années d'observation, Basset *et al.* (1961) soulignent que le 16 avril est la date approximative du début de la floraison. Les fleurs mâles peuvent apparaître sur des tiges d'un an alors que les fleurs femelles n'apparaissent que sur des tiges de deux ans et plus. L'importance de la floraison augmente avec l'âge des tiges, pour atteindre un maximum vers l'âge de 10 à 11 ans, pour ensuite décliner et disparaître vers 18 ans (Hsiung 1951). Bien que des semences soient produites chaque année, les bonnes années semencières ont une période de récurrence d'environ cinq ans (Tappeiner 1971). Les semences sont dispersées par des animaux, souvent les écureuils, très rarement par la gravité ou par l'eau et pratiquement jamais par le vent, en raison d'un poids trop élevé (poids frais moyen = 1,29 g) (Hsiung 1951). La distance de dissémination par les rongeurs est très variable; elle peut atteindre des centaines de mètres lorsque le nid de ces animaux est éloigné de la colonie. Toutefois, ce mode de dissémination demeure confiné au peuplement forestier qui supporte le noisetier en sous-couvert (Hsiung 1951).

La germination des semences du noisetier est faible (Hsiung 1951, Stearns 1974), elle varie de 30 à 60 % après une période de stratification au froid. Les meilleurs taux de germination sont obtenus lorsque les semences sont recouvertes pour éviter l'assèchement (Hsiung 1951). Bien que peu de semences produisent des semis, l'envahissement d'une station se réalise d'abord par l'établissement de semis pour ensuite se poursuivre par reproduction végétative (Tappeiner 1971).

L'une des caractéristiques remarquables du noisetier est sa capacité à produire des tiges souterraines à partir desquelles se forment des clones. Ces tiges souterraines se développent lorsque les semis sont âgés d'environ dix ans et croissent sous la litière, à la surface du sol minéral. Ces tiges s'enracinent et produisent des drageons. Autant les tiges aériennes que les tiges souterraines donnent des rejets vigoureux si elles sont coupées ou brûlées (Hsiung 1951). Le noisetier peut également, mais rarement, se reproduire par marcottage de tiges aériennes enfouies dans le sol (Hsiung 1951).

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. Le noisetier vit habituellement jusqu'à l'âge de 40 ans. La croissance du noisetier issu de semences est relativement lente, soit environ 0,6 m de hauteur après dix ans (Hsiung 1951). Au cours des 11 premières semaines, le semis croît en moyenne de 11,4 cm et produit en moyenne 6,5 feuilles. Au cours de cette même période, les racines ont cru de 11,8 cm en moyenne et ont formé 44,3 racines latérales (ces résultats proviennent de tests réalisés en serre) (Hsiung 1951). Une fois le semis établi, la racine principale pénètre profondément dans le sol minéral alors que les nombreuses racines latérales s'étendent horizontalement à la surface du sol minéral. Si la tige est brisée ou disparaît, l'un ou les deux bourgeons dormants situés au collet forment une nouvelle tige. À l'âge de 11 ans, la fréquence à laquelle des tiges individuelles de semis supportent des rejets est de 100 % alors que la mortalité de la tige du semis est inférieure à 50 %. Au-delà de cet âge et à compter de 18 ans, les tiges de semis auront disparu et seules des tiges végétatives persisteront (Hsiung 1951).

Habituellement, la croissance est plus rapide après un drageonnement; des drageons vigoureux peuvent atteindre 0,6 m de hauteur après deux ans, et 1,8 m en dix ans (Hsiung 1951). La hauteur moyenne à l'âge de 15 à 20 ans est de 2,5 m; généralement, la hauteur se limite à près de trois mètres.

Les tiges souterraines ne s'étalent pas à une grande distance de leur point d'origine et possèdent un rythme de croissance relativement lent. Par exemple, Tappeiner (1971) au Minnesota a mesuré que des clones âgés de 15 à 20 ans ont un diamètre de 5 à 140 cm; le plus grand clone observé, âgé d'environ 30 ans, avait un diamètre de seulement 120 à 178 cm. La longueur d'une tige souterraine est d'environ 5 à 145 cm. Il arrive que de vieilles tiges souterraines (âgées de plus de 15 ans) deviennent indépendantes du clone (Tappeiner 1971). Lorsqu'une tige souterraine cesse de croître horizontalement sous la litière, elle produit une tige aérienne; d'autres tiges aériennes

peuvent aussi apparaître le long de la tige souterraine, généralement à une distance de 10 à 15 cm de la tige aérienne d'origine (Tappeiner 1971). Le nombre de tiges aériennes d'un même clone est très variable; les plus vieux clones en supportent généralement davantage. Par exemple, le plus grand clone observé par Tappeiner (1971) avait 22 tiges aériennes pouvant mesurer de 10 à 240 cm de hauteur et dont l'âge se situait entre 1 et 18 ans.

Des analyses de la biomasse du noisetier poussant sous le couvert de peuplements de pin gris ou de pin rouge au Minnesota montrent qu'en moyenne des cinq stations étudiées, les feuilles représentent de 10 à 12 %, les tiges aériennes de 49 à 58 % et les parties souterraines de 31 à 39 % de la biomasse totale de l'espèce (Tappeiner et John 1973). Suivant un gradient de diamètre des tiges allant jusqu'à 10 cm (mesuré à la souche), la répartition de la biomasse anhydre des parties aériennes s'établit ainsi, en moyenne d'environ 79 individus : feuilles : 18,0 g; ramilles de l'année courante : 2,6 g; écorce : 18,5 g; tige : 104,0 g. Ces valeurs sont souvent utiles pour ensuite procéder à des estimations de biomasse d'une ou d'un groupe d'espèces données, à partir de mesures de diamètres utilisées dans des équations (Buech et Rugg 1989). Bien que la densité des tiges du noisetier varie dans le temps, pour une station donnée, des études effectuées sur une période de 19 ans indiquent que les stations de noisetier se maintiennent par un développement continu de nouvelles tiges. Le cas échéant, une diminution de la densité de la population est le résultat soit d'une réduction de la venue de nouveaux sujets soit d'une forte mortalité des jeunes sujets (Kurmish et Sucoff 1989).

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. Le retrait d'un peuplement favorise la croissance et la reproduction végétative du noisetier déjà établi, en raison de l'augmentation de la quantité de lumière qui atteint le parterre forestier (Hsiung 1951). La croissance accrue du noisetier après une coupe s'accompagne d'une augmentation de la production de semences qui contribuent à accroître le nombre de tiges. Le recrutement de nouvelles tiges par l'établissement de semis constitue une voie importante de développement d'une population de noisetier (Tappeiner 1971). Dans le parc provincial de Mastigouche, au Québec, Vallée *et al.* (1976) ont dénombré 4 540 tiges/ha de noisetier, 12 ans après la coupe d'un peuplement feuillu, 6 130 tiges/ha, cinq ans après la coupe d'un peuplement mixte et aucune tige n'est apparue à la suite d'une coupe d'un peuplement résineux. Huit ans après la coupe de peuplements mixtes dans la réserve de Matane, en Gaspésie, Bédard *et*

al. (1978) ont noté l'abondance de la régénération de la strate arbustive composée essentiellement d'érable à épis, de noisetier et de sapin baumier. Le noisetier est représenté par environ 9 000 tiges/ha, mesurant 1,5 m de hauteur et 1,7 cm de diamètre (mesuré à la base de la tige). Doucet (1989), au Québec, rapporte que des coupes partielles d'un peuplement de tremble ont davantage stimulé la venue du noisetier qu'une coupe totale.

En Ontario, Sidhu (1973b) note une augmentation de l'importance relative du noisetier (exprimée en pourcentage de couverture) après la coupe de peuplements mixtes où, en un an, la couverture est passée de 4,56 à 16,01 %. Toujours en Ontario, Hendrickson (1988) souligne que quatre ans après la coupe de peuplements mixtes, la fréquence du noisetier n'a pas changé, comparativement à celle mesurée avant la coupe. Toutefois, la biomasse est passée de 490 kg/ha avant la coupe à 906 kg/ha et 549 kg/ha, quatre ans après une coupe conventionnelle et une coupe par arbres entiers, respectivement. Les concentrations foliaires en N, K, Ca et Mg étaient semblables entre les deux méthodes d'exploitation.

Des coupes sélectives de peuplements feuillus effectuées en vue de régénérer le bouleau jaune au Michigan ont conduit à une occupation rapide du parterre par le noisetier et des érables, résultat d'une stimulation de la croissance de ces espèces grâce à l'augmentation de la lumière disponible, au détriment du bouleau jaune (Willis et Johnson 1978). De la même manière, dans le Maine, Crawford *et al.* (1993) ont constaté de fortes augmentations de la biomasse aérienne du noisetier à la suite d'une défoliation du couvert forestier ou d'une coupe.

Une étude comparative de la végétation ligneuse de 131 peuplements issus de coupes à blanc de pessières à épinette noire avec celle de 250 peuplements régénérés à la suite de feux naturels a été réalisée en Ontario par Carleton et MacLellan (1994). Il appert nettement que le type et l'intensité des perturbations en forêt boréale déterminent des patrons de rétablissement différents. Ainsi, le noisetier est plus fréquent et abondant dans les peuplements issus de coupes que dans ceux issus de feux.

FEU. Dans des conditions expérimentales, Johnston et Woodard (1985) ont étudié l'effet de cinq niveaux d'intensité de feu sur la repousse du noisetier à l'intérieur d'un peuplement de tremble. Les parties aériennes sont mortes à toutes les intensités de feu. Des rejets sont apparus après un an et d'autant que le feu était de moindre intensité. Au Minnesota, Buckman (1964) a utilisé des feux de printemps ou d'été pour

maîtriser le noisetier. Il souligne que les rejets sont moins abondants à la suite d'un feu d'été. Il avance l'hypothèse qu'un contenu en eau élevé de l'humus au printemps (102 à 117 %) a pu protéger les parties souterraines de la destruction, comparativement à un feu d'été où le contenu en eau de l'humus (37 à 40 %) serait trop faible pour assurer une protection adéquate des organes souterrains de reproduction. De plus, les racines du noisetier se situent à une profondeur de 5 à 10 cm sous la surface, ce qui leur confère une certaine protection contre la chaleur si l'humidité est élevée.

Alban (1977) rapporte qu'au Minnesota, des feux d'été, répétés ou non au cours des ans, sont plus efficaces pour maîtriser un sous-couvert de noisetier, que des feux de printemps; de plus, ces feux ne semblent pas avoir d'effet néfaste sur la productivité de la station. Il est possible aussi que des feux répétés d'été épuisent les réserves nutritives des systèmes racinaires, conduisant à un affaiblissement de la population (Buckman 1964). Par ailleurs, Tappeiner (1979) au Minnesota n'a pas trouvé de résultats significatifs par rapport au mois du traitement (juin, juillet ou août) par le feu pour maîtriser le noisetier qui croît sous des peuplements âgés de 40 à 70 ans de pins gris, rouge et blanc. La mortalité des petits clones de noisetier a été de respectivement 38 et 63 % après un et deux feux successifs (les feux ont été mis à un an d'intervalle de manière à permettre à la station de reconstituer une litière propice à la propagation du feu). La mortalité des grands clones n'a atteint que 17 % après deux feux. Un et deux feux ont tué respectivement 74 et 89 % des semis. Tappeiner (1979) conclut de cette étude que le feu pourrait être utilisé avantageusement pour maîtriser le noisetier principalement sur les stations récemment envahies par cette espèce.

Après la coupe et le brûlage des résidus, Sidhu (1973b) a observé en Ontario une reprise végétative rapide (seulement deux semaines après le feu) de plusieurs espèces, dont le noisetier. En Orégon, Halpern (1989) note que la population du noisetier diminue abruptement à la suite d'une coupe du peuplement et du brûlage des résidus, puis note une augmentation progressive et régulière au cours des 20 années suivantes. Halpern (1989) attribue ce retour au succès de la reproduction végétative, pour trois raisons : 1) la couverture demeure proportionnelle, dans le temps, aux valeurs initiales (avant la perturbation de la communauté); 2) le rétablissement à long terme est inversement proportionnel à l'intensité de la perturbation; et 3) des bouquets de tiges et des rejets sont communs. En Abitibi, près du lac Duparquet, De Grandpré *et al.* (1993) ont étudié la

composition et l'abondance floristique de huit stations représentant une chronoséquence de 26 à 230 ans après un feu. La fréquence et l'abondance du noisetier sont les plus élevées en début de succession, où il est particulièrement et abondamment représenté dans les relevés de 26 ans après le feu, pour ensuite décliner rapidement et ne devenir qu'une composante mineure de la végétation; toutefois, il persiste ainsi.

PRÉPARATION DU TERRAIN. Une préparation du terrain qui n'enlève pas ou ne détruit pas les tiges souterraines conduira à l'émergence de nouvelles tiges. Dix-neuf ans après une préparation du terrain effectuée avec une lame de terrassement ou au tambour, Wood et Dominy (1988) en Ontario, ont dénombré respectivement 15 000 et 23 000 tiges/ha de noisetier; ces auteurs soulignent qu'un traitement herbicide après la préparation du terrain est nécessaire pour assurer la survie et la croissance de l'espèce cultivée. Au Minnesota, Ohmann (1982) a inventorié la végétation associée à 53 plantations de conifères établies de 1945 à 1979. Le noisetier s'est retrouvé dans 50 des 53 plantations et était associé à tous les types de traitement. Des biomasses supérieures à la moyenne sont associées aux plus vieilles plantations de pin ou de pin et d'épinette préparées par disques et ensuite dégagées manuellement. Des biomasses inférieures à la moyenne sont associées aux plus jeunes plantations d'épinette dont le terrain avait été préparé chimiquement et la plantation par la suite dégagée avec des herbicides.

DÉGAGEMENT MANUEL. Comme on l'a mentionné précédemment, les travaux de Ohmann (1982) montrent que le noisetier développe des biomasses supérieures à la moyenne à la suite d'un dégagement manuel, en raison de la forte capacité de l'espèce à former des rejets. Au Minnesota, Hsiung (1951) a étudié l'effet de la coupe des tiges du noisetier sur sa capacité à former des rejets. Les coupes ont été effectuées à 2,5, 15 et 30,5 cm du sol, au début de chaque mois entre mai et août. Les résultats obtenus indiquent que la capacité à produire des rejets augmente jusqu'à l'âge de sept à huit ans (âge de la tige coupée), pour ensuite décroître lentement. À l'âge de sept ans, le nombre moyen de rejets obtenus (sans égard à la hauteur de coupe) après un an s'établit à 3,0, 3,4 et 0,6 pour des coupes effectuées en mai, juin et juillet respectivement. À l'âge de 14 ans, il n'y a pratiquement aucun rejet produit un an après une coupe. Les plus petits rejets ont été obtenus par des coupes réalisées en juin ou en juillet, peu importe la hauteur de coupe ou l'âge de la tige (Hsiung 1951). L'auteur souligne toutefois que ces résultats proviennent de travaux réalisés sur un an seulement et qu'ils doivent donc être interprétés avec réserve.

Il est aussi possible d'évaluer l'effet qu'auraient des coupes manuelles par l'étude du comportement de l'espèce après un broutage. Dans la réserve faunique de Matane, Bédard *et al.* (1978) ont mesuré que la densité des tiges de noisetier, après cinq ans de broutage hivernal par l'orignal, est passée d'une moyenne de 5 800 tiges/ha dans les parcelles protégées du broutage, à 26 950 tiges/ha dans les parcelles accessibles au broutage; en début d'expérience les parcelles avaient une densité comparable de tiges. Des résultats comparables ont été obtenus, ailleurs au Québec, par Crête (1977) et Vallée *et al.* (1976).

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. Le 2,4-D est réputé très efficace pour maîtriser le noisetier. Au Manitoba, Waldron (1959) a obtenu une très bonne maîtrise du noisetier à la suite de traitements au 2,4-D. Six ans après le traitement, Waldron (1959) a dénombré environ 40 % du nombre de tiges présentes avant le traitement, d'une hauteur de 0,9 m (3 *pièdes*), comparativement à une hauteur de 1,6 m (5,2 *pièdes*) pour le témoin. Les rejets de souches, responsables de la résurgence observée après six ans, ne sont apparus que deux ans après le traitement. Les travaux de Tappeiner (1979) au Minnesota indiquent qu'une seule application de 2,4-D à des doses de 0,56 ou 1,12 kg/ha, réalisée de juin à la mi-août, donne des résultats satisfaisants de maîtrise des semis et des petits clones. Les grands clones sont maîtrisés à une dose d'au moins 1,12 kg/ha appliquée en juillet ou en août; en juin, le noisetier est plus tolérant au 2,4-D du fait de l'élongation des pousses (Roe et Buchman 1963). Au Minnesota, Perala (1971) a obtenu de meilleurs résultats de maîtrise, un an après un traitement au 2,4-D, le 1^{er} août (survie = 1 %; rejets = 9 % du nombre original de tiges), comparativement à un traitement semblable réalisé le 20 août (survie = 18 %; rejets = 20 % du nombre original de tiges). Toujours au Minnesota, Tappeiner et Dahlman (1971) ont obtenu une mortalité d'environ 90 % chez les semis et les jeunes clones et de 80 % chez les plus grands clones, à la suite de traitements au 2,4-D dans des peuplements de pin rouge et de pin blanc légèrement envahis par le noisetier.
- Hexazinone. Le noisetier est modérément résistant au *Velpar-L*. Il faut 14 l/ha pour obtenir un résultat satisfaisant sur un sol de texture moyenne (Corcoran 1989). Dans de jeunes plantations de pin rouge au Minnesota, Alm et Whorton (1988) ont utilisé, sans succès, l'hexazinone (*Velpar L*) pour maîtriser la végétation. Avant le traitement, le noisetier représentait en moyenne 9 700 tiges/acre

(1 acre = 4 047 m²). Peu importe le mois de traitement (avril, mai ou juillet), les relevés effectués deux ans après celui-ci indiquent que le noisetier représente en moyenne 8 100 tiges/acre. Dans le nord de l'Ontario, Reynolds, Pitt *et al.* (1991) ont réalisé divers tests de maîtrise de la végétation avec des formulations liquides ou granulaires d'hexazinone à des doses de 1 à 2 kg/ha sur des stations de sable limoneux ou de sable. Il appert qu'un an après le traitement, la densité et la couverture du noisetier ont augmenté à la suite de traitements granulaires de printemps et d'automne, mais ont diminué à la suite de traitements liquides réalisés au printemps.

- Glyphosate. Au Nouveau-Brunswick, Pitt *et al.* (1993) ont obtenu une réduction moyenne de la couverture du noisetier de 90 %, deux ans après une utilisation de diverses préparations de glyphosate. En Ontario, Sutton (1978) a obtenu une excellente maîtrise du noisetier âgé de 6 ans par le glyphosate appliqué à la fin d'août à une dose de 2,2 kg i.a./ha.
- Triclopyr. Le noisetier est modérément résistant au triclopyr. Au Nouveau-Brunswick, Pitt *et al.* (1993) ont obtenu une réduction moyenne de la couverture du noisetier de 70 %, deux ans après un traitement au triclopyr. En Californie (bien que cela ne soit pas indiqué, il peut s'agir ici de la variété *californica* de l'espèce), Lauterbach et Warren (1982) ont effectué des traitements aériens au triclopyr et ont obtenu d'excellents résultats de maîtrise des rejets de souche à des doses de 1 à 2 %.

Interférence avec les espèces cultivées

Un couvert dense de noisetier peut facilement inhiber la venue d'une régénération naturelle de conifères (Tappeiner 1979), notamment le sapin baumier (Batzner et Popp 1985), et sérieusement compromettre la croissance et la survie d'espèces plantées (Waldron 1959). La très forte atténuation de la lumière occasionnée par un couvert de noisetier explique l'impact négatif de celui-ci sur la régénération forestière. Au Minnesota, Hsiung (1951) souligne que seulement 2 à 7 % de lumière est transmise par un couvert de noisetier. Pour sa part, Cheyney (1928) attribue les échecs de régénération forestière autant au manque de lumière qu'à une forte compétition pour l'eau, du fait d'un système racinaire peu profond et étendu. Au Minnesota, Strothmann (1967) a étudié la contribution de la compétition pour la lumière et pour l'eau sur la croissance de semis plantés de pin rouge sous le couvert du noisetier. Ses travaux indiquent que le retrait de l'une ou de l'autre forme de compétition

conduit à une amélioration de la croissance des semis de pin rouge, mais que le retrait de la compétition pour la lumière produit des effets supérieurs (meilleure croissance) sur le pin rouge que le retrait de la compétition pour l'eau. Une meilleure croissance a toutefois été obtenue lorsque les deux formes de compétition ont été éliminées.

Rôle dans l'écosystème

Avec d'autres espèces, le système racinaire relativement dense et superficiel du noisetier contribue à maintenir en place un sol argileux sujet à l'érosion (Davidson *et al.* 1989). Par ailleurs, certains corridors de transport d'électricité peuvent bénéficier de la présence du noisetier qui, à une certaine densité, restreint la venue d'espèces arborescentes incompatibles avec cette utilisation particulière du territoire (Nowak *et al.* 1992).

Le noisetier prélève de grandes quantités d'éléments nutritifs qui sont rapidement mis en circuit dans la station, et peuvent ainsi devenir disponibles à des espèces cultivées de l'étage supérieur (Tappeiner et Alm 1972, 1975).

Bien qu'il ne soit pas particulièrement recherché, le noisetier est une espèce broutée par le chevreuil et par l'orignal. Dans le Maine, Abell et Gilbert (1974) ont déterminé que le contenu en protéines brutes est sub-optimal à l'alimentation du chevreuil, mais qu'une fertilisation azotée peut corriger la situation; le noisetier demeure toutefois moins digestible que l'érable rouge. Des espèces préférées par le chevreuil, comme une régénération naturelle de pin rouge ou de pin blanc peuvent être broutées intensément et pratiquement disparaître de la strate de régénération, laissant l'espace disponible pour le noisetier (Steingraber 1990). Dans l'état du Maine, Crawford (1982) a estimé que les feuilles vertes ne représentent que 1,5 % du régime alimentaire estival du chevreuil. Par contre, au nord du Minnesota, Mooty *et al.* (1987) ont trouvé que cette espèce est une source relativement importante de nourriture pour le chevreuil au cours de l'hiver, dans des peuplements composés de sapin baumier, de tremble et de bouleau à papier. Des études de préférence alimentaire du chevreuil, réalisées au Nouveau-Brunswick par Drolet (1974), indiquent que le noisetier ne représente que 0,1 % de toutes les espèces consommées; ce faible taux n'a pas permis de calculer un facteur de préférence pour cette espèce. À la suite de diverses perturbations forestières dans le Maine, Crawford *et al.* (1993) ont évalué qu'en moyenne le noisetier représente 5,9 % du total des espèces consommées par le chevreuil, et 7,2 % du total des espèces consommées par l'orignal. Pour être disponi-

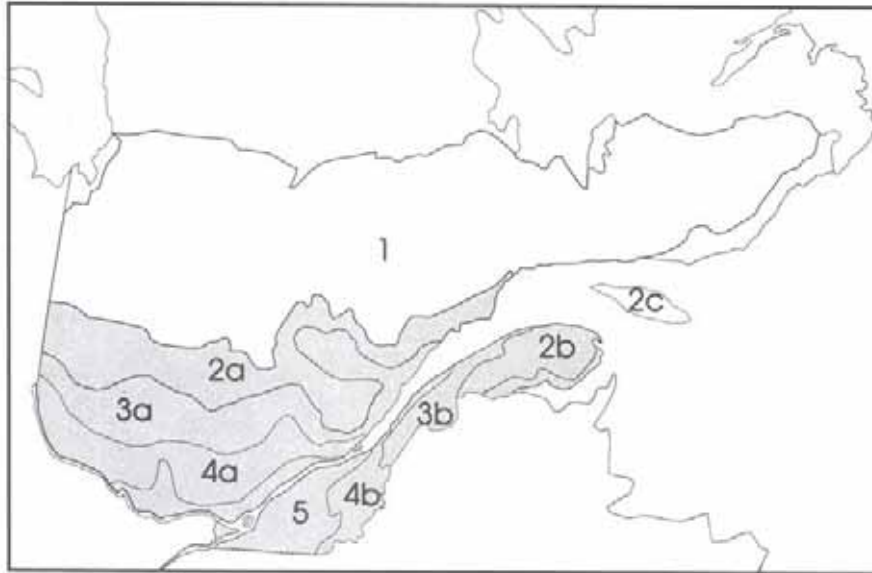
ble à la consommation estivale par de jeunes chevreuils, le noisetier ne doit pas dépasser une hauteur de 0,93 m et une hauteur de 1,54 m pour les chevreuils adultes (Rogers et McRoberts 1992).

L'orignal a tendance à brouter davantage le noisetier au cours de l'hiver plutôt qu'à l'été (Timmermann et McNicol 1988), et il constitue alors une portion relativement importante de son alimentation, comme l'ont démontré Bédard *et al.* (1978) et Crête et Bédard (1975) dans la réserve faunique de Matane. En Ontario, Brusnyk et Gilbert (1983) ont estimé, sur une période de deux ans, que parmi dix espèces broutées par l'orignal, le noisetier, le bouleau à papier, l'érable à épis, le tremble et les saules ont représenté environ 87 % de la consommation. Pour une station, cette étude a classé le noisetier au troisième rang de préférence des dix espèces.

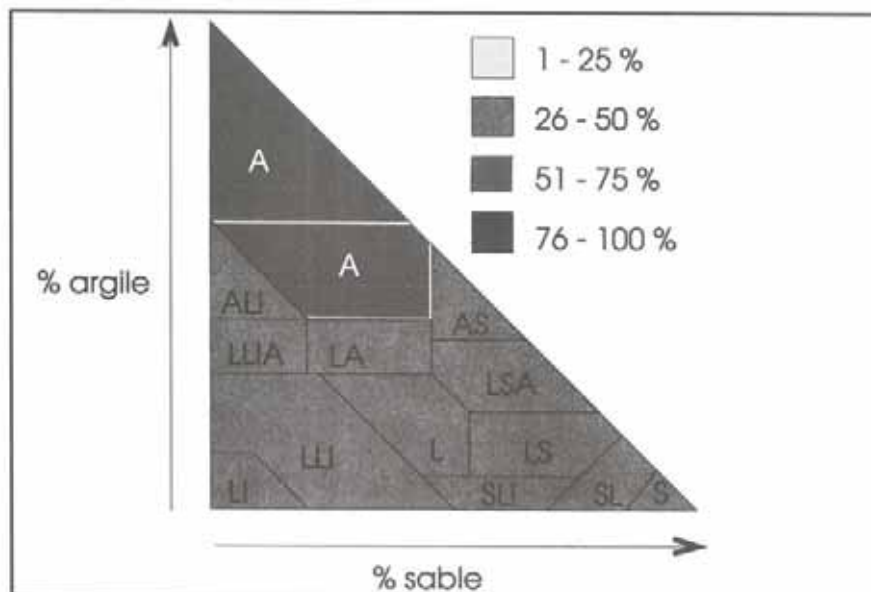
Lorsqu'il est présent dans son territoire d'exploitation alimentaire, le castor broute le noisetier proportionnellement à l'importance de sa présence (Johnston et Naiman 1990). En Ontario, dans le parc provincial Algonquin, Doucet *et al.* (1994) ont trouvé que le noisetier et d'autres espèces feuillues sont préférentiellement conservées comme source de nourriture hivernale alors que des conifères et l'aulne rugueux servent davantage à la construction du barrage. Le fruit du noisetier est apprécié des écureuils et l'ours noir le consomme également (Rogers 1976). Le lièvre mange l'écorce et broute le noisetier, bien que l'intensité du broutage sur cette espèce soit faible, comparativement à d'autres (de Vos 1964).

PEUPLIER FAUX-TREMBLE

Populus tremuloides Michx.



Régions d'aménagement où l'espèce est le plus susceptible d'être problématique



Fréquences probables de distribution de l'espèce en fonction des classes texturales du sol

PEUPLIER FAUX-TREMBLE

[SALICACÉES]

Populus tremuloides Michx.

Caractères diagnostiques

TAILLE : 12-20 (-30) m de hauteur, 30-60 cm de diamètre.

ÉCORCE : vert pâle à blanchâtre, d'apparence cireuse, devenant grise à brune et rugueuse crevassée longitudinalement.

RAMEAUX : grêles, brun grisâtre et lustrés, glabres; bourgeon terminal aigu, rouge brun, semblable aux latéraux, bourgeons floraux plus gros.

FEUILLES : alternes, simples, largement ovées à sub-ordiculaires, abruptement acuminées, finement crénelées, 4-6 cm de longueur; pétioles aussi longs à plus longs que le limbe, aplatis; face inférieure plus pâle, jaunâtre.

FLEURS : petites, réunies en longs chatons gris, pendants et duveteux; fleurs staminées et pistillées portées sur des individus différents; floraison en avril-mai, précédant l'apparition des feuilles.

FRUITS : capsules oblongues à lancéolées, glabres, 5-9 mm de longueur, graines petites, pourvues de soies blanches; à maturité à la fin mai-début juin.

Habitat

DISTRIBUTION. Espèce boréale nord-américaine. Depuis l'Alaska jusqu'au Labrador et à Terre-Neuve et vers le sud, jusqu'en Ohio et en Arizona. Au Québec, l'aire du peuplier faux-tremble s'étend jusqu'au 54^e degré de latitude. Sa présence est susceptible d'être problématique dans les régions d'aménagement forestier 2a, 2b, 3, 4 et 5.

STATION. Il s'accommode de sols variés, quoique sa croissance soit optimale sur un sol composé de limon sableux ou graveleux. Il préfère les sols modérément ou bien drainés (Hosie 1980). Il se retrouve fréquemment sur un dépôt fluvio-glaciaire et lacustre. Il se développe en abondance sur les sols argileux où il atteint de grandes dimensions (Fowells 1965, Vézina et Roberge 1981). Le bois de meilleure qualité (plus forte densité) est produit sur des stations bien drainées dont le sol a un contenu élevé en particules fines. Cette

espèce est adaptée à se développer sur des stations nordiques et présente une forte résistance au gel (Foote 1983) quoique le développement de drageons nécessite une température relativement élevée (Johansson et Lundh 1988). À l'intérieur de son aire de distribution, il se retrouve associé à une échelle très large de régime thermique et de précipitation.

Les tableaux 15 et 16 fournissent les pourcentages moyens de fréquence et de couverture du tremble en regard de quelques caractéristiques stationnelles, pour chacune des régions d'aménagement, selon les relevés des inventaires écologiques du Québec. Pour les régions où l'espèce est le plus susceptible de compromettre l'établissement de la régénération, le tremble est principalement associé à une origine de feu dans les régions 2a, 2b, 3a et 4a et à une origine naturelle dans les régions 3b, 4b et 5. Bien qu'elle ne prédomine pas, une origine de coupe totale est commune à ces régions. Il se retrouve majoritairement sur des dépôts glaciaires, à l'exception de la région 5 où les dépôts marins prédominent. À une plus faible fréquence, il se retrouve aussi sur des dépôts lacustres dans la région 2a, des dépôts de pente dans la région 2b, des dépôts fluvio-glaciaires dans les régions 3a et 4a et un substratum rocheux dans la région 3b. Il est principalement associé à des stations où un humus de type mor se développe et à un degré moindre un moder, quoique ce dernier type prédomine dans la région 5. Ces stations sont caractérisées par un sol (horizon B) de texture variant de moyenne à grossière où le drainage varie de bon à imparfait dans les régions 2a, 3a, 3b et 5, varie de bon à modéré dans les régions 2b et 4a et est parfois mauvais dans la région 4b.

EXIGENCES EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS. Le tremble se développe bien sur des sols riches en bases (Allen et Peet 1990). La croissance sur un sol sablonneux est souvent lente en raison de teneurs réduites en éléments minéraux et en eau. Il est le plus souvent associé à des stations où un humus de type mull ou moder se développe (Fowells 1965). C'est une espèce reconnue pour retenir, au sein des tissus pérennes, une proportion importante des éléments prélevés, pour réaliser une résorption importante des éléments à partir des feuilles vertes et reconnue aussi pour utiliser très efficacement les éléments prélevés dans la production de matière sèche (Pastor et Bockheim 1984).

Tableau 15. Caractéristiques stationnelles du peuplier faux-tremble arbustif (< 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%)) de la couverture

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE		52	5	139	57	5	140	55	5	106	21	5	84	55.5	5	152	27	5	156	48	5	138	8.5	5	156	13	5	183
CHT		2	5	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CT		30	10	143	24	10	193	25	5	156	8	5	19	10	159	32	10	165	17	10	162	36	5	176	28	5	166	
ES		2	5	79	2	5	83	2	5	13	5	63	2.5	5	107	2	5	82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FR		0	0	0	5	5	66	2	10	165	0	0	2	5	186	3	5	155	3	5	148	8.5	5	93	22	5	124	
NA		11	5	149	11	5	90	12	5	88	58	5	49	20	5	187	35	5	180	31	5	139	44	5	121	36	5	229
P		2	10	111	1	10	60	4	5	116	0	0	1	10	100	1	5	46	1	5	54	3	10	104	1	5	74	
DÉPÔT		38	5	141	50	5	180	71	5	115	4	5	53	5	156	52	5	172	51	5	163	78	5	156	41	5	151	
D. dépôts glaciaires		5	5	97	6	5	92	0	0	0	0	0	12	5	154	6	10	143	16	5	138	1	5	2	5	108		
D. fluvio-glaciaires		0	0	0	1	5	4	10	146	8	5	1	5	141	3	10	178	1	10	82	2	5	2	5	67			
D. fluviales		53	5	163	33	5	181	0	0	0	0	0	5	5	120	0	0	6	10	104	1	10	128	2	5	64		
D. lacustres		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	5	165	5	5	117	2	5	11	2	5	43	5	190		
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	13	5	0	0	0	2	5	120	0	0	2	5	2	5	93				
D. littoraux marins		2	5	157	1	5	59	0	0	0	0	0	1	10	66	2	5	81	1	10	72	2	5	63	3	5	189	
D. organiques		0	0	0	1	5	24	5	94	71	5	67	0	0	0	7	5	116	1	10	27	5	5	34	1	5		
D. pentes & altérations		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	10	98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
D. éoliens		1	5	99	7	5	157	0	0	0	0	0	11	5	149	22	10	136	19	5	136	7	10	105	3	5	72	
Substratum rocheux		2	5	159	2	5	166	0	0	0	4	5	3	5	163	1	10	134	3	5	117	0	0	1	5	90		
D. très minces (<25 cm)																												
TYPE D'HUMUS		1	5	100	2	10	247	4	10	128	0	0	0	1	5	84	12	5	133	6	10	114	12	5	128	19	5	221
Mull		10	5	106	14	5	181	10	5	89	13	5	23	5	183	31	10	168	36	5	195	23	5	144	43	5	160	
Moder		79	5	171	77	5	185	80	5	123	67	5	75	72	5	168	49	10	177	54	5	155	57	5	189	25	5	167
Mor		9	5	118	4	5	227	3	5	89	21	5	43	3	5	159	4	5	169	2	5	153	3	5	177	4	5	142
Tourbe		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	99	0	0	2	5	1	5	89				
Anmoor		1	5	177	1	5	99	0	0	0	0	0	1	10	169	2	5	114	1	20	117	2	5	99	3	5	184	
Sol organique		0	0	0	1	5	143	2	10	102	0	0	0	0	0	1	10	140	1	5	114	1	10	128	5	5	134	
Aucun																												

Tableau 15. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
		1		2a		2b		2c		3a		3b		4a		4b		5										
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV						
TEXTURE DE L'HORIZON B																												
Fine		34	5	170	17	5	225	7	5	117	59	5	42	3	5	128	7	5	116	2	10	101	1	5	4	5	62	
Moyenne		26	5	138	34	5	139	91	5	124	41	5	33	40	5	173	56	5	165	40	5	157	73	5	132	41	5	197
Grossière		40	5	130	49	5	164	2	5	0	0	0	0	57	5	160	37	10	141	58	5	147	26	5	118	55	5	133
DRAINAGE																												
0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1		2	5	80	3	5	145	0	0	0	0	0	0	6	5	157	1	5	80	5	5	72	2	5	1	5	93	
2		22	5	154	31	5	171	17	5	91	21	5	64	38	5	177	24	10	145	46	5	182	15	5	123	14	5	157
3		31	5	147	33	5	205	74	5	135	46	5	66	39	5	163	51	10	180	39	5	157	38.5	5	183	34	5	144
4		35	5	172	28	5	198	9	5	87	29	5	51	14	5	151	18	10	197	7	5	129	32	5	132	40	5	200
5		7	5	137	5	5	145	0	0	0	4	5	2	5	79	5	5	131	2	10	139	11.5	5	151	8	5	85	
6		3	5	145	1	5	80	0	0	0	0	0	0	1	10	178	1	5	128	1	10	141	1	5	94	2	5	174
16		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	91	0	0	0	0	0	0	0
Nombre total de points d'observation pour l'espèce		579	835		230		24		992		582		847		163		680											
Nombre total de points d'observation pour la région		3 550	3 276		1 377		510		3 551		2 463		3 546		605		2 200											
Fréquence		16	25		17		5		28		24		24		27		31											

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu BR
 Chablis total CHT
 Coupe totale CT
 Épidémie grave ES
 Friche FR
 Naturelle NA
 Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
 Classe 1 (drainage rapide)
 Classe 2 (drainage bon)
 Classe 3 (drainage modéré)
 Classe 4 (drainage imparfait)
 Classe 5 (mauvais drainage)
 Classe 6 (drainage très mauvais)
 Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

Tableau 16. Caractéristiques stationnelles du peuplier faux-tremble arborescent (> 4 m) au Québec en regard de chaque région d'aménagement (F: Fréquence (%); C: Couverture (%); CV: Coefficient de variation (%)) de la couverture)

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES			RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																										
			1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b			5		
			F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV
ORIGINE																													
BR		67	20	87	63	30	75	64	20	73	11	20		58	20	68	32	30	67	48	20	68	6	30	65	14	20	83	
CHT		2	10	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CT		15	20	97	19	20	92	21	20	100	4	30		17	20	87	25	20	79	17	20	89	40	10	84	33	20	97	
ES		1	10	84	2	10	92	1	5	141	4	20		2	10	105	1	10	131	0	0	0	1	5	0	0	0	0	
FR		0	0	0	4	20	63	2	10	86	0	0	0	2	30	62	3	30	68	4	20	96	9	20	67	21	20	71	
NA		15	20	87	12	20	84	12	20	83	81	20	69	20	20	86	39	20	74	32	20	80	43	20	74	32	20	72	
P		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	20	1	20	87		
DÉPÔT																													
Dépôts glaciaires		44	20	87	53	20	80	68	20	79	11	10		55	20	70	48	20	69	49	20	76	76	20	75	37	20	84	
D. fluvio-glaciaires		5	20	91	7	20	91	1	30		0	0		12	20	84	6	30	56	17	20	69	2	10	85	1	20	35	
D. fluviales		0	0	0	0	0	0	1	50	33	7	10	0	1	20	85	3	30	58	1	20	40	3	10	55	2	30	66	
D. lacustres		48	20	82	28	30	69	0	0	0	0	0	0	5	20	87	0	0	0	7	30	56	1	5	2	30	43		
D. marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	20	69	5	30	81	2	20	92	3	20	44	3	20	79	
D. littoraux marins		0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	20	25	1	20	112	1	30	68	0	0	0	1	10	1	20	75		
D. organiques		0	0	0	1	10	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	20	92	2	10	91	1	10	6	10	82		
D. pentes & altérations		0	0	0	1	20	82	30	20	78	63	20	62	0	0	0	6	20	96	1	10	47	3	20	98	1	10	78	
D. éoliens		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	20	66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	98	
Substratum rocheux		1	20	91	7	20	83	0	0	0	0	0	0	10	20	84	27	20	71	18	20	62	9	20	40	5	10	119	
D. très minces (<25 cm)		2	20	83	2	30	63	0	0	0	7	20	28	3	20	73	2	20	84	3	10	77	1	0	0	1	20	69	
TYPE D'HUMUS																													
Mull		1	40	65	2	40	55	2	40	46	0	0	0	2	30	63	12	30	65	6	20	75	13	20	68	18	20	82	
Moder		7	30	64	13	30	69	10	20	77	11	20	25	19	20	75	30	20	78	34	20	78	20	20	78	42	20	80	
Mar		87	20	90	80	20	78	85	20	81	52	20	39	76	20	73	52	20	71	55	20	72	59	10	83	25	20	85	
Tourbe		5	10	86	4	10	95	1	10	128	37	20	103	3	10	119	4	20	80	2	20	89	3	20	53	5	20	87	
Anmoor		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	10	52	1	20	70	
Sol organique		0	0	0	1	10	106	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	20	91	2	10	119	1	10	85	6	10	81	
Aucun		0	0	0	0	0	0	1	5	99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	129	0	0	0	3	20	90	

Tableau 16. Suite

CARACTÉRISTIQUES STATIONNELLES		RÉGIONS D'AMÉNAGEMENT																									
		1			2a			2b			2c			3a			3b			4a			4b				
		F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV	F	C	CV		
TEXTURE DE L'HORIZON B																											
Fine	33	30	79	14	30	65	7	20	109	71	20	63	3	20	69	5	20	76	2	30	56	3	10	42	4	20	73
Moyenne	26	20	91	34	20	78	91	20	80	29	30	36	41	20	73	54	20	73	39	20	74	75	20	79	41	20	82
Grossière	41	20	88	52	20	85	2	40	18	0	0	0	56	20	76	41	30	69	59	20	74	22	20	58	56	20	84
DRAINAGE																											
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	2	20	79	3	20	89	0	0	0	0	0	0	4	10	116	3	20	84	5	20	77	1	10	85	2	10	93
2	25	20	84	33	20	80	20	20	90	15	20		38	20	22	24	20	73	43	20	76	15	20	79	16	20	94
3	34	20	96	33	20	77	73	20	79	41	20	44	40	20	69	49	20	69	38	20	74	34	20	78	28	20	80
4	35	20	83	26	30	71	6	20	70	26	20	101	14	20	88	18	20	77	9	20	74	33	10	70	40	20	78
5	4	10	79	4	10	93	0	0	0	19	10	55	2	20	101	5	20	79	2	20	80	16	10	76	9	20	87
6	1	5	43	1	10	115	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	20	86	2	10	127	1	5	5	10	85	
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	75	0	0	1	10	69	
Nombre total de points d'observation pour l'espèce	751				1	087			230		27			1	200			648		940		149				651	
Nombre total de points d'observation pour la région	3	550			3	276		1	377		510			3	551		2	463		3	546		605			2	200
Fréquence (%)	21				33			17		5				34			26		27		25				30		

Légende:

Perturbations d'origine:

Feu BR
Chablis total CHT
Coupe totale CT
Épidémie grave ES
Friche FR
Naturelle NA
Plantation P

Classes de drainage:

Classe 0 (drainage excessif)
Classe 1 (drainage rapide)
Classe 2 (drainage bon)
Classe 3 (drainage modéré)
Classe 4 (drainage imparfait)
Classe 5 (mauvais drainage)
Classe 6 (drainage très mauvais)
Classe 16 (drainage complexe: 1 à 6)

Note. Les pourcentages de fréquence réfèrent à la proportion relative de points d'observation pour chacune des caractéristiques indiquées, alors que les pourcentages de couverture représentent une moyenne pour les points d'observation où l'espèce a été rencontrée. L'importance relative de l'espèce est donnée par le nombre total de points d'observation où l'espèce a été rencontrée en regard du nombre total de points d'observation pour une région donnée. Ces données proviennent d'une compilation des résultats des inventaires écologiques du Québec. Ceux-ci sont réalisés par l'établissement de virées d'échantillonnage établies pour représenter la variabilité floristique du territoire.

Le peuplier, espèce à croissance rapide, absorbe plus rapidement les phosphates et, à un degré moindre, l'ammonium (ions peu mobiles dans le sol) qu'une espèce à croissance lente comme l'épinette noire. Par contre, le potassium, ion relativement mobile dans le sol, est absorbé plus rapidement par des espèces à croissance lente (Chapin *et al.* 1986). Ces auteurs ont aussi démontré que le taux d'absorption des ions chez le peuplier dépend de la température. Sur une station peu fertile, la capacité de prélever des ions peu mobiles devient une variable explicative de la compétition racinaire; à l'inverse, la compétition pour les ions peu mobiles s'exerce par une augmentation de la surface d'absorption (croissance racinaire ou associations mycorhiziennes) (Chapin *et al.* 1986). Dans des conditions expérimentales, Greitner *et al.* (1994) ont montré qu'une déficience en azote chez de jeunes semis a pour effet d'abaisser les gains en carbone par des réductions de la surface foliaire et du taux de photosynthèse.

Chez des individus adultes (hauteur moyenne de 13,3 m et diamètre moyen de 19,7 cm), les concentrations foliaires en Ca et, à un degré moindre, en Mg augmentent du printemps à l'automne alors que les concentrations en N et K diminuent au cours de la saison de croissance, en raison de lessivages par les eaux de pluie et d'une augmentation de la dilution des éléments (quantité totale présente relative au poids sec du tissu). De manière générale, les concentrations foliaires maximales en N et K coïncident avec le milieu de la période de croissance des feuilles (McColl 1980). Une analyse des concentrations foliaires réalisée dans un peuplement de tremble âgé de 43 ans dans le nord du Minnesota (hauteur des individus échantillonnés : 21 m) montre que les teneurs en Ca et K sont toujours plus faibles dans le tiers supérieur de la cime qu'au centre et dans le tiers inférieur. Par contre, N, P, Mg, Na, Zn, Fe, Al, B et Cu présentent des concentrations respectives constantes entre les positions de prélèvement sur la cime. À l'exception de Mg et Na, la concentration foliaire des autres éléments varie au cours de la saison de croissance. Ainsi, N, P et K diminuent au cours de la saison alors que Ca et Al augmentent. À l'exception du cuivre qui montre une décroissance durant la saison, les autres éléments mineurs augmentent leur concentration durant la saison mais tous montrent un point culminant à la fin de juin (Verry et Timmons 1976). Chez de jeunes drageons de peuplier (hauteur moyenne variant de 4,5 à 5,4 m), les concentrations foliaires en N et P atteignent un maximum tôt en saison de croissance, pour décliner à l'automne seulement. L'augmentation printanière chez les feuilles s'accompagne de diminutions chez les tissus pérennes, principalement l'écorce qui constitue une source importante (et donc aussi un lieu

d'entreposage important) de N et de P pour le feuillage printanier. Les concentrations foliaires en K et en Mg augmentent progressivement au cours de la saison, pour atteindre un maximum à la fin de l'été, sans pour autant qu'il y ait de changements dans les tissus pérennes; le prélèvement y joue un rôle plus important. À l'automne, avant la chute des feuilles, N, P et K sont transférés aux tissus pérennes bien que le Ca poursuive son augmentation (Alban 1985). Dans le Rhode-Island, Killingbeck *et al.* (1990) ont étudié le mouvement des éléments nutritifs dans le feuillage sénescant d'un clone où les ramets sont âgés de quatre à 15 ans et mesurent de 1,8 à 11,6 m de hauteur. De manière générale, la résorption de N, P et Cu était de 43, 51 et 10 %, alors que les teneurs en Al, Bo, Ca, Fe, Mg et Mn ont augmenté ou n'ont pas changé. Il appert également que les ramets les plus âgés et les plus grands réabsorbent moins de N et de Cu que les plus jeunes et la résorption de N, P et Cu est plus faible chez les ramets qui perdent leurs feuilles hâtivement. Les auteurs suggèrent que les contraintes environnementales peuvent influencer le patron de résorption des éléments nutritifs. Ces différents auteurs discutent aussi des moments les plus propices pour effectuer des prélèvements foliaires à des fins d'analyse minérale.

Dans des conditions contrôlées, Brown (1991) a vérifié l'hypothèse qu'un enrichissement atmosphérique en CO₂ stimule la croissance de jeunes semis de tremble et stimule aussi les besoins en éléments nutritifs au delà de ce que le substrat peut fournir. Les résultats indiquent qu'un enrichissement en CO₂ n'a pour effet que d'augmenter temporairement le taux de croissance relatif, qui ensuite décroît avec une diminution des concentrations foliaires en N, P, Ca et Mg pour tous les traitements, comparativement au témoin.

Le tremble est reconnu pour améliorer la qualité d'une station; son feuillage, son bois et son écorce ont une teneur élevée en potassium (Minore 1979), de sorte que sa litière participe activement à redistribuer des éléments nutritifs (notamment le calcium, le magnésium et l'azote) à la surface du sol (Fowells 1965). Toutefois, James et Smith (1977) soulignent que l'accumulation totale de tous les éléments est particulièrement faible chez le tremble (103,5 kg/ha), comparativement aux quantités mesurées dans d'autres forêts feuillues. Les éléments fonctionnels (soit N, P, K et Mg) sont surtout localisés dans les feuilles alors que le calcium (élément structural) se trouve principalement dans le tronc. En Abitibi, près du lac Duparquet, Paré *et al.* (1993) ont étudié les concentrations en matière organique et en éléments nutritifs dans les dépôts organiques de peuplements issus de feux, suivant une chronoséquence de 231 ans. Il appert que

la présence du peuplier contribue à maintenir une forte disponibilité en calcium, comparativement à celle mesurée sous des peuplements purs de conifères. Dans le nord du Minnesota, Alban (1982) a étudié de près les concentrations en éléments nutritifs dans quatre types de peuplements âgés de 40 ans : peuplier, épinette blanche, pin rouge et pin gris, en comparaison avec des concentrations retrouvées dans le sol minéral et la litière sous chacun de ces peuplements. L'auteur souligne que la redistribution du calcium à l'intérieur de l'écosystème est fortement dépendante de l'espèce, bien que la quantité totale de calcium ne le soit pas. Ainsi, dans une tremblaie (ou une pessière blanche), le calcium se retrouve en quantité importante dans la végétation et la litière et en plus faible quantité dans le sol minéral. En conséquence, la capacité d'échange cationique (mesurée dans le sol minéral de surface) sous le tremble (et aussi l'épinette blanche) est relativement faible (Alban 1982). Dans le nord du Wisconsin, Ruark et Bockheim (1988) ont également trouvé une diminution des quantités d'éléments nutritifs, principalement Mg et Ca, dans le sol minéral, à mesure que l'abondance relative des éléments nutritifs dans le couvert de tremble augmente. En comparaison avec des conifères (épinette blanche, pins blanc et rouge), la concentration en éléments minéraux dans des branches (bois et écorce) du peuplier est plus élevée, notamment en N, K, Ca et Mg, ce qui est nécessaire pour compenser les pertes foliaires et amorcer la croissance printanière; chez le peuplier, l'écorce renferme plus de 70 % du contenu total de ces éléments (Hendrickson 1987).

EXIGENCES EN EAU. Le tremble est relativement tolérant à divers régimes hydriques (Haeussler et Coates 1986), mais atteint une croissance optimale sur des stations humides. Fralish (1972) souligne que l'eau du sol est le facteur le plus important pour expliquer la croissance relative du tremble. Une nappe phréatique inférieure à 0,6 m ou de plus de 2,5 m de profondeur limite la croissance (Perala 1990). Dans des conditions contrôlées, Griffin *et al.* (1991 a, b) ont étudié l'effet d'un stress hydrique sur la croissance, le potentiel d'eau des feuilles et le contenu en acides aminés de trois clones de peuplier. Les résultats indiquent que les diminutions de la croissance mesurées sur chacun des clones ne sont pas une conséquence des baisses du potentiel de turgescence observées et que pour un même stress hydrique, la réaction varie entre les clones. Toujours dans des conditions contrôlées, Greitner *et al.* (1994) ont montré qu'une période de sécheresse imposée à de jeunes semis a pour effet une production moindre de feuilles de plus petites dimensions; après cette période, ils produisent des feuilles plus grandes et qui présentent une plus grande

activité photosynthétique que des semis témoins qui n'ont pas connu de sécheresse. En état de stress hydrique, le peuplier est plus sensible au pathogène *Hypoxylon mammatum*, en raison d'une production réduite de composés inhibiteurs (cathécol, salicortine et salicine) (Kruger et Manion 1994).

EXIGENCES EN LUMIÈRE. Le tremble est une espèce intolérante à l'ombre. Sous des conditions contrôlées, Farmer (1963) a montré le lien qui existe entre l'intensité lumineuse, le régime thermique et la croissance, en d'autres termes, entre les gains de la photosynthèse et les pertes de la respiration. L'écorce verdâtre de la tige peut réaliser une certaine activité photosynthétique, représentant de 11 à 25 % de celle de la feuille, de sorte que cette contribution peut être significative pour les tissus de la tige. Cette photosynthèse est en équilibre avec les besoins de la respiration, ce qui indique qu'elle pourrait accroître les chances d'un individu de survivre à une défoliation (Foote et Schaedle 1978). Les résultats de l'étude de Eubanks (1971) suggèrent qu'à la fois un faible potentiel de turgescence et une photosynthèse réduite, dans des conditions de faible intensité lumineuse, expliquent sa faible tolérance à l'ombre. Dans la forêt expérimentale de Duchesnay, Goulet et Bellefleur (1986) signalent que les feuilles du tremble, à l'instar de celles de l'érable rouge, ne s'adaptent pas à l'ombre et que ces espèces ne produisent pas à la fois des feuilles de lumière et d'ombre. Les feuilles pourront présenter un certain ajustement lorsqu'elles sont légèrement dans des conditions ombragées; autrement, elles ne pourront pas réagir adéquatement à un ombrage plus important et l'espèce sera remplacée, dans la succession, par d'autres espèces plus tolérantes. Les feuilles maintiennent une forte conductance stomatique indépendamment des variations de l'intensité lumineuse, ce qui, d'une part, présente une forte demande en eau et, d'autre part, permet à la feuille de s'adapter rapidement à un changement de la condition lumineuse. Ce dernier aspect est significatif car il met en évidence la capacité de l'espèce à tirer avantage d'une intensité lumineuse variable, principalement pour les feuilles sous-exposées (Roden et Pearcy 1993).

Le peuplier ne peut pas se reproduire sous son propre couvert (Ohmann 1982). Il forme de jeunes peuplements purs dans bien des régions, mais les résineux et les feuillus plus tolérants à l'ombre lui succèdent généralement (Hosie 1980). Une grande quantité de lumière lui est nécessaire pour produire des drageons et leur assurer une forte croissance (Haeussler et Coates 1986) et un bon développement racinaire (Johansson et Lundh 1988).

Pour le Minnesota, Bakuzis et Hansen (1959) ont classé les exigences relatives du peuplier faux-tremble suivant une échelle de un (exigence la plus faible) à cinq (exigence la plus élevée). Les valeurs obtenues pour l'eau, les éléments nutritifs, la chaleur et la lumière sont respectivement de 2,0, 2,3, 2,1 et 4,2.

Caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques

REPRODUCTION. Le tremble commence à produire des semences entre sa dixième et sa vingtième année, un arbre adulte pouvant produire jusqu'à 1,6 millions de graines en une année. Les fleurs sont unisexuées et les clones d'arbres mâles et femelles sont généralement séparés; le pollen est transporté par le vent, entre les clones. La période de récurrence des bonnes années semencières est d'environ six ans, quoique les arbres femelles produisent des semences chaque année (Godman et Mattson 1976). Des températures de l'air supérieures à 12° C durant une période d'environ six jours sont nécessaires pour déclencher la floraison (Perala 1990). Les semences sont dispersées, par le vent principalement, durant une période de 3 à 5 semaines, sur des distances de plusieurs kilomètres. La reproduction par semences est cependant assez délicate du fait de leur courte période de viabilité (deux à trois semaines) et des conditions d'humidité nécessaires à la germination des semences matures (Zasada 1971, Haeussler et Coates 1986); elles n'ont pas de période de dormance. La germination et la survie des semis sont au mieux dans des conditions de forte humidité, sur un sol minéral ou un humus, là où les températures sont modérées, le drainage bon et la compétition pour la lumière faible ou nulle (Barnes 1966, McDonough 1979). La germination est optimale à des températures variant de 10 à 21° C; une température excédant 27° C devient néfaste (Mueggler 1984). Sur la base des travaux de McDonough (1979), les cinq conditions optimales de germination sont : 1) la température: de 2 à 30° C, avec ou sans lumière et sans relation avec la vigueur du clone d'origine; le temps nécessaire à la germination augmente rapidement avec une baisse de la température en-dessous de 5° C; pour les graines germées à 20° C, la meilleure croissance de la tige est atteinte à 20° C et celle des racines entre 10 et 20° C, au cours du premier mois; 2) l'eau : le taux de germination décroît significativement et rapidement à compter d'un potentiel en eau du substrat de -2,3 bars et est complètement inhibé à -7,8 bars; un apport constant d'eau est nécessaire pour assurer la survie du jeune semis; 3) la profondeur d'enfouissement de la graine : au delà de 2 mm et sans tenir compte de la

température, le taux de germination décroît rapidement; 4) la nature du substrat: si l'eau est en quantité suffisante, un sol minéral procure de meilleurs résultats qu'une litière, peut-être en raison de substances allélopathiques; 5) l'entreposage : un entreposage au réfrigérateur est recommandé. Toutefois, Fechner *et al.* (1981) ont trouvé un effet significatif du clone sur la réaction germinative obtenue à divers régimes thermiques et potentiels en eau du substrat et soulignent que, dans une certaine mesure, de plus hautes températures atténuent les effets néfastes d'un stress hydrique. Dans la nature, la survie des semis est généralement très faible, mais dès l'âge d'un an, le tremble peut se reproduire végétativement.

La reproduction végétative par drageonnement et rejets du collet est de loin le mode le plus commun chez le tremble (Schier 1981). Les drageons proviennent principalement de méristèmes nouvellement formés ou de primordiums préexistants et plus rarement de racines courtes supprimées (Schier 1973a). La reproduction par drageons est stimulée par le brassage du sol et par la chaleur, une fois la dominance apicale rompue (Steneker 1974, Maini et Horton 1966). Généralement, les drageons émergent à moins de 10 m de l'arbre-mère même si les racines latérales atteignent 25 m de longueur; les drageons émergent des racines qui ont un diamètre variant de 0,5 à 2,5 cm et situées de 4 à 12 cm sous la surface du sol.

Les travaux de Garrett et Zahner (1964) ont pour la première fois démontré clairement la relation génétique qui existe entre un clone de peuplier et sa capacité à former des drageons et Zehngraff et von Bargen (1949) ont émis l'hypothèse que les réserves racinaires en hydrates de carbone non structuraux (H.C.N.S.) conditionnent la reproduction végétative du tremble. À partir de boutures de racines, Schier (1974) a montré qu'il existe d'importantes différences clonales dans la production de drageons. Schier et Zasada (1973) ont démontré que le nombre de drageons produits n'est pas corrélé à la teneur en H.C.N.S., ce qui ne veut pas nécessairement dire que les réserves en H.C.N.S. n'ont pas d'effet sur la densité de la reproduction végétative du tremble. À moins que les racines ne soient à la surface du sol, les drageons demeurent dépendants des réserves jusqu'à ce qu'ils émergent du sol, après quoi leur propre activité photosynthétique et la croissance racinaire leur confèrent une indépendance. Le patron saisonnier des réserves en H.C.N.S. affiche une teneur faible en début de saison de croissance, à cause des demandes des parties aériennes, puis indique une augmentation de la teneur en juillet pour culminer en septembre et décroître à l'automne (Schier et Zasada 1973). L'épuisement des réserves en H.C.N.S. pourrait limiter la

densité de venue des drageons, ce qui est susceptible de survenir lorsque le système racinaire des tiges-mères est profond ou que les drageons sont systématiquement détruits au fur et à mesure qu'ils émergent du sol. Par ailleurs, il existe des différences génétiques entre les clones de peuplier quant à leur teneur en H.C.N.S. (Schier et Johnston 1971).

Le développement de drageons est supprimé par les auxines transportées depuis les parties aériennes de l'arbre. Lorsque le transport des auxines est réduit ou discontinué, à la suite d'une coupe, d'un feu ou d'une défoliation de l'arbre, le niveau d'auxines dans les racines diminue. De plus, les cytokinines ne peuvent plus quitter les racines, ce qui augmente le rapport des cytokinines sur les auxines et stimule le drageonnement (Schier *et al.* 1985). Une proportion importante de la variation saisonnière du nombre de drageons produits s'explique par la teneur en auxines des racines-mères et par le clone étudié (Schier 1973b). En général, la teneur en auxines est la plus élevée en juin, période correspondant à une forte croissance aérienne, et la plus faible en automne lorsque les arbres entrent en dormance hivernale (Schier 1973b). Ainsi un drageonnement intense est associé à une faible teneur en auxines, ce qui survient à l'automne.

Cette régie hormonale de la formation des drageons semble liée à la température. Des températures élevées favorisent la production de cytokinines dans les racines et sont plutôt néfastes aux auxines, ce qui a pour résultat d'augmenter le rapport des cytokinines sur les auxines et donc le drageonnement (Schier *et al.* 1985). Une température du sol variant de 22 à 25° C est optimale pour la production de drageons, mais un surplus d'eau peut l'inhiber (Bell 1991). Il semble qu'un seuil de 16° C soit nécessaire pour stimuler la formation de drageons (Hungerford 1988). La lumière n'est pas nécessaire à la formation des drageons mais devient rapidement essentielle pour assurer leur croissance.

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT. Le peuplier faux-tremble atteint une hauteur variant de 13 à 20 m et un diamètre de 20 à 25 cm. Bien que ce soit une espèce de grande longévité (200 ans), la pourriture envahie la tige entre l'âge de 55 et 90 ans, conduisant à son déclin (Haeussler et Coates 1986). Au Utah, des mesures continues de parcelles permanentes établies en 1913-1914 dans des peuplements de tremble âgés de 40 à 70 ans, permettent de préciser que la surface terrière culmine à l'âge de 80 ans puis décroît à compter de 100 ans; au fur et à mesure que le peuplement vieillit, le nombre de tiges diminue. De plus, il est intéressant de noter que les peuplements éclaircis entre les âges de 40 et de 70 ans renferment à maturité plus de tiges,

mais plus petites, et affichent une plus grande surface terrière que les peuplements qui n'ont pas été éclaircis (Mueggler 1994). Au Michigan, une étude réalisée sur une période de 41 ans a montré cinq patrons de changements pour quatre parcelles permanentes établies en 1938 dans des peuplements pionniers de peupliers (*P. grandidentata* et *P. tremuloides*). Pour les quatre parcelles, un déclin de la dominance des peupliers a été observé au cours de la période. Les patrons de succession observés sont en étroite relation avec les caractéristiques reproductrices et les exigences physiologiques des espèces. Sur les sols mésiques, Roberts et Richardson (1985) notent un délai au recrutement de la régénération de succession qui prend place principalement dans les trouées formées par la sénescence de peupliers. Sur les sols secs mésiques, le couvert forestier demeure relativement peu dense permettant un recrutement continu de semis (notamment *P. resinosa* et *P. strobus*).

Si les conditions de germination sont favorables et selon les stations, le semis atteint 5 à 8 cm de hauteur la première année, de 0,7 à 1,5 m la troisième année et 4,5 m la dixième année. En Alaska, Zasada *et al.* (1981) ont mesuré une hauteur maximale de 27,5 cm chez des semis âgés de trois ans. Selon Vézina et Roberge (1981), la croissance annuelle moyenne est de 60 cm. Cependant, Schier et Johnston (1971) ont étudié la croissance en hauteur de trois clones de peuplier au Utah, âgés de 33, 68 et 83 ans, et ont mesuré une croissance annuelle de 23,2 cm, 11,6 cm et 18,9 cm respectivement. Des études ultérieures réalisées sur d'autres clones confirment ces rythmes annuels de croissance en hauteur (Schier et Zasada 1973). Par ailleurs, il a été clairement établi qu'il existe une relation positive entre le taux moyen de croissance d'un clone et son degré d'hétérozygotie (Mitton et Grant 1980). Au Colorado, Grant et Mitton (1979) ont trouvé d'une part que les clones mâles sont plus communs sur des stations d'altitude et les clones femelles se trouvent davantage à de faibles altitudes et, d'autre part, que les clones femelles ont une croissance radiale plus rapide que les clones mâles, principalement aux plus faibles altitudes.

Le peuplier, à l'instar d'autres feuillus de lumière de début de succession (peuplier à grandes dents et cerisier de Pennsylvanie) peut croître durant toute la saison comprise entre les gels (Marks 1975). Toutefois, la chute des feuilles peut survenir suivant des écarts de plusieurs jours entre les clones, ce qui aide à les délimiter (Steneker et Wall 1970). D'ailleurs, la coloration automnale des feuilles varie entre les clones; certains (cas décrit au Colorado) peuvent même revêtir une coloration rougeâtre due à la présence de deux pigments anthocyanes qui sont

absents des clones dont les feuilles deviennent jaunes (Chang *et al.* 1989). Dans une étude réalisée dans le nord-est de l'Ontario, Brumelis et Carleton (1988) ont montré que le peuplier a une croissance supérieure sur des stations dont le rapport du carbone sur l'azote est inférieur à 25; sinon l'épinette noire et le sapin baumier sont avantagés sur les stations où le rapport du carbone sur l'azote est supérieur à 40.

Les drageons produits en grand nombre à la suite d'une coupe ou d'un feu peuvent atteindre deux mètres la première année, pour ensuite connaître un rythme de croissance annuel de 30 à 60 cm (Steneker 1976). Les drageons demeurent reliés au système racinaire d'origine et plus ou moins dépendants de celui-ci, mais forment de nouvelles racines principales qui peuvent atteindre 4,7 m en dix semaines (Perala 1990). La compétition intraspécifique équilibre la densité du jeune peuplement issu de drageons (Garrett et Zahner 1964, Steneker 1976). Il importe de noter que la diminution de la densité d'une population n'est pas le seul fait de la compétition. Shepperd (1993) a clairement démontré que la mortalité (ou la survie) de drageons survient chez des groupes plutôt que chez des individus et principalement à l'âge de trois ans. Ces groupes de drageons sont en contact les uns avec les autres par des connections racinaires qui peuvent persister au moins 14 ans. Avec le vieillissement, les tiges deviennent indépendantes même si les connections demeurent. Dans des tremblaies âgées de 8, 14, 32 et 63 ans, toutes issues de coupes et régénérées naturellement, Ruark et Bockheim (1988), dans le nord du Wisconsin, ont trouvé que la production culmine entre les âges de 18 et 32 ans et qu'au cours de cette succession secondaire, le rapport du système racinaire aux parties aériennes du couvert de tremble a diminué. La biomasse foliaire atteint un plateau entre 18 et 32 ans, de même que l'indice de surface foliaire qui varie alors de 2,1 à 4,1 (en général, les espèces feuillues de la zone tempérée ont des valeurs qui varient de 4 à 6, bien que les feuillus de lumière aient des valeurs inférieures).

Le système racinaire du tremble est très étendu; généralement, les racines se retrouvent entre 1,0 et 1,5 m dans le sol, mais peuvent pénétrer jusqu'à 2,2 m et s'étendre sur plusieurs mètres (Haeussler et Coates 1986).

À l'instar d'autres espèces feuillues et contrairement aux conifères, le tremble est relativement résistant à des irradiations chroniques de type gamma jusqu'à un certain seuil, au delà duquel l'espèce est détruite (Amiro 1994).

Considérations d'aménagement

APRÈS UNE COUPE. Le peuplier envahit très rapidement le parterre d'une coupe à blanc (White 1991) et la densité maximale de drageons est atteinte après deux ans (Ek et Brodie 1975). La vigueur de la régénération est plus grande dans les stations récoltées en hiver, comparativement aux récoltes d'été (Bates *et al.* 1993). Toutefois, Peterson *et al.* (1989) notent que l'effet de la saison de coupe devient négligeable après deux à trois ans. Cet effet de courte durée peut être attribué au fait qu'après une coupe d'hiver, les drageons bénéficient d'une saison de croissance entière, comparativement à une coupe effectuée en été. Toutefois, Ek et Brodie (1975) ayant tenu compte de ce facteur dans leur étude, ont noté 17 % moins de drageons lorsque la coupe est effectuée l'été plutôt que l'hiver, après deux saisons de croissance. D'autres études montrent une situation inverse, où le drageonnement a été plus intense à la suite d'une coupe d'été, comparativement à une coupe d'hiver (Bella 1986, Bella et DeFranceschi 1972), ce qui peut être attribué à des conditions plus favorables (moins de compétition interspécifique et une plus forte température du sol). Que ce soit pour promouvoir ou maîtriser une seconde venue du tremble après une coupe, il importe d'appliquer des traitements liés à l'écologie et à la physiologie de l'espèce. À cette fin, Weber (1990) a réalisé, près de Petawawa en Ontario, les traitements suivants dans de jeunes (20 ans) peuplements de tremble et de peuplier à grandes dents, en relation avec le débourrement : 1) un feu avant le débourrement; 2) un feu après; 3) une coupe avant; et 4) une coupe après le débourrement. Après trois ans, le plus grand nombre de tiges à l'hectare est associé au traitement n° 3 (12 000 tiges/ha), suivi du n° 4 (9 000 tiges/ha), puis du n° 2 (4 000 tiges/ha) et du n° 1 (2 000 tiges/ha). Les mesures des éléments nutritifs et de la respiration du sol ont confirmé la forte résilience des peupleraies aux interventions humaines.

Une étude comparative de la végétation ligneuse de 131 peuplements issus de coupes à blanc de pessières à épinette noire et de 250 peuplements régénérés à la suite de feux naturels a été réalisée en Ontario par Carleton et MacLellan (1994). Il appert de façon évidente que le type et l'intensité des perturbations en forêt boréale déterminent des patrons de rétablissement différents. Ainsi, le tremble est, de loin, plus fréquent et abondant (nette dominance) dans les peuplements issus de coupe que dans ceux issus de feux.

À l'Institut forestier national de Petawawa, Hendrickson (1988) a trouvé, deux et quatre ans après une exploitation, respectivement 4 370 et 4 130 tiges/ha après une coupe par arbres entiers, comparativement à 2 280 et 2 666 tiges/ha après une coupe conventionnelle. Les concentrations foliaires en N, K, Ca et Mg étaient significativement inférieures sur les stations de coupe par arbres entiers par rapport à celles qui avaient été exploitées conventionnellement. L'auteur souligne qu'une coupe par arbres entiers peut favoriser la domination d'une station par les peupliers qui prélèvent une grande quantité de N; si la station est de faible fertilité, la croissance initiale rapide sera suivie d'un déclin ou d'une stagnation et la culture de conifères y serait préférable.

L'âge de coupe du peuplement-mère est susceptible d'influencer la venue par drageonnement d'un second peuplement, ce qui a des conséquences sur les stations où le tremble est cultivé en courtes rotations. D'un point de vue physiologique, la période minimale de rotation pendant laquelle le drageonnement peut être maintenu est de 15 ans (Berry et Stiell 1978, Perala 1979, Stiell et Berry 1986). Plus la rotation est de courte durée, plus la probabilité d'occurrence de la pourriture racinaire causée par l'armillaire (*Armillaria mellea*) augmente (Stanosz et Patton 1987a,b, Stiell et Berry 1986). Ces auteurs notent qu'une augmentation de l'infection par l'armillaire peut limiter sérieusement la production des peuplements à venir et donc aussi limiter le nombre de rotations sur une station donnée. Les travaux de Stanosz et Patton (1987a,b) ont montré que le taux d'infection par l'armillaire augmente pour des rotations de récolte de tremblais inférieures à 13 ans; l'effet de rotations plus prolongées sur l'infection par l'armillaire n'est pas connu. Par ailleurs, Safford et Czapowskyj (1986) soulignent qu'une fertilisation azotée, bien que profitable à la croissance, augmente la mortalité dans un jeune peuplement de tremble, alors que la chaux a tendance à la réduire, selon des observations réalisées sur une période de dix ans. Il semble qu'une fertilisation azotée stimule la virulence de l'armillaire alors que la chaux la réduit.

La production de drageons, un an après la coupe, peut atteindre 150 000 tiges/ha bien qu'une forte compétition en élimine une quantité importante au cours des cinq premières années. Des densités de 10 000 tiges/ha à l'âge de 10 à 15 ans sont toutefois relativement communes (Doucet 1989). Ces drageons demeurent dépendants du système racinaire de l'arbre-mère; ils apparaissent au cours des deux années suivant la coupe et peuvent atteindre un mètre de hauteur la seconde année (Schier et Campbell 1978). En Abitibi, Lavertu *et al.* (1994) ont notamment

étudié le taux d'établissement, de croissance et de mortalité juvénile de drageons issus de coupes forestières. Après deux saisons de croissance, les auteurs notent une production moyenne estimée à 37 541 drageons par hectare, où la mortalité a varié de 32 à 62 % la première année et de 9 à 27 % la seconde année. Un an après la coupe, les drageons ont atteint des hauteurs variant de 95 à 149 cm entre les diverses parcelles d'étude et de 175 à 289 cm après trois ans. À la station forestière de Petawawa, en Ontario, Pollard (1972) a estimé la biomasse aérienne de peuplements de peuplier âgés de 6, 15 et 52 ans à respectivement 21 500, 51 200 et 91 800 kg/ha; de fortes productivités en bas âge sont associées à la présence d'un système racinaire déjà bien développé. L'augmentation de la lumière et de la chaleur occasionnée par la coupe stimule l'émergence et la croissance des drageons (Fowells 1965, Haeussler et Coates 1986, Baker 1989). Dans une forêt mixte, le peuplier produit entre 12 400 et 14 800 tiges/ha de drageons après une coupe (Perala 1972). Toutefois, ce nombre est fortement réduit durant le développement du jeune peuplement de tremble, résultat d'une forte compétition; le taux de mortalité est en relation directe avec la densité initiale des drageons (Bella et DeFranceschi 1972, Ek et Brodie 1975), plus qu'avec la qualité du site (Bates *et al.* 1989). Même si le peuplement coupé ne renferme que très peu de tiges de peuplier, ses drageons peuvent occuper la station pour autant que la densité du système racinaire soit adéquate (Schier *et al.* 1985). Les études de Doucet (1979), réalisées dans la région de Rimouski, indiquent qu'une régénération du tremble sera obtenue pour autant que le peuplement renferme au moins 5 m²/ha de surface terrière en peuplier avant la coupe et que l'espacement entre les tiges ne dépasse pas 8 à 10 m. L'auteur souligne de plus que les traitements visant à stimuler la production de drageons (élimination des déchets de coupe ou scarifiage) ne se sont pas distingués de la coupe totale, pour les conditions décrites dans l'étude. À la suite d'une étude de trois ans réalisée en Abitibi dans divers peuplements, suivant une chronoséquence de 46 à 230 ans depuis le dernier feu, Lavertu *et al.* (1994) ont réfuté les hypothèses voulant : 1) que la production de drageons, après une coupe, décroisse avec l'avancement dans la succession, conséquence d'un système racinaire en déclin; 2) que la production de drageons, après une coupe, soit corrélée avec le nombre de tiges de peuplier présentes avant la coupe, leur âge et leur densité racinaire. En conséquence, la coupe de peuplements renfermant du peuplier est fortement susceptible de conduire à la venue de drageons, même lorsque les tiges résiduelles de peuplier ne représentent plus qu'une très faible surface terrière.

Bien que la compétition intraspécifique explique une part importante de la mortalité juvénile des drageons, des dommages causés par des insectes et des maladies (brûlure des pousses, galles et chancres) sont une cause importante de mortalité (Perala 1984). Sur les stations où le tremble est cultivé, Perala (1984) recommande d'attendre au moins l'âge de quatre ans pour effectuer une première sélection de tiges d'avenir, car des drageons dominants ou co-dominants peuvent rapidement perdre leur statut privilégié à la suite de dommages.

À la suite d'une coupe et d'un brûlage dirigé, Scheiner *et al.* (1988) ont montré que le tremble n'envahit la station que par reproduction végétative. Une défoliation importante occasionnée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) favorise la venue de feuillus de lumière, dont le tremble (Batzer et Popp 1985). Douze ans après une coupe partielle (67 % du couvert enlevé), Schier et Smith (1979) ont dénombré 61 % moins de drageons que sur les stations coupées complètement; la croissance y était de 13 % inférieure.

En Abitibi, après une coupe, Harvey et Bergeron (1989) ont trouvé le peuplier associé à toutes les stations à l'étude, mais principalement sur des dépôts argileux.

Une aire de coupe comprenant une grande quantité de résidus peut parfois aider à réduire le drageonnement à cause de l'ombrage créé ou des plus basses températures du sol (Steneker 1976), mais cet effet n'est souvent que de courte durée, le temps nécessaire aux débris pour se décomposer (Zasada et Tappeiner 1969). En Saskatchewan, Bella (1986) a montré que l'effet produit par les différentes densités initiales des résidus de coupe sur la densité du tremble avait disparu après 17 ans.

FEU. Le peuplier faux-tremble est une espèce adaptée à un environnement où le feu est récurrent. En Abitibi, près du lac Duparquet, Bergeron et Charron (1994) ont réalisé une analyse dendroécologique d'un peuplement âgé de 75 ans issu d'un peuplement de conifères détruit par le feu. Il appert que le tremble a rapidement occupé la station après le feu, principalement par voie végétative, et qu'il formera vraisemblablement, en association avec le bouleau blanc, un peuplement mixte avec les conifères en émergence, compte tenu d'un recrutement dans les trouées. À la suite d'un feu, les plus fortes températures du sol et l'augmentation de la lumière disponible stimulent l'émergence des drageons (Rouse 1986); la reproduction par semences après un feu, quoique possible, sera rare à cause des mauvaises conditions d'humidité à la surface du

sol (Rouse 1986). Après un brûlage dirigé utilisé en préparation du terrain, les drageons apparaissent en plus grand nombre la seconde année alors qu'ils atteignent une hauteur qui dépasse 50 cm; ces drageons proviennent de racines d'arbres-mères plus profondes suivant l'intensité du feu (Schier et Campbell 1978). À la suite d'un feu intense, les racines-mères qui produisent des drageons se retrouvaient à 10 cm de profondeur, comparativement à 6 cm pour un brûlage dirigé de faible intensité (Schier et Campbell 1978). Une étude réalisée par Brown et DeByle (1987) a montré qu'en moyenne les drageons proviennent d'une profondeur de 5,5 cm et 5,8 cm pour des feux de faible intensité ou modérés, respectivement, et de 9 cm pour des feux de forte intensité. Sans égard à l'intensité, les drageons ont été formés à une profondeur moyenne de 6,6 cm (soit de 0,2 à 18 cm), et à une densité variant de 9 880 à 57 770/ha, après un an et variant de 7 060 à 21 240/ha, quatre ans après le feu. Des températures suffisamment élevées pour détruire le système racinaire du tremble pénètrent rarement à plus de 1 à 2,5 cm de profondeur dans le sol (Horton et Hopkins 1965). Le brûlage n'est pas une méthode conseillée pour maîtriser une régénération de drageons, étant donné leur faible inflammabilité et la difficulté à obtenir des conditions favorables (Perala 1974). Par ailleurs, une étude de la susceptibilité du tremble à périr, à un niveau de probabilité de 90 %, à la suite d'un feu de forêt a montré que les flammes doivent atteindre 10 cm pour un arbre dont le DHP est de 10 cm et 60 cm pour un arbre de 25 cm de DHP (Brown et DeByle 1987).

Au cours des six années qui ont suivi des feux naturels ou prescrits survenus dans le nord-est du Minnesota, dans des peuplements de pin gris, Ahlgren (1959) a trouvé que le recrutement du tremble par semis a été relativement rare et confiné aux endroits les plus humides où la nappe phréatique est près de la surface, en dépit d'une source de semences proche des aires brûlées. La germination a eu cours principalement la deuxième année et, à un degré moindre, la troisième année. L'émergence des drageons a eu lieu principalement un an après le feu et la croissance a été rapide dès la première année de sorte que les drageons dominaient toute autre végétation à la fin de la première année.

Un an après un brûlage dirigé, Bartos *et al.* (1991) au Wyoming ont dénombré de 34 000 à 147 000 drageons par hectare de peuplier faux-tremble; la population a ensuite chuté pour atteindre 2 100 à 49 300 à l'hectare après six ans, avec une nouvelle production variant de 100 à 1 000 drageons à l'hectare après six ans. La croissance en hauteur a été forte la première année (de 0,23 à 0,53 m), pour ensuite

décroître à 0,02-0,22 m/an (Bartos *et al.* 1991). Bartos et Mueggler (1981) ont expérimenté le brûlage de clones dépérissants de peuplier dans le but de les régénérer. Après trois ans, ils ont dénombré de 10 000 à 20 000 drageons/ha, soit l'équivalent du peuplement original. Toutefois, après 12 ans (Bartos *et al.* 1994), ces auteurs notent une forte suppression des drageons, résultat d'un broutage intensif par l'original. La densité atteinte est de 1 500 à 2 400 drageons à l'hectare, dont la hauteur moyenne est de 0,5 m.

Bien que le feu ne soit pas un agent de maîtrise efficace du drageonnement, Buckman et Blankenship (1965) ont montré que des brûlages au printemps et répétés sur plusieurs saisons (deux à trois) peuvent réduire la densité et l'abondance des drageons. À la suite du premier brûlage, ces auteurs ont dénombré une moyenne de 4 660 drageons à l'acre (1 acre = 4 047 m²) et 2 140 drageons à l'acre après un second brûlage. Sur une station de pins rouge et blanc de l'Ontario, Sidhu (1973a) note qu'un brûlage de faible intensité a stimulé la venue du peuplier.

PRÉPARATION DU TERRAIN. Un scarifiage a pour effet de stimuler le drageonnement (Ohmann 1982), puisqu'il permet d'obtenir de meilleures conditions de température du sol et d'ensoleillement. En Abitibi, près du lac Duparquet, Lavertu *et al.* (1994) ont étudié les relations entre le stade successional du peuplement coupé, le scarifiage (enlèvement manuel au râteau de la couche organique de surface pour exposer le sol minéral) et la production de drageons au cours des trois années subséquentes. Il appert qu'il n'existe pas de lien entre le stade successional du peuplement, le nombre de tiges de tremble dans celui-ci ou la densité racinaire du tremble et la production et la croissance des drageons. Ces résultats indiquent le potentiel de régénération du tremble même lorsque le peuplement est en position avancée dans la succession (présence importante de conifères). Les parcelles scarifiées produisent significativement plus de drageons que les parcelles témoins et davantage aux premiers stades successionnels; la scarification a permis d'atteindre des températures du sol plus élevées, ce qui a stimulé le drageonnement.

Une étude comparative de divers modes de préparation du terrain, réalisée dans le canton d'Hébecourt en Abitibi, indique que le tremble est beaucoup moins abondant à la suite d'un déblaiement d'hiver effectué sur des argiles modérément bien et imparfaitement drainées, comparativement au témoin; pour les autres types écologiques étudiés, les différences ne sont pas significatives (Durand *et al.* 1988).

Un traitement qui éliminerait le système racinaire pourrait assurer la maîtrise du peuplier (Haeussler et Coates 1986). Une régénération moins abondante est parfois corrélée avec une augmentation du nombre d'ornières et de l'intensité du scarifiage du sol (Bates *et al.* 1993). À titre d'exemple, une expérience réalisée dans le nord de l'Alberta par Sidhu *et al.* (1993) montre qu'une préparation intensive du terrain (double passage d'un disque) conduit à des réductions hautement significatives de la densité des tiges de tremble, mesurées au cours des trois années après le traitement. Un scarifiage réalisé tôt au printemps ou tard à l'automne favorise la survie et la croissance de drageons, comparativement à un scarifiage d'été (Perala 1972). Au Minnesota, Alban *et al.* (1994) notent que la compaction du sol ou l'enlèvement de la matière organique, ou ces deux variables combinées, conduisent après deux ans à réduire quelque peu le nombre, la hauteur et la biomasse des drageons, comparativement à des parcelles intactes. Toutefois, après quatre ans, les différences de densité entre les traitements s'atténuent et ne sont plus significatives en raison de la mortalité juvénile (Alban, communication personnelle). Dix ans après une scarification effectuée par barils et chaînes sur des stations envahies par des drageons âgés de trois ans, dans le nord de l'Ontario, Basham (1988) note que la croissance en hauteur s'est rétablie, mais que la croissance en diamètre demeure inférieure à celle du témoin, malgré que la croissance en hauteur soit inférieure à celle du témoin, quatre et six ans après le traitement (Basham 1982). Les nombreuses blessures survenues au niveau de la tige (entre 0 et 175 cm) et des racines ont provoqué des caries, de sorte que le peuplement sera de moindre qualité et vulnérable au chablis.

En général, le peuplier produit rapidement des drageons à la suite du mélange des couches organique et minérale et de l'exposition au soleil (Perala 1972). Le peuplier est favorisé sur les stations scarifiées par disques et dégagées par méthode manuelle, ou non dégagées; il est davantage restreint sur les stations préparées par méthode chimique et aussi dégagées par méthode chimique (Ohmann 1982). Une préparation du terrain qui blesse le système racinaire du peuplier peut restreindre la densité et la vigueur des drageons, résultat d'une infection plus étendue par l'armillaire. Dans le nord de l'Ontario, Weingartner (1980) a noté qu'une scarification avec barils et chaînes effectuée avant le drageonnement a conduit à une forte augmentation de la densité et de la distribution spatiale des drageons.

DÉGAGEMENT MANUEL. La coupe à toutes périodes de l'année résulte en une croissance rapide des drageons. Les drageons apparaissent rapidement

après la coupe ou au printemps de la saison suivante si la coupe est effectuée en période de dormance (Steneker 1976, Mueggler 1984). Une coupe réalisée durant la saison de croissance tend à diminuer le nombre de drageons (Sutton 1984). Toutefois, Steneker (1976) note que l'effet de la saison de coupe devient négligeable après deux à trois ans. Bella (1986) a aussi rapporté ce fait, cinq ans après la coupe. La production de drageons est proportionnelle à l'intensité du dégagement (Fowells 1965).

Un annelage des rémanents réduit l'émergence des drageons. Bancroft (1989) rapporte qu'un annelage réalisé entre les mois de mai et d'octobre, en Colombie-Britannique, a entraîné 89 % de mortalité après quatre ans; une autre étude a montré qu'aucun rejet n'est apparu, un an après un annelage réalisé en juin.

Au Utah, Schier et Smith (1979) ont trouvé qu'un annelage de toutes les tiges de peuplier d'une station a d'abord stimulé la venue de drageons. Après quatre ans, seulement 6 % des drageons étaient toujours vivants; après 12 ans, la station d'annelage n'avait que 307 drageons mesurant plus d'un mètre à l'hectare, comparativement à 14 320 drageons/ha sur une station de coupe totale. La stimulation initiale observée après un annelage s'explique par une augmentation temporaire du rapport des cytokinines sur les auxines. La mortalité subséquente s'explique par la détérioration des systèmes racinaires, et la diminution des réserves, les tiges prenant de un à trois ans pour mourir (Schier et Smith 1979).

DÉGAGEMENT CHIMIQUE.

- 2,4-D. Le peuplier est quelque peu tolérant à ce produit. Steneker (1976) a observé que l'application n'avait détruit que la partie aérienne. Après deux applications à une dose de 2,2 kg/ha, Bowes (1975) a obtenu un taux de maîtrise de 90 %. Cette même dose appliquée par voie terrestre ou aérienne ne maîtrise cependant pas le drageonnement (Bowes 1981). Une combinaison de deux traitements (feu + 2,4-D) donne de bons résultats (Bailey et Anderson 1979). Bowes (1991) a montré qu'un traitement au 2,4-D combiné à du dicamba appliqué sur des repousses de tremble de deux à quatre ans est efficace pour une maîtrise à long terme de l'espèce (cinq ans) et tout aussi efficace que deux ou trois applications annuelles consécutives. Bancroft (1989) rapporte que des injections de 2,4-D produisent des effets variables, tant sur la défoliation que sur la venue de drageons.
- Hexazinone. Le tremble est modérément susceptible au *Velpar-L*. Il faut de 12 à 14 l/ha pour réussir à le maîtriser sur un site de texture moyenne (Corcoran 1989). L'hexazinone appliqué à une dose ponctuelle de 480 mg (*spot*), ce qui correspond à 1,6 kg i.a./ha, a permis la maîtrise du peuplier quoique des drageons soient apparus la troisième année (Prasad et Feng 1990). Maass (1983) a obtenu de bons résultats de maîtrise du peuplier avec de l'hexazinone appliqué au printemps et aucun résultat satisfaisant lorsqu'il était appliqué à l'automne. Reynolds, Pitt *et al.* (1991) ont obtenu la meilleure maîtrise du peuplier avec une formulation granulaire d'hexazinone (2 kg/ha) appliquée au printemps ou à l'automne. De l'hexazinone appliqué en avril, mai ou juillet pour dégager une plantation de pin rouge au Minnesota a permis la maîtrise du tremble sans endommager l'espèce cultivée (Alm et Whorton 1988).
- Glyphosate. Le tremble est particulièrement sensible au glyphosate (Sutton 1984). Une dose de 1,0 kg i.a./ha est nécessaire pour le maîtriser. La meilleure période de pulvérisation se situe de la mi-juillet à la fin d'août (Sutton 1984, Perala 1985). L'injection de 2,0 ml/cm du diamètre de l'arbre donne également de bons résultats (Wile 1981). Bancroft (1989) rapporte les résultats de nombreuses études qui témoignent du succès obtenu par l'injection de glyphosate dans la tige du peuplier, par la défoliation obtenue ou l'émergence de drageons. Sept ans après un traitement au glyphosate, Whaley et Johnson (1992) ont constaté un retour du peuplier par drageonnement n'excédant pas 8 000 tiges/ha. Au Nouveau-Brunswick, après une saison de croissance, Pitt *et al.* (1992) ont obtenu des résultats satisfaisants (réduction de plus de 60 % du couvert) de maîtrise du peuplier à la suite d'une application aérienne de glyphosate. De faibles doses de glyphosate (0,04 à 0,5 kg/ha) appliquées deux fois sur une période de deux ans conduisent à un certain niveau de maîtrise du peuplier (Stasiak *et al.* 1991); les auteurs n'ont cependant pas évalué si le niveau atteint est suffisant pour une croissance optimale de l'espèce cultivée.
- Triclopyr. Le triclopyr maîtrise le peuplier faux-tremble. Maass et Arsenault (1986) ont démontré, dans le Maine, que le tremble a une susceptibilité moyenne au triclopyr appliqué en mai, juillet ou en août. Toujours dans le Maine, McCormack *et al.* (1981) notent que le triclopyr appliqué à des doses de 2,2 et 4,5 kg/ha conduit à une maîtrise efficace de *P. tremula*, dans des régénérations naturelles d'épinettes rouge et blanche, de pin blanc et de

sapin baumier. Par ailleurs, Perala (1980) souligne que du 2,4-D additionné de picloram conduit à une meilleure maîtrise du tremble que le triclopyr utilisé seul ou en combinaison avec l'un ou l'autre ou les deux de ces produits à la fois.

Interférence avec les espèces cultivées

Le peuplier faux-tremble est un sérieux compétiteur pour les conifères en régénération. La forte densité et la croissance rapide du peuplement de tremble contribuent à diminuer l'établissement des résineux intolérants à l'ombre.

Dans une plantation âgée de moins de dix ans, le tremble cause une forte compétition aux semis, principalement par l'interception de la lumière incidente, et aussi pour l'espace racinaire et aérien, les drageons ayant déjà l'avantage d'un système racinaire établi et développé (Lees 1966). Des conifères qui poussent sous un couvert de peuplier sont sujets à de sérieux dommages mécaniques (Kittredge et Gevorkiantz 1929), notamment lorsque les cimes se rejoignent (Lees 1966). De plus, les litières du peuplier faux-tremble exercent une activité allélopathique inhibitrice à l'endroit de la germination de plusieurs espèces, y compris des conifères (Younger *et al.* 1980, Ahlgren et Ahlgren 1981). En milieu boréal, le tremble et le pin gris sont souvent deux espèces associées au stade juvénile de la régénération. Une étude réalisée en Ontario a démontré que le tremble peut rapidement (trois ans) compromettre la croissance et la survie du pin gris (Farmer *et al.* 1988). Sur des stations situées en Alberta et en Saskatchewan, Lieffers *et al.* (1993) ont démontré qu'une semaine seulement après la coupe du tremble pour dégager une régénération d'épinette blanche, cette espèce a montré une augmentation de sa capacité photosynthétique, même si elle était supprimée (conditions ombragées) depuis environ six ans.

Rôle dans l'écosystème

Le peuplier contribue au maintien de la stabilité du sol. Il participe au prélèvement et à la mise en circulation d'éléments nutritifs, en particulier le calcium, le magnésium et l'azote (Bartos et DeByle 1981, Haeussler et Coates 1986). À la suite d'un feu, le tremble participe au maintien de la fertilité de la station en y prélevant les éléments nutritifs (MacLean et Wein 1977a). Par ailleurs, le peuplier est une espèce cultivée sur de nombreuses stations.

Contrairement à celui des conifères, le pouvoir tampon des feuilles du peuplier est relativement élevé. Il atteint une valeur maximale (soit 379 $\mu\text{equiv. H}^+/\text{g}$) au début de la saison de croissance, en mai, pour ensuite

décroître jusqu'en mi-juillet où il atteint une valeur minimale (soit 246 $\mu\text{equiv. H}^+/\text{g}$), puis s'accroît (Pylypec et Redmann 1984).

Le temps nécessaire à la mise en circulation des éléments nutritifs contenus dans les litières est toutefois important en regard de la productivité de la station. Dans le nord du Minnesota, des études portant sur le taux de décomposition d'une litière de tremble, montrent que la demi-vie des branches varie de 1 à 12 ans alors que celle du tronc varie de 2 à 14 ans. Pour le tronc, la décroissance en K est la plus rapide (la plus courte demi-vie, soit deux ans), suivie par Ca et Mg (demi-vie de six ans) et par P (demi-vie de 11 ans). Pour les branches, la décroissance en K est aussi la plus rapide (demi-vie d'un an), suivie par Mg (demi-vie de deux à trois ans), Ca (demi-vie de trois à quatre ans) et par P (demi-vie de trois à cinq ans) (Miller 1983). Dans le sud-ouest de l'Alberta, Lousier et Parkinson (1976) ont mesuré ou évalué que les pertes en poids sec des feuilles de la litière du tremble s'établissent à 26,2 % après 12 mois, à 40 % après 30 mois et à 58,7 % après 60 mois. Alors qu'il faut une période de 14,5 ans pour atteindre un taux de 95 % de perte de masse de la litière de feuilles, il faudra une période de 11,6 ans lorsque cette litière est mélangée à des feuilles d'aulne crispé (*Alnus crispa*), en raison d'un meilleur environnement chimique plutôt que physique du mélange de litières (Taylor *et al.* 1989).

Le chevreuil et l'orignal broutent le jeune peuplier. Un broutage intensif par le chevreuil peut même compromettre la venue d'un second peuplement de tremble (Mueggler et Bartos 1977). À court terme, Campa *et al.* (1992) ont étudié l'effet d'un broutage simulé sur le tremble et notent que les caractéristiques générales du peuplement ne sont pas altérées. La hauteur optimale que doit avoir le tremble pour constituer une source alimentaire estivale pour les jeunes chevreuils est de 1,58 m, et de 3,19 m pour les adultes (Rogers et McRoberts 1992); au-delà de ces dimensions, le tremble n'est plus accessible à l'animal. Une étude réalisée dans le Maine sur des stations défoliées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, ou défoliées puis coupées, ou défoliées, coupées puis brûlées, ou encore intactes, montre que le peuplier faux-tremble est moyennement brouté par le chevreuil (3,4 % du poids frais total des espèces consommées au cours d'un été) et brouté au-dessus de la moyenne par l'orignal (5,0 % du poids frais total des espèces consommées au cours d'un été) (Crawford *et al.* 1993). Une autre étude de préférence alimentaire réalisée dans le Maine, montre que les feuilles vertes du peuplier représentent 3,6 % de l'alimentation du chevreuil au cours des mois d'été (juillet et août) (Crawford 1982). Dans le sud-ouest du Québec (près

de Rigaud), Brown et Doucet (1991) ont trouvé que le tremble n'est que peu mais régulièrement brouté par le chevreuil.

Au Québec, en Abitibi-Ouest, Bourque (1982) a étudié de près la nutrition hivernale de l'orignal et souligne que l'essentiel du régime alimentaire (98,3 %) repose sur 15 espèces. Alors que les saules occupent de loin la première place (38,3 %), le tremble occupe la seconde place avec 11,1 %. Dans une étude de préférence alimentaire réalisée en début d'hiver chez l'orignal, Zach *et al.* (1982) ont montré que le peuplier vient en cinquième position, après le cornouiller, le sapin, les saules et l'érable rouge. En Ontario, Brusnyk et Gilbert (1983) ont estimé, sur une période de deux ans, que parmi dix espèces broutées par l'orignal, le noisetier, le bouleau à papier, l'érable à épis, le tremble et les saules ont représenté environ 87 % de la consommation. Pour une station, cette étude a classé le peuplier au huitième rang de préférence des dix espèces. Pour l'orignal, en hiver, la valeur nutritive (exprimée en énergie digestible) des saules et du peuplier est supérieure à celle du bouleau blanc (Schwartz *et al.* 1988). Jelinski et Fisher (1991) ont comparé la qualité nutritive de 24 clones provenant de l'Alberta et du Montana, en regard de la qualité nutritionnelle pour des cervidés. Les résultats indiquent que la majorité des clones fournissent un niveau adéquat de Ca, Mg, Mn et Zn, mais qu'un seul clone fournit un niveau adéquat de P. Bien que la teneur en Ca soit la plus variable entre les clones, elle demeure généralement supérieure aux besoins des animaux. De manière générale, la digestibilité est raisonnable en période hivernale et subvient aux besoins de l'animal mais aucun clone ne se démarque particulièrement, bien que des différences subtiles de la digestibilité puissent procurer des effets (Jelinski et Fisher 1991). Une étude de préférence d'habitat en fonction du sexe de l'orignal a été réalisée par Leptich et Gilbert (1989) dans le Maine. Il appert qu'un couvert de tremble, en été, est utilisé proportionnellement à sa disponibilité (ce qui signifie que ce type de couvert n'est pas particulièrement recherché) par des orignaux mâles, quelle que soit l'heure de la journée, alors que les orignaux femelles ne l'utilisent que très peu, lui préférant d'autres habitats. En Alaska, Miquelle et Van Ballenberghe (1989) soulignent que l'écorce du tremble peut faire partie du régime alimentaire de l'orignal lorsque la disponibilité d'une autre nourriture diminue, le contenu en protéines de l'écorce étant relativement faible. Ces auteurs notent également qu'un retrait important de l'écorce du tremble peut le faire mourir (effet d'annelage), ce qui est susceptible de modifier la composition du couvert forestier.

La régénération contribue aussi à la nourriture des campagnols, lièvres, castors et gélinottes. Les feuilles du peuplier constituent une nourriture appréciée des porcs-épics qui, en hiver, mangent son écorce (Banfield 1974). Cependant, des dommages à l'écorce causés par le porc-épic ne sont qu'occasionnellement observés et cet animal ne se retrouve que rarement sur le tremble durant la saison hivernale (Tenneson et Oring 1985). Une étude alimentaire du lièvre démontre qu'il existe un gradient latitudinal de préférence. Les ramilles matures sont consommées par le lièvre sans égard à leur origine géographique alors qu'il semble exercer une discrimination à l'endroit des ramilles juvéniles sur la base de leur origine; la préférence diminue avec une augmentation de la latitude (Swihart *et al.* 1994). Il semble qu'en milieu boréal l'espèce produise davantage de substances de défense au broutage hivernal qu'en milieu plus tempéré, en raison d'une plus faible disponibilité en éléments nutritifs qui favorise cette production (Bryant *et al.* 1983). Les travaux de Bryant *et al.* (1994) de même que ceux cités précédemment démontrent clairement l'existence d'un patron biogéographique de défense contre les brouteurs (notamment le lièvre) en milieu boréal. Les conclusions générales sont que la variation climatique qui s'est développée à travers l'Amérique du Nord subarctique après l'âge glaciaire a produit un patron géographique de l'évolution de la faune. Les effets sur la végétation ont influencé l'intensité du broutage sélectif par les mammifères en hiver, conduisant à un gradient biogéographique de défense chimique au stade juvénile contre le broutage hivernal.

Le castor utilise le tremble comme nourriture et aussi pour ses ouvrages. En Ontario, dans le parc Algonquin, Doucet *et al.* (1994) ont trouvé que le tremble est davantage conservé comme source de nourriture hivernale alors que d'autres espèces (des conifères et l'aulne rugueux) sont préférées pour la construction du barrage. Au cours d'une étude réalisée dans le nord du Minnesota, Johnston et Naiman (1990) ont montré que le diamètre maximum du tremble coupé par le castor est de 43,5 cm; la moyenne est cependant plus faible (10,2 à 13,9 cm). Les auteurs soulignent que la biomasse récoltée par castor et par année est en moyenne de 1,4 t/ha; la majorité de ces coupes demeurent sur le parterre. Les auteurs concluent que la consommation sélective par le castor aura pour effet de modifier la composition du peuplement au profit d'espèces évitées comme l'aulne rugueux ou l'épinette blanche. Malgré une valeur nutritionnelle plus élevée (contenu en protéines seulement), le castor évite les jeunes drageons et leur préfère des individus adultes, probablement à cause d'une substance secondaire de défense non identifiée qui se trouve en plus grande concentration chez de

jeunes individus (Basey *et al.* 1990). Une autre étude, réalisée cette fois dans le Parc des Grands Jardins, indique aussi que le peuplier est une espèce préférée par le castor. Le diamètre moyen des individus prélevés est de 21 cm (Bordage et Fillion 1988). Doucet et Fryxell (1993) ont démontré que la préférence du castor pour le peuplier est attribuable à un comportement qui cherche à maximiser l'énergie en choisissant une diète optimale. Cette équipe de recherche a démontré, pour la première fois, que la variation interspécifique du temps de rétention (digestion) d'une espèce influence les taux de consommation ou le gain énergétique, ce qui est susceptible d'influencer la composition végétale et donc la stabilité d'une population de castor dans un lieu donné. Par exemple, le temps de rétention du tremble est de 2,7 fois inférieur à celui de l'aulne rugueux et le castor alimenté en tremble en consomme 2,5 fois plus (en terme de biomasse) que celui alimenté en aulne rugueux (Fryxell *et al.* 1994).

Un couvert dense de peuplier constitue un abri d'hiver pour le lièvre (Banfield 1974). Il sert aussi d'endroit de nidification. Dans le sud-est du Vermont, Runde et Capen (1987) soulignent que la mésange à tête noire utilise des cavités du peuplier pour y faire son nid.

Enfin, il est intéressant de souligner qu'autrefois, les vastes populations de bison de l'Ouest canadien contribuaient, par leur occupation du territoire (brouillage et piétinement), à circonscrire l'aire de répartition du tremble. La disparition de ces troupeaux a encouragé, depuis les cent dernières années, l'extension du peuplier (Campbell *et al.* 1994).

Conclusion

La *Stratégie de protection des forêts du Québec* insiste sur le fait que nous devons concerter nos efforts pour réduire puis éliminer l'usage des phytocides chimiques aux cours de la phase d'établissement d'une régénération forestière. Il importe de rencontrer cet objectif tout en assurant la réussite de la phase d'établissement de la régénération, ce qui passe par une connaissance plus approfondie des effets des interventions sylvicoles sur la végétation associée à la régénération. La nature, l'intensité, le moment et la fréquence d'activités sylvicoles ont une influence sur les propriétés écologiques d'espèces de transition, en ce qui a trait à leur survie ou à leur degré d'occupation d'une station (Wagner et Zasada 1991). Si l'on ne tient pas compte des propriétés écologiques des espèces de transition et de leur sensibilité aux interventions sylvicoles, on ouvre facilement la voie à des séquences de succession qui nécessitent la mise en oeuvre de traitements, dont les dégagements ou les éclaircies.

Parallèlement à une connaissance approfondie de l'autécologie des espèces de transition et de son intégration aux activités sylvicoles, il importe de reconnaître les exigences des espèces cultivées, de la régénération, et plus particulièrement de sa tolérance à cette végétation. Cette tolérance passe par la compréhension du phénomène de la compétition et donc de la mise en oeuvre d'interventions qui visent à conserver un partage équilibré des ressources environnementales, entre la végétation de transition et l'espèce cultivée. La figure 4 illustre schématiquement ce concept.

Bien que cet ouvrage ne traite que de l'autécologie des espèces de transition, il se situe à l'intérieur du chemin critique menant à la maîtrise intégrée de la végétation. D'autres travaux, par exemple celui de Margolis et Brand (1990), ont identifié les concepts encadrant la phase d'établissement d'une régénération, alors que ceux de Jobidon (1992, 1994a) proposent une approche d'identification du statut compétitif basée sur le concept de la tolérance de l'espèce cultivée à la présence d'une végétation de transition. L'intégration des variables stationnelles (sol, air et eau) avec les variables biologiques (autécologie des espèces de compétition et caractéristiques des espèces cultivées) et aussi avec les variables anthropiques (méthode de coupe et de récolte, préparation du terrain et dégagement) constitue le modèle conceptuel de maîtrise intégrée de la végétation proposé par Jobidon (1994b). Il demeure que l'effort d'intégration doit se poursuivre, ce à quoi répond partiellement cet ouvrage, dans une orientation déjà identifiée dans la *Stratégie de Protection des forêts du Québec*. Cet ouvrage expose davantage des faits que des recettes; un premier niveau d'intégration serait d'en faire la concordance avec l'expérience du terrain, soit avec la connaissance qu'a le praticien de stations définies.

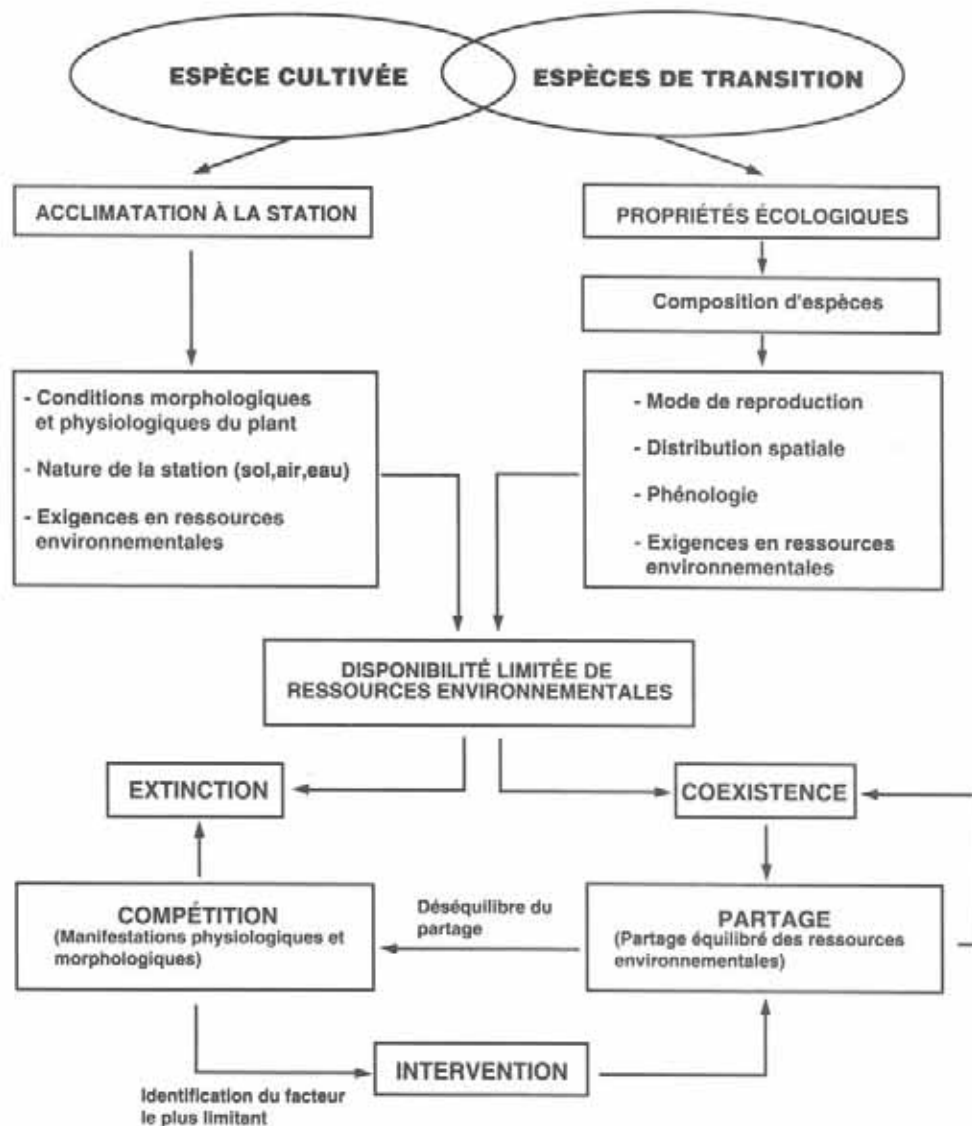


Figure 4. Représentation schématique de l'occupation partagée d'un même territoire par des espèces cultivées . Un déséquilibre du partage des ressources environnementales engendre un phénomène de compétition qu'il convient d'identifier pour y apporter, le cas échéant, un correctif qui se traduit par une intervention sylvicole appropriée aux conditions décrites en amont. D'après Jobidon (1994b).

Bibliographie

- Abbott, H.G., 1974. *Some characteristics of fruitfulness and seed germination in red maple*. Tree Planters' Notes 25 : 25-27.
- Abell, D.H. et Gilbert, F.F., 1974. *Nutrient content of fertilized deer browse in Maine*. J. Wildl. Manage. 38 : 517-524.
- Abrams, M.D. et Dickmann, D.I., 1982. *Early revegetation of clear-cut and burned jack pine sites in northern lower Michigan*. Can. J. Bot. 60 : 946-954.
- Abrazhko, M.A., 1989. *Growth characteristics of the Norway spruce understorey in subclimax communities*. Botanicheskii Zhurnal 74 : 885-890.
- Acsai, J. et Largent, D.L., 1983. *Ectomycorrhizae of selected conifers growing in sites which support dense growth of bracken fern*. Mycotaxon 16 : 509-518.
- Adams, A.B., Dale, V.H., Smith, E.P. et Kruckeberg, A.R., 1987. *Plant survival, growth form and regeneration following the 18 may 1980 eruption of Mount St. Helens, Washington*. Northwest. Sci. 61 : 160-170.
- Ahlgren, C.E., 1959. *Some effects of fire on forest reproduction in northeastern Minnesota*. J. For. 57 : 194-200.
- Ahlgren, C.E., 1960. *Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota*. Ecology 41 : 431-445.
- Ahlgren, C.E., 1979. *Buried seed in the forest floor of the boundary waters canoe area*. Univ. Minn., St. Paul, Minn., USA. Minn. For. Res. Notes No. 271. 4 p.

- Ahlgren, C.E. et Ahlgren, I.F., 1981. *Some effects of different forest litters on seed germination and growth*. Can. J. For. Res. 11 : 710-714.
- Alam, M.T. et Grant, W.F., 1971. *Pollen longevity in birch (Betula)*. Can. J. Bot. 49 : 797-798.
- Alban, D.H., 1977. *Influence on soil properties of prescribed burning under mature red pine*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., Res. Pap. NC-139. 8 p.
- Alban, D.H., 1982. *Effects of nutrient accumulation by aspen, spruce, and pine on soil properties*. Soil Sci. Soc. Am. J. 46 : 853-861.
- Alban, D.H., 1985. *Seasonal changes in nutrient concentration and content of aspen suckers in Minnesota*. For. Sci. 31 : 785-794.
- Alban, D.H., Host, G.E., Elioff, J.D. et Shadis, D., 1994. *Soil and vegetation response to soil compaction and forest floor removal after aspen harvesting*. USDA For. Serv., Res. Pap. NC-315. 8 p.
- Aldous, S.E., 1952. *Deer browse clipping study in the lake states region*. J. Wildl. Manage. 16 : 401-409.
- Allen, R.B. et Peet, R.K., 1990. *Gradient analysis of forests of the Sangre de Cristo Range, Colorado*. Can. J. Bot. 68 : 193-201.
- Alm, A.A. et Whorton, J.M., 1988. *Liquid hexazinone application over red pine seedlings*. North. J. Appl. For. 5 : 61-64.
- Amiro, B.D., 1994. *Response of boreal forest tree canopy cover to chronic gamma irradiation*. J. Environ. Radioactivity 24 : 181-197.
- Amthor, J.S., Gill, D.S. et Bormann, F.H., 1990. *Autumnal leaf conductance and apparent photosynthesis by saplings and sprouts in a recently disturbed northern hardwood forest*. Oecologia 84 : 93-98.
- Anonyme, 1988. *Efficacy of glyphosate in controlling competing vegetation in Nova Scotia*. Dept. Lands and For., Can., For. Res. Rep. No. 3. 8 p.
- Anonyme, 1989. *Control of raspberry and grass with liquid hexazinone in Nova Scotia*. Nova Scotia Dept. Lands and For., Can., For. Res. Rep. No. 9. 7 p.
- Archibold, O.W., 1979. *Buried viable propagules as a factor in postfire regeneration in northern Saskatchewan*. Can. J. Bot. 57 : 54-58.
- Archibold, O.W., 1980. *Seed input into a postfire forest site in northern Saskatchewan*. Can. J. For. Res. 10 : 129-134.
- Auchmoody, L.R., 1979. *Nitrogen fertilization stimulates germination of dormant pin cherry seed*. Can. J. For. Res. 9 : 514-516.
- Auclair, A.N.D., 1983. *The role of fire in lichen-dominated tundra and forest-tundra*. Dans : R.W. Wein et D.A. MacLean (éd.). *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. SCOPE Vol. 18, J. Wiley & Sons Ltd., Toronto, Ont. : 235-253.
- Babeux, P. et Maufette, V., 1994. *The effects of early and late spring cuts on the sprouting success of red maple (Acer rubrum) in northwestern Quebec*. Can. J. For. Res. 24 : 785-791.
- Bailey, A.W. et Anderson, H.G., 1979. *Brush control on sandy rangelands in central Alberta*. J. Range Manage. 32 : 29-32.
- Bailey, J.A. et Hoogland, D., 1984. *The response of Epilobium species to a range of soil and foliar acting herbicides*. Asp. Appl. Biol. 8 : 43-52.
- Baker, R.W., 1989. *Site preparation and aspen control in the SBS*. Dans : Scrivener, B.A. et MacKinnon, J.A. (éd.). *Learning from the past – looking to the future*. Proc. Northern Silviculture Committee's 1988 Workshop, Feb. 2-3, 1988. Prince George, B.C., FRDA Rep. 030. 140 p.
- Bakuzis, E.V. et Hansen, H.L., 1959. *A provisional assessment of species synecological requirements in Minnesota forests*. Univ. Minn., St. Paul, Minn., Minn. For. Notes No. 84. 2 p.
- Balisky, A.C. et Burton, P.J., 1993. *Distinction of soil thermal regimes under various experimental vegetation covers*. Can. J. Soil Sci. 73 : 411-420.
- Bancroft, B., 1989. *Response of aspen suckering to pre-harvest stem treatments : a literature review*. B.C., FRDA Rep. 087. 55 p.
- Banfield, A.W.F., 1974. *The mammals of Canada*. Univ. Toronto Press, Toronto, Ont.

- Barclay-Estrup, P., 1970. *The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. II. Changes in biomass and shoot production during the Calluna cycle.* J. Ecol. 58 : 243-249.
- Barnes, B.V., 1966. *The clonal growth habit of American aspens.* Ecology 47 : 439-447.
- Barrett, J.W., Farnsworth, C.E. et Rutherford, W., 1962. *Logging effects on regeneration and certain aspects of microclimate in northern hardwoods.* J. For. 60 : 630-639.
- Bartos, D.L. et DeByle, N.V., 1981. *Quantity, decomposition, and nutrient dynamics of aspen litterfall in Utah.* For. Sci. 27 : 381-390.
- Bartos, D.L. et Mueggler, W.F., 1981. *Early succession in aspen communities following fire in western Wyoming.* J. Range Manage. 34 : 315-318.
- Bartos, D.L., Brown, J.K. et Booth, G.D., 1994. *Twelve years biomass response in aspen communities following fire.* J. Range manage. 47 : 79-83.
- Bartos, D.L., Mueggler, W.F. et Campbell, R.B., Jr., 1991. *Regeneration of aspen by suckering on burned sites in western Wyoming.* USDA For. Serv., Intermountain Res. Stn., Res. Pap. INT-448.10 p.
- Basey, J.M., Jenkins, S.H. et Miller, G.C., 1990. *Food selection by beavers in relation to inducible defenses of Populus tremuloides.* Oikos 59 : 57-62.
- Basham, J.T., 1982. *Scarification of 3-year old aspen suckers : 4- and 6-year effects on, and a preliminary forecast of the internal pathological quality of the survivors.* Can. For. Serv., Info. Rep. O-X-341.
- Basham, J.T., 1988. *Decay and stain 10 years later in aspen suckers subjected to scarification at age 3.* Can. J. For. Res. 18 : 1507-1521.
- Baskerville, G.L., 1961. *Response of young fir and spruce to release from shrub competition.* Can. Dept. Forest., For. Res. Div., Tech. Note No. 98. 14 p.
- Basset, I.J., Holmes, R.M. et MacKay, K.H., 1961. *Phenology of several plant species at Ottawa, Ontario, and an examination of the influence of air temperatures.* Can. J. Plant Sci. 41 : 643-652.
- Bates, P.C., Blinn, C.R. et Alm, A.A., 1993. *Harvesting impacts on quaking aspen regeneration in northern Minnesota.* Can. J. For. Res. 23 : 2403-2412.
- Bates, P.C., Blinn, C.R., Alm, A.A. et Perela, D.A., 1989. *Aspen stand development following harvest in the lake states region.* North. J. Appl. For. 6 : 178-183.
- Batzer, H.O. et Popp, M.P., 1985. *Forest succession following a spruce budworm outbreak in Minnesota.* For. Chron. 61 : 75-80.
- Bazzaz, F.A. et Miao, S.L., 1993. *Successional status, seed size, and responses of tree seedlings to CO₂, light, and nutrients.* Ecology 74 : 104-112.
- Bazzaz, F.A., Coleman, J.S. et Morse, S.R., 1990. *Growth responses of seven major co-occurring tree species of the northeastern United States to elevated CO₂.* Can. J. For. Res. 20 : 1479-1484.
- Bédard, J., Crête, M. et Audy, E., 1978. *Short-term influence of moose upon woody plants of an early seral wintering site in Gaspé Peninsula, Quebec.* Can. J. For. Res. 8 : 407-415.
- Bell, F.W., 1991. *Critical silvics of conifer crop species and selected competitive vegetation in northwestern Ontario.* NWFTDU Tech. Rep. No. 19. 177 p.
- Bella, I.E., 1986. *Logging practices and subsequent development of aspen stands in east-central Saskatchewan.* For. Chron. 62 : 81-83.
- Bella, I.E. et DeFranceschi, J.P., 1972. *The effect of logging practices on the development of new aspen stands, Hudson Bay, Saskatchewan.* Can. For. Serv., North. For. Res. Cent., Int. Rep. NOR-X-33. 12 p.
- Belleau, F. et Collin, G., 1993. *Composition of the essential oil of Ledum groenlandicum.* Phytochem. 33 : 117-121.
- Bergeron, Y. et Charron, D., 1994. *Postfire stand dynamics in southern boreal forest (Québec) : A dendroecological approach.* Ecoscience 1 : 173-184.
- Bergerud, A.T., 1972. *Food habits of Newfoundland caribou.* J. Wildl. Manage. 36 : 913-923.

- Bergmann, J.H. et Born, M., 1979. *Treatment of Rubus idaeus in young Scots pine stands in the lowlands region of E. Germany*. Beitrage fur die Forstwirtschaft 13 : 144-147.
- Berry, A.B. et Stiell, W.M., 1978. *Effect of rotation length on productivity of aspen sucker stands*. For. Chron. 54 : 265-267.
- Bertsch, A., 1983. *Nectar production of Epilobium angustifolium L. at different air humidities; nectar sugar in individual flowers and the optimal foraging theory*. Oecologia (Berl.) 59 : 40-48.
- Bicknell, S.H., 1982. *Development of canopy stratification during early succession in northern hardwood*. For. Ecol. Manage. 4 : 41-51.
- Bjorkbom, J.C., 1971. *Production and germination of paper birch seed and its dispersal into a forest opening*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Pap. NE-209. 14 p.
- Bjorkbom, J.C., 1972. *Stand changes in the first 10 years after seedbed preparation for paper birch*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Pap. NE-238. 10 p.
- Bjorkbom, J.C., 1973a. *Response of paper birch seedlings to nitrogen, phosphorus, and potassium*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Note NE-157. 4 p.
- Bjorkbom, J.C., 1973b. *The effects of various combinations of nitrogen, phosphorus, and potassium on paper birch seedling growth*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Note NE-158. 4 p.
- Bjorkbom, J.C., Marquis, D.A. et Cunningham, F.E., 1965. *The variability of paper birch seed production, dispersal, and germination*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Pap. NE-41. 8 p.
- Bockheim, J.G., Jepsen, E.A. et Heisey, D.M., 1991. *Nutrient dynamics in decomposing leaf litter of four tree species on a sandy soil in northwestern Wisconsin*. Can. J. For. Res. 21 : 803-812.
- Boileau, F., Crête, M. et Huot, J., 1994. *Food habits of the Black Bear, Ursus americanus, and habitat use in Gaspésie Park, Eastern Québec*. Can. Field Nat. 108 : 162-164.
- Boivin, G. et Benoît, D.L., 1987. *Predicting onion maggot (Diptera anthomyiidae) flights in southwestern Quebec using degree days and common weeds*. Phytoprotection 68 : 65-70.
- Bordage, G. et Filion, L., 1988. *Analyse dendroécologique d'un milieu marin fréquenté par le castor (Castor canadensis) au mont du Lac-Des-Cygnés (Charlevoix, Québec)*. Naturaliste Can. 115 : 117-124.
- Borgman, C.A. et Mudge, K.W., 1986. *Factors affecting the establishment and maintenance of Titan red raspberry root organ cultures*. Plant Cell, Tissue and Organ Culture 6 : 127-137.
- Bouchard, A.R., 1986. *La végétation, les sols et la productivité fruitière du Vaccinium angustifolium et V. myrtilloides dans les bleuetières du Saguenay-Lac-Saint-Jean*. Naturaliste Can. 113 : 125-133.
- Bourque, C., 1982. *Les variations de l'habitat et du régime alimentaire de l'orignal (Alces alces) avec la progression de l'hiver en Abitibi-ouest*. Thèse de maîtrise, Université de Montréal. 153 p.
- Bowes, G.G., 1975. *Control of aspen and prickly rose in recently developed pastures in Saskatchewan*. J. Range Manage. 28 : 227-229.
- Bowes, G.G., 1981. *Control of aspen regrowth in western Canada when there is an understory of established alfalfa*. J. Range Manage. 34 : 412-415.
- Bowes, G.G., 1991. *Long-term control of aspen poplar and western snowberry with dicamba and 2,4-D*. Can. J. Plant Sci. 71 : 1121-1131.
- Bramble, W.C. et Byrnes, W.R., 1983. *Thirty years of research on development of plant cover on an electric transmission right-of-way*. J. Arboric. 9 : 67-74.
- Braun, J.W., Garth, J.K.L. et Brun, C.A., 1989. *Distribution of foliage and fruit in association with light microclimate in the red raspberry canopy*. J. Hortic. Sci. 64 : 565-572.
- Broderick, D.H., 1990. *The biology of Canadian weeds. 93. Epilobium angustifolium L. (Onagraceae)*. Can. J. Plant Sci. 70 : 247-259.

- Brown, B.A. et Hansen, H.L., 1954. *Some observations of speckled alder regeneration and growth habits*. Univ. Minn., St. Paul, Minn., USA. Minn. For. Notes No. 27. 2 p.
- Brown, D., 1992. *Estimating the composition of a forest seed bank : a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods*. Can. J. Bot. 70 : 1603-1612.
- Brown, D., 1994. *The development of woody vegetation in the first 6 years following clear-cutting of a hardwood forest for a utility right-of-way*. For. Ecol. Manage. 65: 171-181.
- Brown, D.T. et Doucet, G.J., 1991. *Temporal changes in winter diet selection by white-tailed deer in a northern deer yard*. J. Wildl. Manage. 55 : 361-376.
- Brown, J.K. et DeByle, N.V., 1987. *Fire damage, mortality, and suckering in aspen*. Can. J. For. Res. 17 : 1100-1109.
- Brown, K.A., 1985. *Acid deposition : effects of sulphuric acid at pH 3 on chemical and biochemical properties of bracken litter*. Soil Biol. Biochem. 17 : 31-38.
- Brown, K.R., 1991. *Carbon dioxide enrichment accelerates the decline in nutrient status and relative growth rate of Populus tremuloides Michx. seedlings*. Tree Physiol. 8 : 161-173.
- Brown, W.K. et Theberge, J.B., 1990. *The effect of extreme snowcover on feeding-site selection by woodland caribou*. J. Wildl. Manage. 54 : 161-168.
- Brumelis, G. et Carleton, T.J., 1988. *The vegetation of postlogged black spruce lowlands in central Canada. I. Trees and tall shrubs*. Can. J. For. Res. 18 : 1470-1478.
- Bruneau, A. et Bartsch, I., 1985. *The flowering phenology of some common species in the Schefferville region of Nouveau-Québec*. Naturaliste Can. 112 : 313-317.
- Brusnyk, L.M. et Gilbert, F.F., 1983. *Use of shoreline timber reserves by moose*. J. Wildl. Manage. 47 : 673-685.
- Bryant, J.P., Chapin, F.S., III et Klein, D.R., 1983. *Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory*. Oikos 40 : 357-368.
- Bryant, J.P., Swihart, R.K., Reichardt, P.B. et Newton, L., 1994. *Biogeography of woody plant chemical defense against snowshoe hare browsing : comparison of Alaska and eastern North America*. Oikos 70 : 385-395.
- Buckman, R.E., 1964. *Effects of prescribed burning on hazel in Minnesota*. Ecology 45 : 626-629.
- Buckman, R.E. et Blankenship, L.H., 1965. *Repeated spring prescribed burning reduces abundance and vigor of aspen root suckering*. J. For. 63 : 23-25.
- Buech, R.R. et Rugg, D.J., 1989. *Biomass relations of shrub components and their generality*. For. Ecol. Manage. 26 : 257-264.
- Bunce, J.A., Miller, L.N. et Chabot, B.F., 1977. *Competitive exploitation of soil water by five eastern North American tree species*. Bot. Gaz. 138 : 168-173.
- Burgason, B.N., 1976. *Prescribed burning for management of hawthorn and alder*. New York Fish and Game Journal 23 : 160-169.
- Burns, R.M. et Honkala, B.H., 1990. *Silvics of North America. 2. Hardwoods*. Agriculture Handbook 654, USDA For. Serv., Washington, D.C. 877 p.
- Calmes, M.A. et Zasada, J.C., 1982. *Some reproductive traits of four shrub species in the black spruce forest type of Alaska*. Can. Field Nat. 96 : 35-40.
- Calvin, C.L., Wilson, C.A. et Wiens, D., 1986. *Anatomical aspects of embryo failure in Epilobium angustifolium (Onagraceae)*. Amer. J. Bot. 73 : 620.
- Campa, H., Haufler, J.B. et Beyer, D.E., 1992. *Effects of simulated ungulate browsing on aspen characteristics and nutritional qualities*. J. Wildl. Manage. 56 : 158-164.
- Campbell, C., Campbell, I.D., Blyth, C.B. et McAndrews, J.H., 1994. *Bison extirpation may have caused aspen expansion in western Canada*. Ecography 17 : 360-362.
- Canham, C.D., McAninch, J.B. et Wood, D.M., 1994. *Effects of the frequency, timing, and intensity of simulated browsing on growth and mortality of tree seedlings*. Can. J. For. Res. 24 : 817-825.

- Carleton, T.J. et MacLellan, P., 1994. *Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging : A comparative survey in the central Canadian boreal forest*. *Ecoscience* 1 : 141-152.
- Carleton, T.J., Jones, R.K. et Pierpoint, G., 1985. *The prediction of understory vegetation by environmental factors for the purpose of site classification in forestry : an example from northern Ontario using residual ordination analysis*. *Can. J. For. Res.* 15 : 1099-1108.
- Carlisle, A., Brown, A.H.F. et White, E.J., 1967. *The nutrient content of tree stem flow and ground flora litter and leachates in a sessile oak (Quercus petraea) woodland*. *J. Ecol.* 55 : 615-627.
- Carter, M.C., Martin, J.W., Kenamer, J.E. et Causey, M.K., 1975. *Impact of chemical and mechanical site preparation on wildlife habitat*. Dans : *Forests soils and forest land management*. Bernier, B. et Winget, C.H. (éds) Proc. of the 4th North American Forest Soils Conference. 1973 August, Laval University, Laval University Press : 323-332.
- Chang, K.-G., Fechner, G.H. et Schroeder, H.A., 1989. *Anthocyanins in autumn leaves of quaking aspen in Colorado*. *For. Sci.* 35 : 229-236.
- Chapin, F.S., III, 1983. *Nitrogen and phosphorus nutrition and nutrient cycling by evergreen and deciduous understory shrubs in an Alaskan black spruce forest*. *Can. J. For. Res.* 13 : 773-781.
- Chapin, F.S., III et Kedrowski, R.A., 1983. *Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees*. *Ecology* 64 : 376-391.
- Chapin, F.S., III. et Tryon, P.R., 1983. *Habitat and leaf habit as determinants of growth, nutrient absorption, and nutrient use by Alaskan taiga forest species*. *Can. J. For. Res.* 13 : 818-826.
- Chapin, F.S., III, Tryon, P.R. et van Cleve, K., 1983. *Influence of phosphorus on growth and biomass distribution of Alaskan taiga tree seedlings*. *Can. J. For. Res.* 13 : 1092-1098.
- Chapin, F.S., III., van Cleve, K. et Tryon, P.R., 1986. *Relationship of ion absorption to growth rate in taiga trees*. *Oecologia* 69 : 238-242.
- Chase, B., McGrath, T., McNally, R. et Romkey, P., 1990. *Controlling raspberry and red maple in Nova Scotia with lower-than-recommended rates of glyphosate*. Dans : *Proc. Northeastern Weed Science Society, 44th annual meeting*. : 61-66.
- Chatarpaul, L. et Carlisle, A., 1983. *Nitrogen fixation : a biotechnological opportunity for Canadian forestry*. *For. Chron.* 59 : 249-259.
- Chemagro Corporation, 1953. *Reactions of plants to herbicides*. Pittsburgh Coke and Chemical Co., Pittsburgh, Pa. 65 p.
- Cheyney, E.G., 1928. *The root system of the hazel*. *J. For.* 30 : 929-932.
- Clark, D.L et Wilson, M.V., 1994. *Heat-treatment effects on seed bank species of an Old-growth douglas-fir forest*. *Northwest Sci.* 68 : 1-5.
- Clausen, K.E., 1975. *Long-term storage of yellow and paper birch seed*. U.S. Forest Service, North Central For. Exp. Stn., Res. Note NC-183. 3 p.
- Clautice, S.F., Zasada, J.C. et Neiland, B.J., 1979. *Autecology of 1st year postfire tree regeneration*. Dans : *Ecological effects of the wickersham dome fire near fairbanks, Alaska*. Viereck, L.A. et Dyrness, C.T. (eds), USDA For. Serv., Pac. Northwest For. Range Exp. Stn., Gen. Tech. Rep. PNW-90 : 50-53.
- Cody, W.J. et Crompton, C.W., 1975. *The biology of Canadian weeds. 15. Pteridium aquilinum (L.) Kuhn*. *Can. J. Plant Sci.* 55 : 1059-1072.
- Coe, J.M. et McLaughlin, S.B., 1980. *Winter season cortical photosynthesis in Cornus florida, Acer rubrum, Quercus alba, and Liriodendron tulipifera*. *For. Sci.* 26 : 561-566.
- Comeau, P. G., 1988. *Light attenuation by thimbleberry-fireweed communities in the ICH zone and its potential effects on conifer growth*. Dans : *Vegetation competition and responses*. Hamilton, E. et Watts, S. (compilers). Proc. Third Annual Vegetation Management Workshop., B.C. Min. For. and Lands, FRDA. Rep. 026 : 5-7.
- Comerford, N.B. et White, E.H., 1977. *Nutrient content of throughfall in paper birch and red pine stands in northern Minnesota*. *Can. J. For. Res.* 7 : 556-561.

- Conway, E., 1957. *Spore production in bracken* (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). J. Ecol. 45 : 273-284.
- Corcoran, J., 1989. *Velpar selectivity*. Dupont Canada, Forestry Update. 1 p.
- Core, E.L., 1974. *Brambles*. Dans : Shrubs and vines for northeastern wildlife. Gill, J.D. et Healy, W.M. (éds). USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-9 : 16-19.
- Corns, I.G.W., 1983. *Forest community types of west-central Alberta in relation to selected environmental factors*. Can. J. For. Res. 13 : 995-1010.
- Côté, B. et Fyles, J.W., 1994. *Nutrient concentration and acid-base status of leaf litter of tree species characteristic of the hardwood forest in southern Quebec*. Can. J. For. Res. 24 : 192-196.
- Côté, J.-F. et Thibault, J.-R., 1988. *Allelopathic potential of raspberry foliar leachates on growth of ectomycorrhizal fungi associated with black spruce*. Amer. J. Bot. 75 : 966-970.
- Covington, W.W. et Aber, J.D., 1980. *Leaf production during secondary succession in northern hardwoods*. Ecology 61 : 200-204.
- Crandall, P.C., Allmendinger, D.F., Chamberlain, J.D. et Biderbost, K.A., 1974. *Influence of cane number and diameter, irrigation and carbohydrate reserves on the fruit number of red raspberries*. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 99 : 524-526.
- Crawford, H.S., 1982. *Seasonal food selection and digestibility by tame white-tailed deer in central Maine*. J. Wildl. Manage. 46 : 974-982.
- Crawford, H.S., Lautenschlager, R.A., Stokes, M.R. et Stone, T.L., 1993. *Effects of forest disturbance and soil depth on digestible energy for moose and white-tailed deer*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Pap. NE-682. 13 p.
- Crête, M., 1977. *Importance de la coupe forestière sur l'habitat hivernal de l'orignal dans le sud-ouest du Québec*. Can. J. For. Res. 7 : 241-257.
- Crête, M. et Bédard, J., 1975. *Daily browse consumption by moose in the Gaspé Peninsula, Québec*. J. Wildl. Manage. 39 : 368-373.
- Crow, T.R. et Blank, R.W., 1978. *Distribution of biomass and production for several northern woody species*. USDA For. Serv., Res. Note NC-239. 3 p.
- Crow, T.R., Mroz, G.D. et Gale, M.R., 1991. *Regrowth and nutrient accumulations following whole-tree harvesting of a maple-oak forest*. Can. J. For. Res. 21 : 1305-1315.
- Crowell, M. et Freedman, B., 1994. *Vegetation development in a hardwood-forest chronosequence in Nova Scotia*. Can. J. For. Res. 24 : 260-271.
- Dale, A. et Jarvis, B.C., 1983. *Studies on germination in raspberry* (*Rubus idaeus* L.). Crop Res. 23 : 73-81.
- Daly, G. T., 1966. *Nitrogen fixation by nodulated Alnus rugosa*. Can. J. Bot. 44: 1607-1621.
- Damman, A.W.H., 1964. *Some forest types of central Newfoundland and their relation to environmental factors*. For. Sci. Monogr. 8. 62 p.
- Damman, A.W.H., 1971. *Effect of vegetation changes on the fertility of a Newfoundland forest site*. Ecol. Monogr. 41 : 253-270.
- Daniels, R.E., 1986. *Studies in the growth of Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (bracken). 2. *Effects of shading and nutrient application*. Weed Res. 26 : 121-126.
- D'Aniery, P., Zedaker, S.M., Seiler, J.R. et Kreh, R.E., 1990. *Glyphosate translocation and efficacy relationships in red maple, sweetgum, and loblolly pine seedlings*. For. Sci. 36 : 438-447.
- Davidson, D.W., Kapustka, L.A. et Koch, R.G., 1989. *The role of plant root distribution and strength in moderating erosion of red clay in the lake Superior watershed*. Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters 77 : 51-63.
- De Grandpré, L., Gagnon, D. et Bergeron, Y., 1993. *Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire*. J. Veg. Sci. 4 : 803-810.
- De Steven, D., 1991a. *Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession : seedling emergence*. Ecology 72 : 1066-1075.
- De Steven, D., 1991b. *Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession : seedling survival and growth*. Ecology 72 : 1076-1088.

- del Moral, R. et Cates, R.G., 1971. *Allelopathic potential of the dominant vegetation of western Washington*. Ecology 52 : 1030-1037.
- Dei Giudice, G.D., Mech, L.D. et Seal, U.S., 1991. *Browse diversity and physiological status of white-tailed deer during winter*. Dans : Wildlife and habitats in managed landscapes. Rodiek, J.E. et Bolen, E.G. (éds) : 77-93.
- DeLong, S.C., 1988. *Changes in structure of three vegetation complexes over the growing season and their effect on competition for light with hybrid spruce*. Dans : Vegetation competition and responses. Hamilton, E. et Watts, S. (compilers) Proc. Third annual vegetation management workshop., B.C., Min. For. and Lands, FRDA Rep. 026 : 8-9.
- DeLong, S.C., 1991. *The light interception index : a potential tool for assisting in vegetation management decisions*. Can. J. For. Res. 21 : 1037-1042.
- Densmore, R.V. et Page, J.C., 1992. *Paper birch regeneration on scarified logged areas in southcentral Alaska*. North. J. Appl. For. 9 : 63-66.
- Déry, S. et Bélanger, L., 1994. *Dynamique du bouleau à papier (Betula papyrifera) après coupe à blanc dans une sapinière boréale au Québec*. 62^e Congrès de l'ACFAS, Montréal, 16 au 20 mai 1994.
- de Vos, A., 1964. *Food utilization of snowshoe hares on Manitoulin Island, Ontario*. J. For. 62 : 238-243.
- Dolling, A., Zackrisson, O., et Nilsson, M.C., 1994. *Seasonal variation in phytotoxicity of bracken (Pteridium aquilinum L. Kuhn)*. J. Chem. Ecol. 20 : 3163-3172.
- Donnelly, J.R. et Shane, J.B., 1986. *Forest ecosystem responses to artificially induced soil compaction. I. Soil physical properties and tree diameter growth*. Can. J. For. Res. 16 : 750-754.
- Doucet, C.M. et Bail, J.P., 1994. *Analysis of digestion data : apparent and true digestibilities of foods eaten by beavers*. Am. Midl. Nat. 132 : 239-247.
- Doucet, C.M. et Fryxell, J.M., 1993. *The effect of nutritional quality on forage preference by beavers*. Oikos 67 : 201-208.
- Doucet, C.M. et Fryxell, J.M., 1994. *Beaver dam and cache composition : are woody species used differently ?* Ecoscience 1 : 268-270.
- Doucet, C.M., Adams, I.T. et Fryxell, J.M., 1994. *Beaver dam and cache composition : Are woody species used differently ?* Ecoscience 1 : 268-270.
- Doucet, R., 1979. *Méthodes de coupe et de préparation du terrain pour favoriser la régénération naturelle de quelques tremblais de l'est du Québec*. For. Chron. 55 : 133-136.
- Doucet, R., 1989. *Regeneration silviculture of aspen*. For. Chron. 65 : 23-27.
- Downs, M.R., Nadelhoffer, K.J., Melillo, J.M. et Aber, J.D., 1993. *Foliar and fine root nitrate reductase activity in seedlings of four forest tree species in relation to nitrogen availability*. Trees 7 : 233-236.
- Drolet, C.A., 1974. *Use of browse by white-tailed deer in an enclosure in New Brunswick*. Can. J. For. Res. 4 : 491-498.
- Durand, F., Bergeron, Y. et Harvey, B., 1988. *Effets de la préparation de terrain sur le type et l'abondance des espèces végétales compétitrices dans le canton d'Hébertcourt, Abitibi*. Groupe de recherche en écologie forestière, Université du Québec à Montréal. Rapport de recherche n° 4.
- Dyrness, C.T., 1973. *Early stages of plant succession following logging and burning in Western Cascades of Oregon*. Ecology 54 : 57-69.
- Dyrness, C.T. et Norum, R.A., 1983. *The effects of experimental fires on black spruce forest floors in interior Alaska*. Can. J. For. Res. 13 : 879-893.
- Egler, F.E., 1947. *Effects of 2,4-D on woody plants in Connecticut*. J. For. 45 : 449-452.
- Egler, F.E., 1952. *Herbicide effects in Connecticut vegetation, 1950*. J. For. 50 : 198-204.
- Egler, F.E., 1954. *Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development*. Vegetatio 4 : 412-417.
- Eis, S., 1981. *Effect of vegetative competition on regeneration of white spruce*. Can. J. For. Res. 11 : 1-8.

- Ek, A.R. et Brodie, J.D., 1975. *A preliminary analysis of short-rotation aspen management*. Can. J. For. Res. 5 : 245-258.
- Elliott, K.J. et White, A.S., 1993. *Effects of competition from young northern hardwoods on red pine seedling growth, nutrient use efficiency, and leaf morphology*. For. Ecol. Manage. 57 : 233-255.
- Erdmann, G.G., Crow, T.R. et Rauscher, H.M., 1988. *Foliar nutrient variation and sampling intensity for Acer rubrum trees*. Can. J. For. Res. 18 : 134-139.
- Erdmann, G.G., Peterson, R.M., Jr., Oberg, R.R., 1985. *Crown releasing of red maple poles to shorten high-quality sawlog rotations*. Can. J. For. Res. 15 : 694-700.
- Etherington, J.R., 1983. *Differential responses to ethene of germination and seedling morphology in Epilobium hirsutum and Chamaenerion angustifolium*. Ann. Bot. 52 : 653-658.
- Etherington, J.R., 1984. *Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. X-Differential formation of adventitious roots and their experimental excision in Epilobium hirsutum and Chamaenerion angustifolium*. J. Ecol. 72 : 389-404.
- Eubanks, J.O., 1971. *Effect of light intensity and osmotic stress on water relation of Populus tremuloides*. For. Sci. 17 : 79-82.
- Expert Committee on weeds (ECW), 1984. *Western Canada section meeting, Dec. 3-6, 1984*. Winnipeg, Man., Res. Rep.
- Falkengren-Grerup, U. et Tyler, G., 1991. *Dynamic floristic changes of swedish beech forest in relation to soil acidity and stand management*. Vegetatio 95 : 149-158.
- Farmer, R.E., Jr., 1963. *Effect of light intensity on growth of Populus tremuloides cuttings under two temperature regimes*. Ecology 44 : 409-411.
- Farmer, R.E., Jr. et Cunningham, M., 1981. *Seed dormancy of red maple in east Tennessee*. For. Sci. 27 : 446-448.
- Farmer, R.E., Morris, D.M., Weaver, K.B. et Garlick, K., 1988. *Competition effects in juvenile jack pine and aspen as influenced by density and species ratios*. J. Appl. Ecol. 25 : 1023-1032.
- Fechner, G.H., Burr, K.E. et Myers, J.F., 1981. *Effects of storage, temperature, and moisture stress on seed germination and early seedling development of trembling aspen*. Can. J. For. Res. 11 : 718-722.
- Ferguson, D.E. et Boyd, R.J., 1988. *Bracken fern inhibition of conifer regeneration in northern Idaho*. USDA For. Serv., Intermountain Res. Stn., Res. Pap. Int-388. 11 p.
- Ferm, A., Hokkanen, T., Moilanen, M. et Issakainen, J., 1992. *Effects of wood bark ash on the growth and nutrition of a Scots pine afforestation in central Finland*. Plant and Soil 147 : 305-316.
- Flinn, M.A., 1981. *Heat penetration and early postfire regeneration of some understory species in the Acadian Forest*. New Brunswick Univ., Fredericton, Diss. Abstracts International 42 : 2205.
- Flinn, M.A. et Wein, W., 1977. *Depth of underground plant organs and theoretical survival during fire*. Can. J. Bot. 55 : 2550-2554.
- Foote, K.C. et Schaedle, M., 1978. *The contribution of aspen bark photosynthesis to the energy balance of the stem*. For. Sci. 24 : 569-573.
- Foote, M.J., 1983. *Classification, description, and dynamics of plant communities after fire in the taiga of the interior Alaska*. USDA For. Serv., Pacific Northwestern For. Exp. Stn., Res. Pap. PNW-307.
- Ford, W.M., Johnson, A.S. et Hale, P.E., 1994. *Nutritional quality of deer browse in southern Appalachian clearcuts and mature forests*. For. Ecol. Manage. 67 : 149-157.
- Fortin, J.A., Chatarpaul, L. et Carlisle, A., 1983. *The role of nitrogen fixation in intensive forestry in Canada. Part II. Research carried out at Laval University, Quebec, on nitrogen-fixing actinorhizal trees and shrubs*. Environ. Can., Can. For. Serv., Petawawa Nat. For. Inst., Inf. Rep. PI-X-29. 113 p.
- Foster, D.R., 1985. *Vegetation development following fire in Picea mariana (black spruce)-Pleurozium forest of south-eastern Labrador, Canada*. J. Ecol. 73 : 517-534.
- Foster, D.R. et King, G.A., 1986. *Vegetation pattern and diversity in s.e. Labrador, Canada: Betula papyrifera (birch) forest development in relation to fire history and physiography*. J. Ecol. 74 : 465-483.

- Fowells, H.A., 1965. *The silvics of forest trees of the United States*. USDA For. Serv., Washington. DC., Agric. Handbook No. 271. 762 p.
- Fox, T.R., 1986. *Raspberry (Rubus idaeus L.) competition effects on balsam fir [Abies balsamea (L.) Mill.] seedlings in northern Maine*. Tree Planters' Notes 37 : 20-23.
- Fralish, J.S., 1972. *Youth, maturity and old age*. Dans : Aspen Symp. Proc., Univ. Minn., USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NC-1. : 52-58.
- F.R.D.F., 1988. *Dégagement mécanique et manuel de jeunes plantations de conifères. Etude de productivité et d'efficacité 1983-1988*. Rapport final, Volume II. 303 p.
- Fredericksen, T.S., Zedaker, S.M. et Seiler, J.R., 1993. *Interference interactions in simulated pine-hardwood seedling stands*. For. Sci. 39 : 383-395.
- Fryxell, J.M., Vamosi, S.M., Walton, R.A. et Doucet, C.M., 1994. *Retention time and functional response of beavers*. Oikos 71 : 207-214.
- Fulton, J.R., 1974. *Pin cherry*. Dans : Shrubs and vines for northeastern wildlife. Gill, J.D. et Healy, W.M. (éds), USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-9. p. 26-28.
- Gaber, B.A. et Hutchinson, T.C., 1988. *The neutralisation of acid rain by the leaves of four boreal forest species*. Can. J. Bot. 66 : 1877-1882.
- Gagnon, J.D., 1973. *Le grand brûlé de 1938-41 de la rivière York : son histoire, son évolution naturelle et sa restauration forestière*. Centre de recherche forestière des Laurentides, Rapport d'information LAU-X-7. 57 p.
- Galen, C. et Plowright, R.C., 1985. *The effects of nectar level and flower development on pollen carry-over in inflorescences of fireweed (Epilobium angustifolium) (Onagraceae)*. Can. J. Bot. 63 : 488-491.
- Gant, R.E., 1978. *The role of allelopathic interference in the maintenance of southern Appalachian heath balds*. The University of Tennessee, Ph.D. Dissertation, 1978. 123 p.
- Garrett, P.W. et Zahner, R., 1964. *Clonal variation in suckering of aspen obscures effect of various clearcutting treatments*. J. For. 62 : 749-750.
- Gauthier, S. et Gagnon, D., 1990. *La végétation des contreforts des Laurentides : une analyse des gradients écologiques et du niveau successional des communautés*. Can. J. Bot. 68 : 391-401.
- Gensac, P., 1986. *Les peuplements d'Epilobium angustifolium L. et le rôle colonisateur de cette espèce en montagne (Canton d'Aime, Savoie)*. Bull. Soc. Bot. Fr., Lettres Bot. 133 : 179-188.
- Gill, D.S. et Marks, P.L., 1991. *Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York*. Ecol. Monogr. 61 : 183-205.
- Gliessman, S.R., 1976. *Allelopathy in a broad spectrum of environments as illustrated by bracken*. Bot. J. Linn. Soc. 73 : 95-104.
- Godman, R.M. et Mattson, G.A., 1976. *Seed crops and regeneration problems of 19 species in north-eastern Wisconsin*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., Res. Pap. NC-123. 5 p.
- Goodwin, W., 1930. *Fungal diseases of plants in agriculture, horticulture and forestry*. Balliere, Tindell, and Co., London, U.K. 526 p.
- Gottschalk, K.W., 1994. *Shade, leaf growth and crown development of Quercus rubra, Quercus velutina, Prunus serotina and Acer rubrum seedlings*. Tree Physiol. 14 : 735-749.
- Goulet, F. et Bellefleur, P., 1986. *Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession*. Can. J. For. Res. 16 : 1192-1195.
- Graber, R.E. et Thompson, D.F., 1978. *Seeds in the organic layers and soil of four beech-birch-maple stands*. USDA For. Serv., Res. Pap. NE-401. 8 p.
- Grandtner, M.M., 1966. *La végétation forestière du Québec méridional*. Les Presses de l'Université Laval, 210 p.
- Granström, A., 1987. *Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil*. J. Ecol. 75 : 321-331.
- Grant, M.C. et Mitton, J.B., 1979. *Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of Populus tremuloides Michx.* Evol. 33 : 914-918.

- Grant, W.F. et Thompson, B.K., 1975. *Observations on Canadian birches*, *Betula cordifolia*, *B. neolaskana*, *B. populifolia*, *B. papyrifera* and *B. x caerulea*. Can. J. Bot. 53 : 1478-1490.
- Graves, W.R., 1994. *Urban soil temperatures and their potential impact on tree growth*. J. Arboric. 20 : 24-27.
- Green, K.A., Zasada, J.C. et Van Cleve, K., 1971. *An albino aspen sucker*. For. Sci. 17 : 272.
- Green, S.G., 1980. *The terminal velocity and dispersal of spinning samaras*. Amer. J. Bot. 67(8) : 1218-1224.
- Green, T.H., Minogue, P.J., Brewer, C.H., Glover, G.R. et Gjerstad, D.H., 1992. *Absorption and translocation of [¹⁴C]glyphosate in four woody plant species*. Can. J. For. Res. 22 : 785-789.
- Gregory, R.A., 1966. *The effect of leaf litter upon establishment of white spruce beneath paper birch*. For. Chron. 42 : 251-255.
- Greitner, C.S., Pell, E.J. et Winner, W.E., 1994. *Analysis of aspen foliage exposed to multiple stresses : ozone, nitrogen deficiency and drought*. New Phytol. 127 : 579-589.
- Green, D.S., 1980. *The terminal velocity and dispersal of spinning samaras*. Amer. J. Bot. 67(8) : 1218-1224.
- Griffin, D.H., Schaedle, M., DeVit, M.J. et Manion, P.D., 1991a. *Clonal variation of Populus tremuloides responses to diurnal drought stress*. Tree Physiol. 8 : 297-304.
- Griffin, D.H., Schaedle, M., DeVit, M.J. et Manion, P.D., 1991b. *Clonal variation in amino acid contents roots, stems, and leaves of aspen (Populus tremuloides Michx.) as influenced by diurnal drought stress*. Tree Physiol. 8 : 337-350.
- Grigal, D.F., Ohmann, L.F. et Brander, R.B., 1976. *Seasonal dynamics of tall shrubs in northeastern Minnesota : biomass and nutrient element changes*. For. Sci. 22 : 195-208.
- Gross, H.L., 1972. *Crown deterioration and reduced growth associated with excessive seed production by birch*. Can. J. Bot. 50 : 2431-2437.
- Haeussler, S. et Coates, D., 1986. *Autecological characteristics of selected species that compete with conifers in British Columbia : A literature review*. B.C. Min. For., Victoria, B.C., Land Manage. Rep. No. 33. 180 p.
- Haeussler, S., Coates, D. et Mather, J., 1990. *Autecology of common plants in British Columbia : A literature review*. B.C., FRDA Rep. 158. 272 p.
- Hall, I.V., 1955. *Floristic changes following the cutting and burning of a woodlot for blueberry production*. Can. J. Agric. Sci. 35 : 143-152.
- Hall, I.V., 1963. *Note on the effect of a single intensive cultivation on the composition of an old blueberry stand*. Can. J. Plant. Sci. 43 : 417-419.
- Hall, I.V., Jackson, L.P. et Everett, C.F., 1973. *The biology of Canadian weeds. 1. Kalmia angustifolia L.* Can. J. Plant Sci. 53 : 865-873.
- Halpern, C.B., 1989. *Early successional patterns of forest species : interactions of life history traits and disturbance*. Ecology 70 : 704-720.
- Hannerz, M. et Hånell, B., 1993. *Changes in the vascular plant vegetation after different cutting regimes on a productive peatland site in central Sweden*. Scand. J. For. Res. 8 : 193-203.
- Harvey, B.D. et Bergeron, Y., 1989. *Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec*. Can. J. For. Res. 19 : 1458-1469.
- Haywood, J.D., 1993. *Preparing planting sites for loblolly pine with hexazinone, picloram, or by chopping and burning*. USDA For. Serv., Southern For. Exp. Stn., Res. Pap. SO-272. 8 p.
- Healy, W.M. et Gill, J.D., 1974. *Alders*. Dans : Shrubs and vines for northeastern wildlife. Gill, J.D. et Healy, W.M. (éds). USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-9 : 6-9.
- Heide, O.M., 1993. *Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees*. Physiol. Planta. 88 : 531-540.
- Heikurainen, L., 1968. *Peatlands of Newfoundland and possibilities of utilizing them in forestry*. For. Res. Lab., Info. Rep. N-X-16. 57 p.

- Heinrich, B., 1976. *Flowering phenologies : bog, woodland, and disturbed habitats*. Ecology 57 : 890-899.
- Heitzman, E. et Nyland, R.D., 1994. *Influences of pin cherry (Prunus pensylvanica L.f.) on growth and development of young even-aged northern hardwoods*. For. Ecol. Manage. 67 : 39-48.
- Hellum, A.K. et Zahner, R., 1966. *The frond size of bracken fern on forested outwash sand in northern lower Michigan*. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 30 : 520-524.
- Henderson, G., Holland, P.G. et Werren, G.L., 1979. *The natural history of a subarctic adventive : Epilobium angustifolium L. (Onagraceae) at Schefferville, Québec*. Naturaliste Can. 106 : 425-437.
- Hendrickson, O.Q., 1987. *Winter branch nutrients in northern conifers and hardwoods*. For. Sci. 33 : 1068-1074.
- Hendrickson, O.Q., 1988. *Biomass and nutrients in regenerating woody vegetation following whole-tree and conventional harvest in a northern mixed forest*. Can. J. For. Res. 18 : 1427-1436.
- Heninger, R.L. et White, D.P., 1974. *Tree seedling growth at different soil temperatures*. For. Sci. 20 : 363-367.
- Henry, D.G., 1973. *Foliar nutrient concentrations of some Minnesota forest species*. Minnesota Forest. Res. Notes No. 241. 4 p.
- Heslopharrison, J. et Heslopharrison, V., 1993. *Vapor-phase activation, intracellular motility and germination in the triporate pollen of Epilobium angustifolium*. Botanica Acta 106 : 331-337.
- Heydecker, W. et Marston, M.E., 1968. *Quantitative studies on the regeneration of raspberries from root cuttings*. Hort. Res. 8 : 142-146.
- Hibbs, D.E., 1983. *Forty years of forest succession in central New England*. Ecology 64 : 1394-1401.
- Hoelper, A.L. et Yarborough, D.E., 1985. *Hexazinone and terbacil to suppress weeds in a commercial lowbush blueberry field*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 39th Annual Meeting : 151-156.
- Hogenbirk, J.C. et Wein, R.W., 1992. *Temperature effects on seedling emergence from boreal wetland soils : implications for climate change*. Aquat. Bot. 42 : 361-373.
- Hogg, E.H. et Lieffers, V.J., 1991. *The impact of Calamagrostis canadensis on soil thermal regimes after logging in northern Alberta*. Can. J. For. Res. 21 : 387-394.
- Holcroft, A.C. et Herrero, S., 1991. *BlackBear, Ursus americanus, food habits in South western Alberta*. Can. Field Nat. 105 : 335-345.
- Holloway, P. et Zasada, J., 1979. *Vegetative propagation of 11 common Alaska woody species*. USDA For. Serv., Pac. Northwestern For. Exp. Stn., Res. Note PNW-334. 12 p.
- Horn, J.C., 1985. *Responses of understory tree seedlings to trenching*. Amer. Midl. Nat. 114 : 252-258.
- Hornbeck, J.W. et Leak, W.B., 1992. *Ecology and management of northern hardwood forests in New England*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Gen. Tech. Rep. NE-159. : 23-25.
- Horsley, S.B., 1977. *Allelopathic inhibition of black cherry by fern, grass, goldenrod, and aster*. Can. J. For. Res. 7 : 205-216.
- Horton, K.W. et Hopkins, E.J., 1965. *Influence of fire on a spen suckering*. Can. Dept. For., For. Res. Br. Publ. 1095. 19 p.
- Hosie, R.C., 1973. *Native trees of Canada*. (7th ed.) Can. For. Serv. and the Can. Publ. Cent. Fitzhenry and Whiteside, Ont.
- Hosie, R.C., 1980. *Arbres indigènes du Canada*. Éditions Fides. 389 p.
- Hosier, P.E., 1974. *Mountain maple*. Dans : Shrubs and vines for northeastern wildlife. Gill, J.D. et Healy, W.M. (éds), USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-9. : 93-95.
- Hough, A.F. et Forbes, R.D., 1943. *The ecology and silvics of forests in the high plateaus of Pennsylvania*. Ecol. Monogr. 13: 299-320.
- 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.

- Hsiung, W.-Y., 1951. *An ecological study of beaked hazel Corylus cornuta Marsh. in the Cloquet Experimental Forest, Minnesota*. Ph.D. Dissertation, Univ. Minn., St. Paul, Minn. 117 p.
- Hudson, J.P., 1954. *Propagation of plants by root cuttings. 1. Regeneration of raspberry root cuttings*. J. Hort. Sci. 29 : 27-43.
- Huenneke, L.F., 1985. *Spatial distribution of genetic individuals in thickets of Alnus incana spp. rugosa, a clonal shrub*. Amer. J. Bot. 72 : 152-158.
- Hughes, J.W. et Fahey, T.J., 1991a. *Availability, quality, and selection of browse by white-tailed deer after clearcutting*. For. Sci. 37 : 261-270.
- Hughes, J.W. et Fahey, T.J., 1991b. *Colonization dynamics of herbs and shrubs in a disturbed northern hardwood forest*. J. Ecol. 79 : 605-616.
- Hughes, J.W. et Fahey, T.J., 1994. *Litterfall dynamics and ecosystem recovery during forest development*. For. Ecol. Manage. 63 : 181-198.
- Hughes, R.N. et Cox, R.M., 1994. *Acidic fog and temperature effects on stigmatic receptivity in two birch species*. J. Environ. Qual. 23 : 686-692.
- Hungerford, R.D., 1988. *Soil temperatures and suckering in burned and unburned aspen stands in Idaho*. USDA For. Serv., Res. Note INT-378.
- Hustich, I., 1951. *The lichen woodlands in Labrador and their importance as winter pastures for domesticated reindeer*. Acta Geographica 12 : 1-48.
- Ismail, A.A. et Yarborough, D.E., 1982. *Hexazinone for weed control in lowbush blueberry fields*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 36th Annual Meeting : 186.
- Jablanczy, A., 1979. *Regeneration on white spruce cutovers in eastern Nova Scotia*. Nova Scotia Dept. Lands For. 17 p.
- Jacobs, R.D., 1965. *Seasonal height growth patterns of sugar maple, yellow birch, and red maple seedlings in upper Michigan*. USDA For. Serv., Res. Note LS-57. 4 p.
- James, T.D.W. et Smith, D.W., 1977. *Short-term effects of surface fire on the biomass and nutrient standing crop of Populus tremuloides in southern Ontario*. Can. J. For. Res. 7 : 666-679.
- Jaynes, R.A., 1968. *Interspecific crosses in Kalmia*. Amer. J. Bot. 55 : 1120-1125.
- Jaynes, R.A., 1982. *Germination of Kalmia seed after storage of up to 20 years*. Hort. Sci. 17 : 203.
- Jean, M. et Bouchard, A., 1991. *Temporal changes in wetland landscapes of a section of the St. Lawrence river, Canada*. Environ. Manage. 15 : 241-250.
- Jeglum, J.K., 1974. *Relative influence of moisture-aeration and nutrients on vegetation and black spruce growth in northern Ontario*. Can. J. For. Res. 4 : 114-126.
- Jelinski, D.E. et Fisher, L.J., 1991. *Spatial variability in the nutrient composition of Populus tremuloides : clone-to-clone differences and implications for cervids*. Oecologia 88 : 116-124.
- Jenkins, S.H., 1975. *Food selection by beavers. A multidimensional contingency table analysis*. Oecologia 21 : 157-173.
- Jenkins, S.H., 1980. *A size-distance relation in food selection by beavers*. Ecology 61 : 740-746.
- Jensen, K.I.N. et Kimball, E.R., 1985. *Tolerance and residues of hexazinone in lowbush blueberries*. Can. J. Plant Sci. 65 : 223-227.
- Jensen, K.I.N. et North, L.H., 1987. *Control of speckled alder in lowbush blueberry with selective fall herbicide treatments*. Can. J. Plant Sci. 67 : 369-372.
- Jobidon, R., 1986. *Allelopathic potential of coniferous species to old-field weeds in eastern Quebec*. For. Sci. 32 : 112-118.
- Jobidon, R., 1990. *Short-term effect of three mechanical site preparation methods on species diversity*. Tree Planters' Notes 41 : 39-42.
- Jobidon, R., 1992. *Measurement of light transmission in young conifer plantations : a new technique for assessing herbicide efficacy*. North. J. Appl. For. 9 : 112-115.
- Jobidon, R., 1993. *Nitrate fertilization stimulates emergence of red raspberry (Rubus idaeus L.) under forest canopy*. Fertilizer Res. 36 : 91-94.

- Jobidon, R., 1994a. *Light threshold for optimal black spruce (Picea mariana) seedling growth and development under brush competition*. Can. J. For. Res. 24 : 1629-1635.
- Jobidon, R., 1994b. *La compétition, source de difficultés en régénération forestière*. Dans : La régénération de la zone de la forêt mixte. A.L. d'Aoust et R. Doucet (organiseurs). Compte rendu du colloque n° 112 de l'ACFAS, 19 mai 1994, Université du Québec à Montréal: 83-93.
- Jobidon, R. et Charette, L., 1992. *Dégagement mécanique et manuel de jeunes plantations de conifères. Étude d'efficacité cinq ans après le traitement*. Gouv. du Québec, Ministère des forêts, Direction de la recherche. Mémoire de recherche forestière n° 105. 30 p.
- Jobidon, R., Thibault, J.-R. et Fortin, J.A., 1989a. *Phytotoxic effect of barley, oat, and wheat-straw mulches in eastern Quebec forest plantations. 1. Effects on red raspberry (Rubus idaeus)*. For. Ecol. Manage. 29 : 277-294.
- Jobidon, R., Thibault, J.-R. et Fortin, J.A., 1989b. *Phytotoxic effect of barley, oat, and wheat-straw mulches in eastern Quebec forest plantations. 2. Effects on nitrification and black spruce (Picea mariana) seedling growth*. For. Ecol. Manage. 29 : 295-310.
- Johansson, T. et Lundh, J.E., 1988. *Sucker production from root cuttings of Populus tremula in relation to growing conditions*. Scand. J. For. Res. 3 : 75-82.
- Johnston, C.A. et Naiman, R.J., 1990. *Browse selection by beaver : effects on riparian forest composition*. Can. J. For. Res. 20 : 1036-1043.
- Johnston, M. et Woodard, P., 1985. *The effect of fire severity level on postfire recovery of hazel and raspberry in east-central Alberta*. Can. J. Bot. 63 : 672-677.
- Johnston, W.F., 1968. *Lowland brush in clearcut spruce swamps develops from residual vegetation – not from invasion*. J. For. 66 : 566-567.
- Johnston, W.F., 1972. *Seeding black spruce on brushy lowland successful if vegetation density kept low*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., Res. Note NC-139. 4 p.
- Johnston, W.F., 1977. *Black spruce in the north central States*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., Gen. Tech. Rep. NC-34. 18 p.
- Johnston, W.F., 1986. *Manager's handbook for balsam fir in the north central States*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., Gen. Tech. Rep. NC-111. 27 p.
- Jones, A.R.C. et Alli, I., 1987. *Sap yields, sugar content, and soluble carbohydrates of saps and syrups of some Canadian birch and maple species*. Can. J. For. Res. 17 : 263-266.
- Jones, R.H., 1993. *Influence of soil temperature on root competition in seedlings of Acer rubrum, Liquidambar styraciflua and Sapium sebiferum*. Amer. Midl. Nat. 130 : 116-126.
- Jones, R.H., Sharitz, R.R. et McLeod, K.W., 1989. *Effects of flooding and root competition on growth of shaded bottom land hardwood seedlings*. Am. Midl. Nat. 121 : 165-175.
- Kafadaroff, G., Castaing, J.P., Desmoulière, B. et Dumas, F., 1979. *Possible uses of glyphosate for tending maritime pines in the Landes forest*. Dans : Compte rendu de la 10^e Conférence du COLUMA, France, 1979 : 722-729.
- Karlin, E.F. et Bliss, L.C., 1983. *Germination ecology of Ledum groenlandicum and Ledum palustre spp. decumbens*. Arctic and Alpine Res. 15 : 397-404.
- Kays, J.S. et Canham, C.D., 1991. *Effects of time and frequency of cutting on hardwood root reserves and sprout growth*. For. Sci. 37 : 524-539.
- Keep, E., 1968. *Incompatibility in Rubus with special reference to R. idaeus L.* Can. J. Genet. Cytol. 10 : 253-262.
- Kellner, O. et Mårshagen, M., 1991. *Effects of irrigation and fertilization on the ground vegetation in a 130-year-old stand of Scots pine*. Can. J. For. Res. 21 : 733-738.
- Kennedy, E.R. et Jordan, P.A., 1985. *Glyphosate and 2,4-D : the impact of two herbicides on moose browse in forest plantations*. Alces 21.
- Ker, M.F., 1981. *Early response of balsam fir to spacing in northwestern New Brunswick*. Maritimes For. Res. Cent., Can. For. Serv., Info. Rep. M-X-129. 36 p.

- Killingbeck, K.T., May, J.D. et Nyman, S., 1990. *Foliar senescence in an aspen (Populus tremuloides) clone: the response of element resorption to interramet variation and timing of abscission*. Can. J. For. Res. 20 : 1156-1164.
- Kittredge, J., Jr. et Gevorkiantz, S.R., 1929. *Forest possibilities of aspen lands in the lake states*. Univ. Minn., Agric. Exp. Stn., Tech. Bull. 60.
- Kjellsson, G., 1992. *Seed banks in Danish deciduous forests : species composition, seed influx and distribution pattern in soil*. Ecography 15 : 86-100.
- Klein-Gebbinck, H.W. et Blenis, P.V., 1993. *Fireweed (Epilobium angustifolium) as a possible inoculum reservoir for root-rotting Armillaria species*. Plant Pathol. 42 : 132-136.
- Kloeppel, B.D., Abrams, M.D. et Kubiske, M.E., 1993. *Seasonal ecophysiology and leaf morphology of four successional Pennsylvania barrens species in open versus understory environments*. Can. J. For. Res. 23 : 181-189.
- Knighton, M.D., 1981. *Growth response of speckled alder and willow to depth of flooding*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., Res. Pap. NC-198. 6 p.
- Kormanik, P.P., Schultz, R.C. et Bryan, W.C., 1982. *The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the growth and development of eight hardwood tree species*. For. Sci. 28 : 531-539.
- Krefting, L.W., 1953. *Effect of cutting mountain maple on the production of deer browse*. Univ. Minn., St. Paul, Minn., USA. Minn. For. Notes. No. 21. 1 p.
- Krefting, L.W., Hansen, H.L. et Stenlund, M.H., 1955. *Use of herbicides in inducing regrowth of mountain maple for deer browse*. Univ. Minn., St. Paul, Minn., USA. Minn. For. Notes No. 42. 2 p.
- Krefting, L.W., Hansen, H.L. et Stenlund, M.H., 1956. *Stimulating regrowth of mountain maple for deer browse by herbicides, cutting and fire*. J. Wildl. Manage. 20 : 434-441.
- Kruger, B.M. et Manion, P.D., 1994. *Antifungal compounds in aspen : effect of water stress*. Can. J. Bot. 72 : 454-460.
- Kurmis, V. et Sucoff, E., 1989. *Population density and height distribution of Corylus cornuta in undisturbed forests of Minnesota: 1965-1984*. Can. J. Bot. 67 : 2409-2413.
- La Roi, G.H., 1967. *Ecological studies in the boreal spruce-fir forests of the North America taiga. I. Analysis of the vascular flora*. Ecol. Monogr. 37 : 229-253.
- LaBonte, G.A. et Leso, R.J., 1990. *Cleaning paper birch in a birch-aspen stand in Maine : a 34-year case history*. North. J. Appl. For. 7 : 22-23.
- LaBonte, G.A. et Nash, R.W., 1978. *Cleaning and weeding paper birch : a 24-year case history*. J. For. 76 : 223-225.
- Lacey, M.E. et McCartney, H.A., 1994. *Measurement of airborne concentrations of spores of bracken (Pteridium aquilinum)*. Grana 33 : 91-93.
- Lamson, N.I., 1976. *Appalachian hardwood stump sprouts are potential sawlog crop trees*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Note NE-229. 4 p.
- Landhäusser, S.M. et Lieffers, V.J., 1994. *Competition between Calamagrostis canadensis and Epilobium angustifolium under different soil temperature and nutrient regimes*. Can. J. For. Res. 24 : 2244-2250.
- Lauterbach, P. et Warren, L.E., 1982. *Control of resprouting hardwood clumps with applications of triclopyr ester by hovering helicopter*. Dans : Proc. Western Society of Weed Science : 36-38.
- Lavertu, D., Mauffette, Y. et Bergeron, Y., 1994. *Effects of stand age and litter removal on the regeneration of Populus tremuloides*. J. Veg. Sci. 5 : 561-568.
- Lavoie, V., 1968. *La phytosociologie et l'aménagement des bleuetières*. Naturaliste Can. 95 : 397-412.
- Lawson, H.M. et Waister, P.D., 1972. *The effects of soil cultivation techniques on the growth and yield of the raspberry crop*. Weed Res. 12 : 96-106.
- Lawson, H.M. et Wiseman, J.S., 1979. *Effects of raspberry suckers, growing in the alleys between rows, on cane and fruit production in a non-cultivated plantation*. Hort. Res. 19 : 63-74.

- Leak, W.B., 1974. *Some effects of forest preservation*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Note NE-186. 4 p.
- Leak, W.B., 1988. *Effects of weed species on northern hardwood regeneration in New Hampshire*. North. J. Appl. For. 5 : 235-237.
- Lederle, K.A. et Mroz, G.D., 1991. *Nutrient status of bracken (Pteridium aquilinum) following whole-tree harvesting in Upper Michigan*. For. Ecol. Manage. 40 : 119-130.
- Leefe, J.S., 1952. *Renovation of rough pastures by the use of commercial fertilizers and herbicides*. Proc. 5th Meeting Eastern Sect. Nat. Weed Conf. (Canada) : 113-115.
- Lees, J.C., 1966. *Release of white spruce from aspen competition in Alberta's spruce-aspen forest*. Can. Dept. For., Publ. No. 1163. 16 p.
- Lees, J.C., 1981. *Trois générations de rejets de souches d'érable rouge*. Service canadien des Forêts, Centre de recherches forestières des Maritimes. Rap. info. M-X-119 F. 10 p.
- Lees, J.C., 1988. *Enrichment of hardwood regeneration on contemporary clearcuts by transplanting white ash saplings*. North. J. Appl. For. 5 : 200-203.
- Lei, T.T. et Lechowicz, M.J., 1990. *Shade adaptation and shade tolerance in saplings of three Acer species from eastern North America*. Oecologia 84 : 224-228.
- LePage, P. et Coates, K.D., 1994. *Growth of planted lodgepole pine and hybrid spruce following chemical and manual vegetation control on a frost-prone site*. Can. J. For. Res. 24 : 208-216.
- Leptich, D.J. et Gilbert, J.R., 1989. *Summer home range and habitat use by moose in northern Maine*. J. Wildl. Manage. 53 : 880-885.
- Lewis, J.B., Zedaker, S.M. et Smith, D.W., 1985. *Cut stump treatment as a site-preparation prescription*. Dans : Proc. Southern weed Science Society, 38th Annual Meeting : 168.
- Lieffers, V.J. et Stadt, K.J., 1994. *Growth of understory Picea glauca, Calamagrostis canadensis, and Epilobium angustifolium in relation to overstory light transmission*. Can. J. For. Res. 24 : 1193-1198.
- Lieffers, V.J., Mugasha, A.G. et MacDonald, S.E., 1993. *Ecophysiology of shade needles of Picea glauca saplings in relation to removal of competing hardwoods and degree of prior shading*. Tree Physiol. 12 : 271-280.
- Liu, G.E. et Côté, B., 1993. *Neutralization and buffering capacity of leaves of sugar maple, largetooth aspen, paper birch and balsam fir*. Tree Physiol. 12 : 15-21.
- Logan, K.T., 1965. *Growth of tree seedlings as affected by light intensity. I. White birch, yellow birch, sugar maple and silver maple*. Dept. For. Can., Publ. 1121. 16 p.
- Longpré, M.-H., Bergeron, Y., Paré, D. et Béland, M., 1994. *Effect of companion species on the growth of jack pine (Pinus banksiana)*. Can. J. For. Res. 24 : 1846-1853.
- Loomis, R.M. et Blank, R.W., 1981. *Summer moisture content of some northern lower Michigan understory plants*. USDA For. Serv., Res. Note NC-263. 4 p.
- Lorimer, C.G., 1984. *Development of the red maple understory in northeastern oak forests*. For. Sci. 30 : 3-22.
- Lousier, J.D. et Parkinson, D., 1976. *Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest*. Can. J. Bot. 54 : 419-436.
- Lowday, J.E. et Marrs, R.H., 1992. *Control of bracken and the restoration of heathland. I. Control of bracken*. J. Appl. Ecol. 29 : 195-203.
- Lowday, J.E., Marrs, R.H. et Nevison, G.B., 1983. *Some of the effects of cutting bracken (Pteridium aquilinum (L.) Kuhn) at different times during the summer*. J. Environ. Manage. 17 : 373-380.
- Lyford, W.H. et Wilson, B.F., 1964. *Development of the root system of Acer rubrum L.* Harvard Forest Paper 10.17 p.
- Maass, D.I., 1983. *Herbicides applied in bands to control brush prior to conifer planting*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 37th Annual Meeting : 273-275.
- Maass, D. et Arsenault, D., 1986. *Testing basal applications of triclopyr in conjunction with conifer spacings*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 40th Annual Meeting : 213-216.

- Maass, D. et Prouty, R., 1986. *Efficacy and timing of metsulfuron methyl in forestry in Maine*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 40th Annual Meeting : 230-232.
- MacKasey, M.M., 1983. *Using herbicides now can help to ensure adequate timber supplies in the 21st Century*. Pulp. Pap. Can. 84 : 21-22.
- Mackerron, D.K.L., 1982. *Growth and water use in the red raspberry (Rubus idaeus L.) I. Growth and yield under different levels of soil moisture stress*. J. Hortic. Sci. 57 : 295-306.
- MacLean, D.A. et Morgan, M.G., 1983. *Long-term growth and yield response of young fir to manual and chemical release from shrub competition*. For. Chron. 59 : 177-183.
- MacLean, D.A. et Wein, R.W., 1977a. *Nutrient accumulation for postfire jack pine and hardwood succession patterns in New Brunswick*. Can. J. For. Res. 7 : 562-578.
- MacLean, D.A. et Wein, R.W., 1977b. *Changes in understory vegetation with increasing stand age in New Brunswick forests : species composition, cover, biomass, and nutrients*. Can. J. Bot. 55 : 2818-2831.
- Maini, J.S. et Horton, K.W., 1966. *Vegetative propagation of Populus spp. 1. Influence of temperature on formation and initial growth of aspen suckers*. Can. J. Bot. 44 : 1183-1189.
- Majcen, Z. et Richard, Y., 1992. *Résultats après 5 ans d'un essai de coupe de jardinage dans une érablière*. Can. J. For. Res. 22 : 1623-1629.
- Malecki, R.A., Lassoie, J.R., Rieger, E. et Seamans, T., 1983. *Effects of long-term artificial flooding on a northern bottomland hardwood forest community*. For. Sci. 29 : 535-544.
- Mallik, A.U., 1987. *Allelopathic potential of Kalmia angustifolia to black spruce (Picea mariana)*. For. Ecol. Manage. 20 : 43-51.
- Mallik, A.U., 1990. *Allelopathy and the competitive advantage of Kalmia angustifolia over black spruce*. Dans : The silvics and ecology of boreal spruces. For. Can. Inf. Rep. N-X-271 : 161-162.
- Mallik, A.U., 1991. *Cutting, burning, and mulching to control Kalmia : results of a greenhouse experiment*. Can. J. For. Res. 21 : 417-420.
- Mallik, A.U., 1993. *Ecology of a forest weed of Newfoundland : vegetative regeneration strategy of Kalmia angustifolia*. Can. J. Bot. 71 : 161-166.
- Mallik, A.U., 1994. *Autecological response of Kalmia angustifolia to forest types and disturbance regimes*. For. Ecol. Manage. 65 : 231-249.
- Mallik, A.U. et Newton, P.F., 1988. *Inhibition of black spruce seedling growth by forest-floor substrates of central Newfoundland*. For. Ecol. Manage. 23 : 273-283.
- Mann, L.K., 1984. *First-year regeneration in upland hardwoods after two levels of residue removal*. Can. J. For. Res. 14 : 336-342.
- Margolis, H.A. et Brand, D.G., 1990. *An ecophysiological basis for understanding plantation establishment*. Can. J. For. Res. 20 : 375-390.
- Marie-Victorin, F., 1964. *Flore laurentienne*. Les Presses de l'Université de Montréal. 925 p.
- Marks, P.L., 1971. *The role of Prunus pensylvanica L. in the rapid revegetation of disturbed sites*. Ph.D. Dissertation, Yale Univ. 119 p.
- Marks, P.L., 1974. *The role of pin cherry (Prunus pensylvanica L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems*. Ecol. Monogr. 44 : 73-88.
- 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 hardwoods after patch cuttings*. USDA For. Serv., Res. Pap. NE-32. 13 p.
- Marquis, D.A., 1966. *Germination and growth of paper birch and yellow birch in simulated strip cuttings*. USDA For. Serv., Res. Pap. NE-54.
- Marquis, D.A., 1975. *Seed storage and germination under northern hardwood forests*. Can. J. For. Res. 5 : 478-484.
- Marquis, D.A., Bjorkbom, J.C. et Yelenosky, G., 1964. *Effect of seedbed condition and light exposure on paper birch regeneration*. J. For. 62 : 876-881.

- Marrs, R.H. et Hicks, M.J., 1986. *Study of vegetation change at Lakenheath warren : a re-examination of A.S. Watt's theories of bracken dynamics in relation to succession and vegetation management*. J. Appl. Ecol. 23 : 1029-1046.
- Martin, C.W. et Tritton, L.M., 1991. *Role of sprouts in regeneration of a whole-tree clearcut in central hardwoods of Connecticut*. Dans : Proc. 8th Central Hardwood Forest Conference., USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Gen. Tech. Rep. Ne-148 : 305-320.
- Martin, D.J., 1976. *Control of bracken*. Bot. J. Linn. Soc. 73 : 241-246.
- McCaughey, J.H., 1987. *The albedo of a mature mixed forest and a clear-cut site at Petawawa, Ontario*. Agric. For. Meteorol. 40 : 251-263.
- McCaughey, J.H. et Iacobelli, A., 1994. *Modelling stomatal conductance in a northern deciduous forest, Chalk River, Ontario*. Can. J. For. Res. 24 : 904-910.
- McColl, J.G., 1980. *Seasonal nutrient variation in trembling aspen*. Plant and Soil 54 : 323-328.
- McCormack, M.L., Hendler, R.H. et Sprague, E.B., 1981. *Aerial application of triclopyr for conifer release in Maine*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 35th Annual Meeting : 199.
- McCormack, M.L., Lynn, L.B. et Sprague, E.B., 1980. *Results with glyphosate for forestry in Maine*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 34th annual meeting. p. 304.
- McCormick, L.H. et Steiner, K.C., 1978. *Variation in aluminium tolerance among six genera of trees*. For. Sci. 24 : 565-568.
- McDonough, W.T., 1979. *Quaking aspen-seed germination and early seedling growth*. USDA For. Serv., Res. Pap. INT-234. 13 p.
- McEwen, J.K., 1966. *An effect of Sphagnum on the growth of black spruce*. For. Chron. 42 : 175-183.
- McGee, A. et Feller, M.C., 1993. *Seed banks of forested and disturbed soils in southwestern British Columbia*. Can. J. Bot. 71 : 1574-1583.
- McGee, C.E., 1986. *Budbreak for twenty-three upland hardwoods compared under forest canopies and in recent clearcuts*. For. Sci. 32 : 924-935.
- McLean, A., 1969. *Fire resistance of forest species as influenced by root systems*. J. Range Manage. 22 : 120-122.
- McNicol, J.G. et Gilbert, F.F., 1980. *Late winter use of upland cutovers by moose*. J. Wildl. Manage. 44 : 363-371.
- Meilleur, A., Bouchard, A. et Bergeron, Y., 1994. *The relation between geomorphology and forest community types of the Haut-Saint-Laurent, Quebec*. Vegetatio 111 : 173-192.
- Meilleur, A., Véronneau, H. et Bouchard, A., 1993. *Relative stable shrub communities in North-east America; their dynamic in southern Québec*. Dans : Proc. International Conference on Forest Vegetation Management. Auburn Univ., Alabama, 27 April – 1 May 1992 : 124-142.
- Mercier, S. et Langlois, C.-G., 1993. *Relationships between Epilobium angustifolium phenology and Picea glauca seed maturation*. For. Ecol. Manage. 59 : 115-125.
- Messier, C. et Bellefleur, P., 1988. *Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch - beech - sugar maple stand*. Can. J. For. Res. 18 : 615-622.
- Messier, C. et Kimmins, J.P., 1992. *Growth of western red cedar seedlings in relation to micro-topography, forest floor nutrient status, and fireweed and salal on clear-cut sites in coastal British Columbia*. Can. J. For. Res. 22 : 273-278.
- Michaud, J.P., 1990. *Observations on nectar secretion in fireweed, Epilobium angustifolium L. (Onagraceae)*. J. Apic. Res. 29 : 132-137.
- Miles, Jo, 1985. *The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession*. J. Soil Sci. 36 : 571-584.
- Miller, W.E., 1983. *Decomposition rates of aspen bole and branch lifter*. For. Sci. 29 : 351-356.
- Minogue, P.J., Kuhns, M.R., Zutter, B.R. et Gnegy, J.D., 1984. *Pine release from hardwood competition with three rates of glyphosate*. Dans : Proc. Southern Weed Science Society, 37th Annual Meeting : 242.

- Minore, D., 1979. *Comparative autecological characteristics of northwestern tree-species - A literature review*. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. PNW-87. 72 p.
- Miquelle, D.G., 1983. *Browse regrowth and consumption following summer defoliation by moose*. J. Wildl. Manage. 47 : 17-24.
- Miquelle, D.G. et Van Ballenberghe, V., 1989. *Impact of bark stripping by moose on aspen-spruce communities*. J. Wildl. Manage. 53 : 577-586.
- Mitchell, J., 1973. *Mobilisation of phosphorus by Pteridium aquilinum*. Plant and Soil 38 : 489-491.
- Mitton, J.B. et Grant, M.C., 1980. *Observations on the ecology and evolution of quaking aspen, Populus tremuloides, in the Colorado Front Range*. Amer. J. Bot. 67 : 202-209.
- Moen, A.N., 1985. *Season and twig-length effects on cell composition of red maple*. J. Wildl. Manage. 49 : 521-524.
- Moore, J.M. et Wein, R.W., 1977. *Viable seed populations by soil depth and potential site recolonisation after disturbance*. Can. J. Bot. 55 : 2408-2412.
- Moore, T.R., 1984. *Litter decomposition in subarctic spruce-lichen woodland, eastern Canada*. Ecology 65 : 299-308.
- Mooty, J.J., Karns, P.D. et Fuller, T.K., 1987. *Habitat use and seasonal range size of white-tailed deer in northcentral Minnesota*. J. Wildl. Manage. 51 : 644-648.
- Morash, R. et Freedman, B., 1989. *The effects of several herbicides on the germination of seeds in the forest floor*. Can. J. For. Res. 19 : 347-350.
- Moreau, J.P., 1975. *Elimination of bracken using sodium chlorate*. Dans : Compte Rendu de la 8^e Conférence du COLUMA, France, 1975 : 151-156.
- Morris, W.G., 1970. *Effects of slash burning in over-mature stands of the Douglas-fir region*. For. Sci. 16 : 258-270.
- Mosquin, T., 1966. *A new taxonomy for Epilobium angustifolium L. (Onagraceae)*. Brittonia 18 : 167-188.
- Moss, E.H., 1936. *The ecology of Epilobium angustifolium with particular reference to rings of periderm in the wood*. Amer. J. Bot. 23 : 114-120.
- Mou, P., Fahey, T.J. et Hugues, J.W., 1993. *Effects of soil disturbance on vegetation recovery and nutrient accumulation following whole-tree harvest of a northern hardwood ecosystem*. J. Appl. Ecol. 30 : 661-675.
- Mroz, G.D., Frederick, D.J. et Jurgensen, M.F., 1985. *Site and fertilizer effects on northern hardwood stump sprouting*. Can. J. For. Res. 15 : 535-543.
- Mueggler, W.F., 1965. *Ecology of seral shrub communities in the cedar-hemlock zone of northern Idaho*. Ecol. Monogr. 35 : 165-185.
- Mueggler, W.F., 1984. *Aspen ecology*. USDA For. Serv. Dans : Aspen Symp. Proc., RM-16 : 6-14.
- Mueggler, W.F., 1994. *Sixty years of change in tree numbers and basal area in Central Utah aspen stands*. USDA For. Serv., Intermountain Res. Stn., Res. Pap. INT -RP-478. 11 p.
- Mueggler, W.F. et Bartos, D.L., 1977. *Grindstone flat and big flat exclosures - A 41-year record of changes in clearcut aspen communities*. USDA For. Serv., Intermountain Forest and Range Exp. Stn., Res. Pap. INT-195. 16 p.
- Muenschler, W.C., 1952. *Weeds*. The MacMillan Company, New York. 266 p.
- Munson, A.D. et Timmer, V.R., 1989a. *Site-specific growth and nutrition of planted Picea mariana in the Ontario Clay Belt. I. Early performance*. Can. J. For. Res. 19 : 162-170.
- Munson, A.D. et Timmer, V.R., 1989b. *Site-specific growth and nutrition of planted Picea mariana in the Ontario Clay Belt. II. Effects of nitrogen fertilization*. Can. J. For. Res. 19 : 171-178.
- Munson, A.D. et Timmer, V.R., 1991. *Site-specific growth and nutrition of planted Picea mariana in the Ontario Clay Belt. V. Humus nitrogen availability*. Can. J. For. Res. 21 : 1194-1199.
- Myerscough, P.J., 1980. *Biological flora of the British Isles : Epilobium angustifolium L. (Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.* J. Ecol. 68 : 1047-1074.

- Myerscough, P.J. et Whitehead, F.H., 1966. *Comparative biology of Tussilago farfara L., Chamaenerion angustifolium (L.) Scop., Epilobium adenocaulon Hausskn. I. General biology and germination*. New Phytol. 65 : 192-210.
- Myerscough, P.J. et Whitehead, F.H., 1967. *Comparative biology of Tussilago farfara L., Chamaenerion angustifolium (L.) Scop., Epilobium adenocaulon Hausskn. II. Growth and ecology*. New Phytol. 66 : 785-823.
- Nadelhoffer, K.J., Aber, J.D. et Melillo, J.M., 1984. *Seasonal patterns of ammonium and nitrate uptake in nine temperate forest ecosystems*. Plant Soil 80 : 321-335.
- Nakamura, T., 1992. *Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan*. Ecol. Res. 7 : 155-162.
- Nams, V.O., Folkard, N.F.G. et Smith, J.N.M., 1993. *Effects of nitrogen fertilization on several woody and nonwoody boreal forest species*. Can. J. Bot. 71 : 93-97.
- Newton, M., McCormack, M.L., Jr., Sajdak, R.L. et Walstad, J.D., 1987. *Forest vegetation problems in the northeast and lake States/Provinces*. Dans : Forest vegetation management for conifer production. Walstad, J.D. et Kuch, P.J. (éds). John Wiley & Sons : 77-103.
- Newton, M., Cole, E.C., Lautenschlager, R.A., White, D.E. et McCormack, M.L., Jr., 1989. *Browse availability after conifer release in Maine's spruce-fir forests*. J. Wildl. Manage. 53 : 643-649.
- Nicholson, A. et Paterson, I.S., 1976. *The ecological implications of bracken control to plant/animal systems*. Bot. J. Linn. Soc. 73 : 269-283.
- Niering, W.A. et Goodwin, R.H., 1974. *Creation of relatively stable shrublands with herbicides : arresting "succession" on rights-of-way and pastureland*. Ecology 55 : 784-795.
- Norby, R.J. et Kozlowski, T.T., 1980. *Allelopathic potential of ground cover species on Pinus resinosa seedlings*. Plant Soil 57 : 363-374.
- Nowak, C.A. et Abrahamson, L.P., 1993. *Vegetation management on electric transmission line rights-of-way in New-York State : the stability approach to reducing herbicide use*. Dans : Proc. International conference on forest vegetation management. Auburn Univ., AI, 27 April - 1 May 1992 : 183-191.
- Nowak, C.A., Abrahamson, L.P., Neuhauser, E.F., Foreback, C.G., Freed, H.D., Shaheen, S.B. et Stevens, C.H., 1992. *Cost effective vegetation management on a recently cleared electric transmission line right-of-way*. Weed Technol. 6 : 828-837.
- Oberbauer, S. et Miller, P.C., 1982. *Effect of water potential on seed germination*. Holartc. Ecol. 5 : 218-220.
- Ohmann, L.F., 1982. *Tall shrub layer biomass in conifer plantations of northeastern Minnesota*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., St. Paul, Minn., Res. Pap. NC-219. 30 p.
- Ohmann, L.F., 1984. *Biomass in conifer plantations of northeastern Minnesota*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., St. Paul, Minn., Res. Pap. NC-247. 25 p.
- Osawa, A., 1994. *Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine*. Can. J. For. Res. 24 : 850-859.
- Ostfeld, R.S. et Canham, C.D., 1993. *Effects of meadow vole population density on tree seedling survival in old fields*. Ecology 74 : 1792-1801.
- Oswald, B.P. et Covington, W.W., 1984. *Effect of a prescribed fire on herbage production in southwestern ponderosa pine on sedimentary soils*. For. Sci. 30 : 22-25.
- Outcalt, K.W. et White, E.H., 1981. *Phytosociological changes in understory vegetation following timber harvest in northern Minnesota*. Can. J. For. Res. 11 : 175-183.
- Page, C.N., 1976. *The taxonomy and phytogeography of bracken - A review*. Bot. J. Linn. Soc. 73 : 1-34.
- Pakeman, R.J., 1994. *The control of bracken with asulam - environmental implications and alternatives*. Pesticide Outlook 5 : 21-23.

- Pakeman, R.J. et Marrs, R.H., 1992. *The conservation value of bracken Pteridium aquilinum (L.) Kuhn-dominated communities in the UK, and an assessment of the ecological impact of bracken expansion or its removal.* Biol. Conserv. 62 : 101-114.
- Pakeman, R.J. et Marrs, R.H., 1994. *The effects of control on the biomass, carbohydrate content and bud reserves of bracken (Pteridium aquilinum (L.) Kuhn), and an evaluation of a bracken growth model.* Ann. Appl. Biol. 124 : 479-493.
- Pakeman, R.J., Marrs, R.H. et Jacob, P.J., 1994. *A model of bracken (Pteridium aquilinum) growth and the effects of control strategies and changing climate.* J. Appl. Ecol. 31 : 145-154.
- Palik, B.J. et Pregitzer, K.S., 1992. *The age and height structure of red maple (Acer rubrum) populations in northern Michigan bigtooth aspen (Populus grandidentata) forests.* Can. J. For. Res. 22 : 1449-1462.
- Palik, B.J. et Pregitzer, K.S., 1993. *The vertical development of early successional forests in northern Michigan, USA.* J. Ecol. 81 : 271-285.
- Paré, D., Bergeron, Y. et Camiré, C., 1993. *Changes in the forest floor of canadian southern boreal forest after disturbance.* J. Veg. Sci. 4 : 811-818.
- Parker, G.R., 1984. *Use of spruce plantations by snowshoe hare in New Brunswick.* For. Chron. 60 : 162-166.
- Parker, G.R. et Morton, L.D., 1978. *The estimation of winter forage and its use by moose on clearcuts in northcentral Newfoundland.* J. Range Manage. 31 : 300-304.
- Parker, G.R. et Schneider, G., 1974. *Structure and edaphic factors of an aider swamp in northern Michigan.* Can. J. For. Res. 4 : 499-508.
- Pastor, J. et Bockheim, J.G., 1984. *Distribution and cycling of nutrients in an aspen-mixed-hardwood-spodosol ecosystem in northern Wisconsin.* Ecology 65 : 339-353.
- Patterson, W.A., III et Oison, J.J., 1983. *Effects of heavy metals on radicle growth of selected woody species germinated on filter paper, mineral and organic soil substrates.* Can. J. For. Res. 13 : 233-238.
- Peek, J.M., 1974. *A review of moose food habits studies in North America.* Naturaliste Can. 101 : 195-215.
- Pekins, P.J. et Mautz, W.W., 1988. *Digestibility and nutritional value of autumn diets of deer.* J. Wildl. Manage. 52 : 328-332.
- Pekins, P.J. et Mautz, W.W., 1989. *Forage-nutritional advantages of small fuelwood cuts for deer.* North. J. Appl. For. 6 : 72-74.
- Perala, D.A., 1971. *Controlling hazel, aspen suckers, and mountain maple with picloram.* USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., Res. Note NC-129. 4 p.
- Perala, D.A., 1972. *Regeneration : biotic and silvicultural factors.* Dans : Aspen Symp. Proc., USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., St. Paul, Minn., Gen. Tech. Rep. NC-1 : 67-73.
- Perala, D.A., 1974. *Repeated prescribed burning in aspen.* USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., St. Paul, Minn., Res. Note NC-171. 4 p.
- Perala, D.A., 1979. *Regeneration and productivity of aspen grown on repeated short rotations.* USDA For. Serv., North Central Exp. For. Stn., St. Paul, Minn., Res. Pap. NC-176. 7 p.
- Perala, D.A., 1980. *A provisional assessment of triclopyr herbicide for use in Lake States forestry.* USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., St. Paul, Minn., Res. Pap. NC-180. 7 p.
- Perala, D.A., 1984. *How endemic injuries affect early growth of aspen suckers.* Can. J. For. Res. 14 : 755-762.
- Perala, D.A., 1985. *Using glyphosate herbicide in converting aspen to conifers.* USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., St. Paul, Minn., Res. Pap. NC-259. 5 p.
- Perala, D.A., 1990. *Populus tremuloides Michx.* Dans : Silvics of North America, Vol. 2, Hardwoods. USDA For. Serv., Agric. Handbook 654 : 555-569.
- Perala, D.A. et Alm, A.A., 1989. *Regenerating paper birch in the Lake States with the shelterwood method.* North. J. Appl. For. 6 : 151-153.
- Perala, D.A. et Alm, A.A., 1990. *Reproductive ecology of birch : A review.* For. Ecol. Manage. 32 : 1-38.

- Perala, D.A. et Williams, C.S., 1970. *Site preparation for conifers using herbicides and subsequent burning in a northern Minnesota hardwood stand*. Down to Earth 26 : 5-8.
- Peroni, P.A., 1994. *Seed size and dispersal potential of Acer rubrum (Aceraceae) samaras produced by populations in early and late successional environments*. Amer. J. Bot. 81 : 1428-1434.
- Peters, S.S., 1958. *Food habitats of the Newfoundland willow ptarmigan*. J. Wildl. Manage. 22 : 384-394.
- Peterson, E.B., 1965. *Inhibition of black spruce primary roots by a water-soluble substance in Kalmia angustifolia*. For. Sci. 11 : 473-479.
- Peterson, E.B., Kabsems, R.D. et Peterson, N.M., 1989. *Hardwood management problems in north-eastern British Columbia : An information review*. B.C., FRDA Rep. 066. 77 p.
- Piène, H., 1981. *Early growth responses to operational spacing in young balsam fir stands on the Cape Breton Highlands, Nova Scotia*. Maritimes For. Res., Can. For. Serv., Info. Rep. M-X-125. 29 p.
- Pitt, D.G., Reynolds, P.E. et Roden, M.J., 1989. *Crop tolerance and herbicidal efficacy after site preparation with liquid and dry-flowable hexazinone formulations*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 43th Annual Meeting : 37-43.
- Pitt, D.G., Fleming, R.A., Thompson, D.G. et Kettela, E.G., 1992. *Glyphosate efficacy on eastern Canadian forest weeds. Part II : Deposit-response relationships and crop tolerance*. Can. J. For. Res. 22 : 1160-1171.
- Pitt, D.G., Thompson, D.G., Payne, N.J. et Kettela, E.G., 1993. *Response of woody eastern Canadian forest weeds to fall foliar treatments of glyphosate and triclopyr herbicides*. Can. J. For. Res. 23 : 2490-2498.
- Pojar, J., 1974. *Reproductive dynamics of four plant communities of south western British Columbia*. Can. J. Bot. 52 : 1819-1834.
- Pollard, D.F.W., 1972. *Above-ground dry matter production in three stands of trembling aspen*. Can. J. For. Res. 2 : 27-33.
- Pomerleau, R. et Lortie, M., 1962. *Relationships of dieback to the rooting depth of white birch*. For. Sci. 8 : 219-224.
- Popenoe, J., 1994. *Dry weight partitioning in three phenotypes of red raspberry*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119 : 940-942.
- Post, L.J., 1965. *Vegetative reproduction of mountain maple (Acer spicatum)*. Can. Dept. For., For. Res. Br., Publ. 1097. 11 p.
- Post, L.J., 1969. *Vegetative reproduction and the control of mountain maple*. Pulp and Pap. Mag., Can. Woodl. sec. : 115-117.
- Powell, L.E., 1976. *Effect of photoperiod on endogenous abscisic acid in Malus and Betula*. HortSci. 11 : 498-499.
- Prasad, R., 1983. *Some physiological and phytotoxic effects of herbicides on forest seeds and seedlings : I. Evaluation of herbicidal properties by a seed germination technique*. Dans : Proc. Cone and Seed Insects Working Party Conference. Working Party S2.07-01 : 168-177.
- Prasad, R. et Feng, J.C., 1990. *Spotgun-applied hexazinone : release of red pine (Pinus resinosa) from quaking aspen (Populus tremuloides) competition and residue persistence in soil*. Weed Technol. 4 : 371-375.
- Prévost, M., 1994. *Scalping and burning of Kalmia angustifolia (Ericaceae) litter : effects on Picea mariana establishment and ion leaching in a greenhouse experiment*. For. Ecol. Manage. 63 : 199-218.
- Prudhomme, T.I., 1983. *Carbon allocation to anti-herbivore compounds in a deciduous and an evergreen subarctic shrub species*. Oikos 40 : 344-356.
- Putz, F.E. et Canham, C.D., 1992. *Mechanisms of arrested succession in shrublands : root and shoot competition between shrubs and tree seedlings*. For. Ecol. Manage. 49 : 267-275.
- Pylypec, B. et Redmann, R.E., 1984. *Acid-buffering capacity of foliage from boreal forest species*. Can. J. Bot. 62 : 2650-2653.
- Ranney, T.G., Whitlow, T.H. et Bassuk, N.L., 1990. *Response of five temperate deciduous tree species to water stress*. Tree Physiol. 6 : 439-448.
- Rathcke, B., 1988. *Flowering phenologies in a shrub community : competition and constraints*. J. Ecol. 76 : 975-994.

- Reader, R.J., 1975. *Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators*. Can. J. Bot. 53 : 1300-1305.
- Reader, R.J., 1978. *Contribution of overwintering leaves to the growth of three broad-leaved, ever-green shrubs belonging to the Ericaceae family*. Can. J. Bot. 56 : 1248-1261.
- Reader, R.J., 1979. *Impact of leaf-feeding insects on three bog ericads*. Can. J. Bot. 57 : 2107-2112.
- Reader, R.J., 1980. *Effects of nitrogen fertilizer, shade and the removal of new growth on longevity of overwintering bog ericad leaves*. Can. J. Bot. 58 : 1737-1743.
- Regelbrugge, J.C. et Smith, D.W., 1994. *Postfire tree mortality in relation to wildfire severity in mixed oak forests in the Blue Ridge of Virginia*. North. J. Appl. For. 11 : 90-97.
- Reichardt, P.B., Bryant, J.P., Anderson, B.J., Phillips, D., Clausen, T.P., Meyer, M. et Frisby, K., 1990. *Germacrone defends Labrador tea from browsing by snowshoe hares*. J. Chem. Ecol. 16 : 1961-1970.
- Reiners, W.A., 1992. *Twenty years of ecosystem re-organization following experimental deforestation and regrowth suppression*. Ecol. Monogr. 62 : 503-523.
- Reynolds, P.E. et Roden, M.J., 1991. *Black spruce health and mortality two years after site preparation with liquid and dry-flowable hexazinone formulations*. Dans : Supplement of the Northeastern Weed Science Society, 44th Annual Meeting : 223-226.
- Reynolds, P.E., Mackay, T.S. et McCormack, M.L., Jr., 1986. *One year results for a hexazinone conifer release trial*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 40th Annual Meeting : 218-222.
- Reynolds, P.E., Roden, M.J., Obarymskyj, A.M. et Wellman, R.N., 1991. *Growth and health of white spruce after hexazinone site preparation and subsequent glyphosate release*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 44th Annual Meeting : 237-247.
- Reynolds, P.E., Pitt, D.G., Roden, M.J., Wellman, R.N., Wood, J.E. et von Althen, F.W., 1991. *Performance of liquid and granular hexazinone formulations on silty sand soils in northern Ontario. 1. Herbicide efficacy*. Dans : Supplement of the Northeastern Weed Science Society, 44th Annual Meeting : 196-206.
- Richardson, J., 1979. *Releasing softwood regeneration from overtopping alders*. Environ. Can., For. Serv., Newfoundland For. Res. Cent., Inf. Rep. N-X-169. 24 p.
- Richardson, J., 1982. *Release of young spruce and pine from alder competition*. Environ. Can., For. Serv., Newfoundland For. Res. Cent., Inf. Rep. N-X-211. 13 p.
- Richardson, J. et Hall, J.P., 1973. *Natural regeneration after disturbance in the forests of central Newfoundland*. Newfoundland For. Res., Inf. Rep. N-X-86. 63 p.
- Riebesell, J.F., 1981. *Photosynthetic adaptations in bog and alpine populations of Ledum groenlandicum*. Ecology 62 : 579-586.
- Robbins, C.T. et Moen, A.N., 1975. *Composition and digestibility of several deciduous browses in the northeast*. J. Wildl. Manage. 39 : 337-341.
- Roberts, J., Wallace, J.S. et Pitman, R.M., 1984. *Factors affecting stomatal conductance of bracken below a forest canopy*. J. Appl. Ecol. 21 : 643-655.
- Roberts, M.R. et Dong, H., 1993. *Effects of soil organic layer removal on regeneration after clear-cutting a northern hardwood stand in New Brunswick*. Can. J. For. Res. 23 : 2093-2100.
- Roberts, M.R. et Richardson, C.J., 1985. *Forty-one years of population change and community succession in aspen forests on four soil types, northern lower Michigan, U.S.A*. Can. J. Bot. 63 : 1641-1651.
- Roberts, S.W., Strain, B.R. et Knoerr, K.R., 1980. *Seasonal patterns of leaf water relations in four co-occurring forest tree species : parameters from pressure-volume curves*. Oecologia 46 : 330-337.
- Roden, J.S. et Pearcy, R.W., 1993. *Photosynthetic gas exchange response of poplars to steady-state and dynamic light environments*. Oecologia 93 : 208-214.

- Roe, E.I. et Buchman, R.G., 1963. *Effect of herbicide, dosage, and volume on hazel brush at different foliar stages*. For. Sci. 9 : 477-484.
- Rogers, L., 1976. *Effects of mast and berry crop failures on survival, growth, and reproductive success of black bears*. Dans : Transactions, Forty-First North American Wildlife and Natural Resources Conference, Washington : 431-438.
- Rogers, L.L. et McRoberts, R.E., 1992. *Estimation of shrub leaf biomass available to white-tailed deer*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., St. Paul, Minn., Res. Pap. NC-307. 16 p.
- Rogers, R., 1974. *Blueberries*. Dans : Shrubs and vines for northeastern wildlife : Gill, J.D. et Healy, W.M. (compilers). USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-9 : 12-15.
- Rouse, C., 1986. *Fire effects in northeastern forests : jack pine*. USDA For. Serv., North Central For. Exp. Stn., St. Paul, Minn., Gen. Tech. Rep. NC-106. 8 p.
- Rowe, J.S., 1983. *Concepts of fire effects on plant individuals and species*. Dans : The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Wein, R.W. et MacLean, D.A. (éds). SCOPE vol. 18. J. Wiley & Sons Ltd., Toronto : 135-154.
- Ruark, G.A. et Bockheim, J.G., 1988. *Biomass, net primary production, and nutrient distribution for an age sequence of Populus tremuloides ecosystems*. Can. J. For. Res. 18 : 435-443.
- Ruel, J.-C., 1992. *Impact de la compétition exercée par le framboisier (Rubus idaeus L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (Abies balsamea (L.) Mill.) en régénération*. Can. J. For. Res. 22 : 1408-1416.
- Runde, D.E. et Capen, D.E., 1987. *Characteristics of northern hardwood trees used by cavity-nesting birds*. J. Wildl. Manage. 51 : 217-223.
- Rustad, L.E. et Cronan, C.S., 1988. *Element loss and retention during litter decay in a red spruce stand in Maine*. Can. J. For. Res. 18 : 947-953.
- Ruwet, A., 1980. *L'étonnante vitalité d'Epilobium angustifolium L. au pré des forges à Mirwart (province de Luxembourg)*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 112 : 166-170.
- Safford, L.O., 1983. *Silvicultural guide for paper birch in the northeast (rev. ed.)*. USDA For. Serv., Res. Pap. NE-535. 29 p.
- Safford, L.O. et Czapowskyj, M.M., 1986. *Fertilizer stimulates growth and mortality in a young Populus-Betula stand: 10-year results*. Can. J. For. Res. 16 : 807-813.
- 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.
- Safford, L.O. et Jacobs, R.D., 1983. *Paper birch*. Dans : Silvicultural systems for the major forest types of the United States. Burns, R.M. (Tech. compiler). USDA For. Serv., Agric. Handbook No. 445 : 145-147.
- Safford, L.O., Bjorkbom, J.C. et Zasada, J.C., 1990. *Betula papyrifera Marsh.* Dans : Silvics of North America, Vol. 2, Hardwoods. USDA For. Serv., Agric. Handbook 654 : 158-171.
- Sakai, A.K., 1990a. *Sexual reproduction of red maple (Acer rubrum) in northern lower Michigan*. Am. Midl. Nat. 123 : 309-318.
- Sakai, A.K., 1990b. *Sex ratios of red maple (Acer rubrum) populations in northern lower Michigan*. Ecology 71 : 571-580.
- Salonen, V., 1992. *Effects of artificial plant cover on plant colonization of a bare peat surface*. J. Veg. Sci. 3 : 109-112.
- San Francisco, M. et Cooper-Driver, G., 1984. *Antimicrobial activity of phenolic acids in Pteridium aquilinum*. Amer. Fern J. 74 : 87-96.
- Scheiner, S.M., Sharik, T.L., Roberts, M.R. et Vande Kopple, R., 1988. *Tree density and modes of tree recruitment in a Michigan pine-hardwood forest after clear-cutting and burning*. Can. Field Nat. 102 : 634-638.
- Schier, G.A., 1973a. *Origin and development of aspen root suckers*. Can. J. For. Res. 3 : 45-53.
- Schier, G.A., 1973b. *Seasonal variation in sucker production from excised roots of Populus tremuloides and the role of endogenous auxin*. Can. J. For. Res. 3 : 459-461.

- Schier, G.A., 1974. *Vegetative propagation of aspen : clonal variation in suckering from root cuttings and in rooting of sucker cuttings*. Can. J. For. Res. 4 : 565-567.
- Schier, G.A., 1981. *Physiological research on adventitious shoot development in aspen roots*. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. INT-107.
- Schier, G.A. et Campbell, R.B., 1978. *Aspen sucker regeneration following burning and clearcutting on two sites in the Rocky Mountains*. For. Sci. 24 : 303-308.
- Schier, G.A. et Johnston, R.S., 1971. *Clonal variation in total non-structural carbohydrates of trembling aspen roots in three Utah areas*. Can. J. For. Res. 1 : 252-255.
- Schier, G.A. et Smith, A.D., 1979. *Sucker regeneration in a Utah aspen clone following clearcutting, partial cutting and girdling*. USDA For. Serv., Res. Note Int-253. 8 p.
- Schier, G.A. et Zasada, J.C., 1973. *Role of carbohydrate reserves in the development of root suckers in Populus tremuloides*. Can. J. For. Res. 3 : 243-250.
- Schier, G.A., Jones, J.R. et Winokur, R.P., 1985. *Vegetative reproduction*. Dans : Aspen : ecology and management in the western United States. DeByle, N.V. et Winokur, R.P. (éds). USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. RM-119.
- Schmid-Hempel, P. et Speiser, B., 1988. *Effects of inflorescence size on pollination in Epilobium angustifolium*. Oikos 53 : 98-104.
- Schoonmaker, P. et McKee, A., 1988. *Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the western cascade mountains of Oregon*. For. Sci. 34 : 960-979.
- Schreiner, I., Nafus, D. et Pimentel, D., 1984. *Frequency of cyanogenesis in bracken in relation to shading and winter severity*. Amer. Fern J. 74 : 51-55.
- Schwartz, C.C., Regelin, W.L. et Franzmann, A.W., 1988. *Estimates of digestibility of birch, willow, and aspen mixtures in moose*. J. Wildl. Manage. 52 : 33-37.
- Scott, D.P. et Yahner, R.H., 1989. *Winter habitat and browse use by snowshoe hares, Lepus americanus, in a marginal habitat in Pennsylvania*. Can. Field Nat. 103 : 560-563.
- Shabel, A.B. et Peart, D.R., 1994. *Effects of competition, herbivory and substrate disturbance on growth and size structure in pin cherry (Prunus pensylvanica L.) seedlings*. Oecologia 98 : 150-158.
- Sharp, W.M., 1974. *Ecology of shrubs and vines*. Dans : Shrubs and vines for northeastern wildlife. Gill, J.D. et Healy, W.M. (compilers). USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-9 : 2-5.
- Shepperd, W.D., 1993. *Initial growth, development, and clonal dynamics of regenerated aspen in the Rocky Mountains*. USDA For. Serv., Rocky Mountain Forest and Range Exp. Stn., Res. Pap. RM-312. 8 p.
- Siderits, K., 1975. *Forest diversity : an approach to forest wildlife management*. For. Chron. 51 : 99-103.
- Sidhu, S.S., 1973a. *Early effects of burning and logging in pine-mixedwoods. I. Frequency and biomass of minor vegetation*. Petawawa For. Exp. Stn., Info. Rep. PS-X-46. 47 p.
- Sidhu, S.S., 1973b. *Early effects of burning and logging in pine-mixedwoods. II. Recovery in numbers of species and ground cover of minor vegetation*. Petawawa For. Exp. Stn., Info. Rep. PS-X-47. 23 p.
- Sidhu, S.S., Feng, J.C. et Maynard, D.G., 1993. *A five-year scenario of vegetation management in a mixedwood cutover in Alberta*. Dans : Proc. International Conference on Forest Vegetation Management. Auburn Univ., Al, 27 April -1 May 1992 : 94-119.
- Simard, S., 1990. *A retrospective study of competition between paper birch and planted Douglas-fir*. B.C., FRDA Rep. 147. 19 p.
- Singh, P., 1976. *Some fungi isolated from the seeds of Kalmia angustifolia*. Bi-monthly Res. Notes 32 : 11-12.
- Small, E., 1972. *Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants*. Can. J. Bot. 50 : 2227-2233.

- Solbreck, C. et Andersson, D., 1987. *Vertical distribution of fireweed, Epilobium angustifolium, seeds in the air*. Can. J. Bot. 65 : 2177-2178.
- Solomon, D.S. et Blum, B.M., 1967. *Stump sprouting of four northern hardwoods*. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Stn., Res. Pap. NE-59. 13 p.
- Spurway, C.H., 1941. *Soil reaction (pH) preferences of plants*. Mich. State Coll. Agric., Exp. Stn., Spec. Bull. 306. 36 p.
- Stanek, W. et Orloci, L., 1987. *Some silvicultural ecosystems in the Yukon*. Can. For. Serv., Pacific For. Cent., Victoria, B.C., Info. Rep. BC-X-293. 56 p.
- Stanosz, G.R. et Patton, R.F., 1987a. *Armillaria root rot in Wisconsin aspen sucker stands*. Can. J. For. Res. 17 : 995-1000.
- Stanosz, G.R. et Patton, R.F., 1987b. *Armillaria root rot in aspen stands after repeated short rotations*. Can. J. For. Res. 17 : 1001-1005.
- Stark, N.M., 1977. *Fire and nutrient cycling in a Douglas-fir/larch forest*. Ecology 58 : 16-30.
- Stasiak, M.A., Hofstra, G., Payne, N.J., Prasad, R. et Fletcher, R.A., 1991. *Alterations of growth and shikimic acid levels by sublethal glyphosate applications on pin cherry and trembling aspen*. Can. J. For. Res. 21 : 1086-1090.
- Stearns, F.W., 1974. *Hazels*. Dans: Shrubs and vines for northeastern wildlife. Gill, J.D. et Healy, W.M. (éds), USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-9 : 65-70.
- Steingraber, S.K., 1990. *Deerbrowsing, plant competition and succession in a red pine forest, Itasca State Park, Minnesota*. Dissertation Abstracts International. Science and Engineering 50 : 3286B-3287B.
- Steneker, G.A., 1974. *Factors affecting the suckering of trembling aspen*. For. Chron. 50 : 32-34.
- Steneker, G.A., 1976. *Guide to the silvicultural management of trembling aspen in the prairie provinces*. Can. For. Serv., Inf. Rep. NOR-X-164. 6 p.
- Steneker, G.A. et Wall, R.E., 1970. *Aspen clones : their significance and recognition*. Can. For. Serv., For. Res. Lab. Liaison and Serv. Note MS-L-8.
- Stewart, R.E., Cooley, A.W. et Guardigli, A., 1979. *Asulam controls western bracken (Pteridium aquilinum) on forest Land in western Oregon*. Weed Sci. 27 : 589-594.
- Stickney, P.F., 1986. *First decade plant succession following the sundance forest fire, northern Idaho*. USDA For. Serv., Intermountain Res. Stn., Gen. Tech. Rep. INT-197. 23 p.
- Stiell, W.M. et Berry, A.B., 1986. *Productivity of short rotation aspen stands*. For. Chron. 62 : 10-15.
- Stoeckeler, J.H. et Heinselman, M.L., 1950. *The use of herbicides for the control of alder brush and other swamp shrubs in the Lakes States*. J. For. 48 : 870-874.
- Strothmann, R.O., 1967. *The influence of light and moisture on the growth of red pine seedlings in Minnesota*. For. Sci. 13 : 182-191.
- Sutton, R.F., 1969. *Chemical control of competition in plantations*. For. Chron. 45 : 252-256.
- Sutton, R.F., 1978. *Glyphosate herbicide : an assessment of forestry potential*. For. Chron. 54 : 24-28.
- Sutton, R.F., 1984. *Plantation establishment in the boreal forest : glyphosate, hexazinone, and manual weed control*. For. Chron. 60 : 24-28.
- Sutton, R.F., 1993. *Species composition in two boreal mixedwoods before and 10 years after hexazinone treatment for establishing underplanted Picea glauca (Moench) Voss*. For. Ecol. Manage. 57 : 201-212.
- Swihart, R.K., Bryant, J.P. et Newton, L., 1994. *Latitudinal patterns in consumption of woody plants by snowshoe hares in the eastern United States*. Oikos 70 : 427-434.
- Sylvester, T.W. et Wein, R.W., 1981. *Fuel characteristics of arctic plant species and simulated plant community flammability by Rothermel's model*. Can. J. Bot. 59 : 898-907.
- Taipale, H.T., Härmälä, L., Rousi, M. et Lapinjoki, S.P., 1994. *Histological and chemical comparison of triterpene and phenolic deterrent contents of juvenile shoots of Betula species*. Trees 8 : 232-236.

- Tamm, C.O., 1956. *The response of Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. to different nitrogen sources in water culture*. *Physiol. Planta.* 9 : 331-337.
- Tang, Z.C. et Kozlowski, T.T., 1983. *Further studies in flood tolerance of Betula papyrifera seedlings*. *Physiol. Planta.* 59 : 218-222.
- Tappeiner, J.C., II, 1971. *Invasion and development of beaked hazel in red pine stands in northern Minnesota*. *Ecology* 52 : 514-519.
- Tappeiner, J.C., II, 1979. *Effect of fire and 2,4-D on the early stages of beaked hazel (Corylus cornuta) understories*. *Weed Sci.* 27 : 162-166.
- Tappeiner, J.C., II, et Alm, A.A., 1972. *Effect of hazel on the nutrient composition of annual litter and forest floor in jack and red pine stands*. *Minn. Forest. Res. Notes No. 235*. 4 p.
- Tappeiner, J.C., II. et Alm, A.A., 1975. *Undergrowth vegetation effects on the nutrient content of litter-fall and soils in red pine and birch stands in northern Minnesota*. *Ecology* 56 : 1193-1200.
- Tappeiner, J.C., II, et Dahlman, R.A., 1971. *Control of young hazel undergrowth by light applications of 2,4-D*. *Minnesota For. Res. Note No. 231*. 4 p.
- Tappeiner, J.C., II. et John, H.H., 1973. *Biomass and nutrient content of hazel undergrowth*. *Ecology* 54 : 1342-1348.
- Taylor, B.R. et Jones, H.G., 1990. *Litter decomposition under snow cover in a balsam fir forest*. *Can. J. Bot.* 68 : 112-120.
- Taylor, B.R., Parsons, W.F.J. et Parkinson, D., 1989. *Decomposition of Populus tremuloides leaf litter accelerated by addition of Alnus crispa litter*. *Can. J. For. Res.* 19 : 674-679.
- Taylor, J.A., 1980. *Bracken : an increasing problem and a threat to health*. *Outlook on Agriculture* 10 : 298-304.
- Taylor, S.J., Carleton, T.J. et Adams, P., 1987. *Understorey vegetation change in a Picea mariana chronosequence*. *Vegetatio* 73 : 63-72.
- Telfer, E.S., 1972. *Forage yield and browse utilisation on logged areas in New Brunswick*. *Can. J. For. Res.* 2 : 346-350.
- Tellier, R., 1994. *Effets de l'intensité du brûlage dirigé et de la scarification sur le développement et la diversité de la végétation naturelle et son impact sur l'établissement de semis de pins blancs et de pins rouges*. Thèse de Maîtrise, Université Laval, 1994. 104 p.
- Tenneson, C. et Oring, L. W., 1985. *Winter food preferences of porcupines*. *J. Wildl. Manage.* 49 : 28-33.
- Thibault, M., 1985. *Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation*. Gouv. du Québec, min. Énergie Ress., S. de la rech. et S. de la carto. Carte au 1 : 1 250 000.
- Thomas, D.C., Kroeger, P. et Hervieux, D. 1984. *In vitro digestibilities of plants utilized by barren-ground caribou*. *Arctic* 37 : 31-36.
- Thomas, P.A. et Wein, R.W., 1985. *Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada*. *Can. J. For. Res.* 15 : 727-729.
- Thompson, D.G., Pitt, D.G., Fleming, R.A. et Kettela, E.G., 1992. *Glyphosate efficacy on eastern Canadian forest weeds. Part I : Experimental design and on-target deposit*. *Can. J. For. Res.* 22 : 1151-1159.
- Thompson, I.D. et Mallik, A.U., 1989. *Moose browsing and allelopathic effects of Kalmia angustifolia on balsam fir regeneration in central Newfoundland*. *Can. J. For. Res.* 19 : 524-526.
- 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.
- Timmermann, H.R. et McNicol, J.G., 1988. *Moose habitat needs*. *For. Chron.* 64 : 238-245.
- Tobiessen, P. et Werner, M.B., 1980. *Hardwood seedling survival under plantations of scotch pine and red pine in central New York*. *Ecology* 61 : 25-29.
- Torre, L.C. et Barritt, B.H., 1979. *Red raspberry establishment from root cuttings*. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 104 : 28-31.
- Townsend, A.M., 1972. *Geographic variation in fruit characteristics of Acer rubrum*. *Bull. Torrey Bot. Club* 99 : 121-126.

- Townsend, A.M., Bentz, S.E. et Douglass, L.W., 1993. *Variation in diameter growth of red maple progenies grown in Ohio, Michigan, and Minnesota*. North. J. Appl. For. 10 : 28-31.
- Trevett, M.F., 1961. *Controlling lambkill in lowbush blueberries*. Maine Agr. Exp. Stn. Bull. 600. 22 p.
- Troth, J.L., Deneke, F.J. et Brown, L.M., 1976. *Upland aspen/birch and black spruce stands and their litter and soil properties in interior Alaska*. For. Sci. 11 : 33-44.
- Truax, B., Gagnon, O., Lambert, F. et Chevrier, N., 1994. *Nitrate assimilation of raspberry and pin cherry in a recent clearcut*. Can. J. Bot. 72 : 1343-1348.
- Turner, N.C. et Heichel, G.H., 1977. *Stomatal development and seasonal changes in diffusive resistance of primary and regrowth foliage of red oak (Quercus rubra L.) and red maple (Acer rubrum L.)*. New Phytol. 78 : 71-81.
- Vallée, J., Couture, R. et Joyal, R., 1976. *Étude de la régénération après coupe des essences composant la diète alimentaire de l'orignal*. Phytoprotection 57 : 155-164.
- van Andel, J., 1974. *An ecological study of Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.* Ph.D. Thesis, Free Univ., Amsterdam. Graduate Press, Amsterdam. 85 p.
- van Andel, J., 1975. *A study on the population dynamics of the perennial plant species Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.* Oecologia 19 : 329-337.
- van Andel, J., 1976. *Growth and mineral nutrition of Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. (=Epilobium angustifolium L.)*. Ecol. Plant. 1 : 25-40.
- van Andel, J. et Nelissen, H.J.M., 1979. *Nutritional status of soil and plant species in several clearings in coniferous woods compared to that in two related habitats*. Vegetatio 39 : 115-121.
- van Andel, J. et Rozema, J., 1974. *An experiment on reproduction from seed within existing populations of Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.* Plant and Soil 41 : 415-419.
- van Andel, J. et Vera, F., 1977. *Reproductive allocation in Senecio sylvaticus and Chamaenerion angustifolium in relation to mineral nutrition*. J. Ecol. 65 : 747-758.
- van Andel, J., Bos, J.W. et Ernst, W., 1978. *An experimental study on two populations of Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. (= Epilobium angustifolium L.) occurring on contrasting soils, with particular reference to the response to bicarbonate*. New Phytol. 81 : 763-772.
- van Dersal, W.R., 1938. *Native woody plants of the United States. Their erosion-control and wildlife values*. USDA Misc. Publ. 303. 362 p.
- van Nostrand, R.S., 1971. *Strip cutting black spruce in central Newfoundland to induce regeneration*. Can. For. Serv., Publication 1294. 21 p.
- Van Ryn, D.M., Lassoie, J.P. et Jacobson, J.S., 1988. *Effects of acid mist on in vivo pollen tube growth in red maple*. Can. J. For. Res. 18 : 1049-1052.
- Verry, E.S. et Timmons, D.R., 1976. *Elements in leaves of trembling aspen clone by crown position and season*. Can. J. For. Res. 6 : 436-440.
- Vézina, P.E. et Roberge, M., 1981. *Comment aménager nos forêts ?* Presses de l'université Laval. 273 p.
- Viereck, L.A., 1983. *The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada*. Dans : The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Wein, R.W. et MacLean, D.A. (éds). SCOPE Vol. 18, John Wiley & Sons Ltd., Toronto : 201-220.
- Vincent, A.B., 1953. *Mountain maple*. Can. Dept. Res. Development, Div. For. Res. Silv. Leaflet No. 80.
- Vincent, A.B., 1964. *Growth and numbers of speckled alder following logging of black spruce peatlands*. For. Chron. 40 : 514-518.
- Vincent, A.B., 1965a. *Growth habits of mountain maple in the Ontario claybelt*. For. Chron. 41 : 330-344.
- Vincent, A.B., 1965b. *Growth of black spruce and balsam fir reproduction under speckled alder*. For. Res. Branch, Dept. For., Pub. No. 1102. 14 p.

- Vitousek, P.M. et Melillo, J.M., 1979. *Nitrate losses from disturbed forests : patterns and mechanisms*. For. Sci. 25 : 605-619.
- Vitt, D.H. et Slack, N.G., 1975. *An analysis of the vegetation of Sphagnum-dominated kettle-hole bogs in relation to environmental gradients*. Can. J. Bot. 53 : 332-359.
- Wagner, R.G. et Zasada, J.C., 1991. *Integrating plant autecology and silvicultural activities to prevent forest vegetation management problems*. For. Chron. 67 : 506-513.
- Waldron, R.M., 1959. *Hazel foliage treatments to reduce suppression of white spruce reproduction*. Dept. of Northern Affairs and National Resources, For. Res. Div., Tech. Note No. 75.17 p.
- Wall, R.E., 1982. *Secondary succession on recently cut-over forest land in Nova Scotia*. Can. For. Serv., Maritimes For. Res. Cent., Info. Rep. M-X-133.19 p.
- Wall, R.E., 1983. *Early stand development after clear-cutting on the Cape Breton Highlands*. Can. For. Serv., Maritimes For. Res. Cent., Info. Rep. M-X-143. 16 p.
- Wall, R.E., 1986. *Effects of black knot disease on pin cherry*. Can. J. Plant Pathol. 8 : 71-77.
- Walters, R.S. et Yawney, H.W., 1990. *Acer rubrum L.* Dans : Silvics of North America, vol. 2, Hardwoods. USDA For. Serv., Agric. Handbook 654 : 60-69.
- Wang, B.S.P. et Haddon, B.D., 1978. *Germination of red maple seed*. Seed Sci. & Technol. 6 : 785-790.
- Watt, A.S., 1967. *The differentiation and fate of the bracken (Pteridium aquilinum) frond and their relation to the age-structure of the shoot and frond population*. New Phytol. 66 : 75-84.
- Watt, A.S., 1976. *The ecological status of bracken*. Bot. J. Linn. Soc. 73 : 217-239.
- Watt, R.F. et Heinselman, M.L., 1965. *Foliar nitrogen and phosphorous level related to site quality in a northern Minnesota spruce bog*. Ecology 46 : 357-361.
- Weber, M.G., 1990. *Response of immature aspen ecosystems to cutting and burning in relation to vernal leaf-flush*. For. Ecol. Manage. 31 : 15-33.
- Wein, R.W. et Bliss, L.C., 1973. *Changes in Arctic Eriophorum tussock communities following fire*. Ecology 54 : 845-852.
- Weinberg, E.S. et Voeller, B.R., 1969. *External factors inducing germination of fern spores*. American Fern Journal 59 : 153-167.
- Weingartner, D.H., 1980. *The effects of scarification on trembling aspen in northern Ontario : a preliminary report*. For. Chron. 56 : 173-175.
- Wendel, G.W., 1990. *Prunus pensylvanica L. f.* Dans : Silvics of North America, Vol. 2, Hardwoods. USDA For. Serv., Agric. Handbook 654 : 587-593.
- Wetzel, S. et Greenwood, J.S., 1991. *A survey of seasonal bark proteins in eight temperate hardwoods*. Trees 5 : 153-157.
- Whaley, R.E. et Johnson, F.J., 1992. *Esnagami brush-saw study : effects of various concentrations of 2,4-D and glyphosate on trembling aspen*. Min. Nat. Resour., Northwestern Ont. Boreal For. Manage., Tech. Note TN-18. 11 p.
- White, A.S., 1991. *The importance of different forms of regeneration to secondary succession in a Maine hardwood forest*. Bull. Torrey Bot. Club 118 : 303-311.
- White, A.S. et Elliott, K.J., 1992. *Predicting the effects of hardwood competition on red pine seedling growth*. Can. J. For. Res. 22 : 1510-1515.
- Whitney, G.G., 1978. *A Demographic analysis of Rubus idaeus L. and Rubus pubescens Raf. The reproductive traits and population dynamics of two temporally isolated members of the Genus Rubus*. Ph. D. Diss., Yale Univ. 139 p.
- Whitney, G.G., 1982. *The productivity and carbohydrate economy of a developing stand of Rubus idaeus*. Can. J. Bot. 60 : 2697-2703.
- Whitney, G.G., 1984. *The reproductive biology of raspberries and plant-pollinator community structure*. Amer. J. Bot. 71 : 887-894.
- Whitney, G.G., 1986. *A demographic analysis of Rubus idaeus and Rubus pubescens*. Can. J. Bot. 64 : 2916-2921.

- Wile, B.C., 1981. *A test of five herbicides and three methods of ground application for cleaning young stands and clearcut areas*. Can. For. Serv., Inf. Rep. M-X-126.
- Williams, A.G., Kent, M. et Ternan, J.L., 1987. *Quantity and quality of bracken throughfall, stemflow and litterflow in a dartmoor catchment*. J. Appl. Ecol. 24 : 217-230.
- Williams, G.H. et Foley, A., 1976. *Seasonal variations in the carbohydrate content of bracken*. Bot. J. Linn. Soc. 73 : 87-93.
- Willis, G.L. et Johnson, J.A., 1978. *Regeneration of yellow birch following selective cutting of old-growth northern hardwoods*. Michigan Tech. Univ., Ford For. Cent., Res. Notes No. 26.13 p.
- Wilson, B.F., 1968. *Red maple stump sprouts: development the first year*. Harvard For. Pap. No. 18. 10 p.
- Wilson, B.F., 1993. *Compensatory shoot growth in young black birch and red maple trees*. Can. J. For. Res. 23 : 302-306.
- Winget, C.H. et Kozlowski, T.T., 1965. *Yellow birch germination and seedling growth*. For. Sci. 11 : 386-392.
- Wolff, J.O., 1978. *Food habits of snowshoe hares in interior Alaska*. J. Wildl. Manage. 42 : 148-153.
- Wood, J.E. et Dominy, S.W.J., 1988. *Mechanical site preparation and early chemical tending in white spruce : 19-year results*. For. Chron. 64 : 177-181.
- Wright, C.J. et Waister, P.D., 1984. *Light interception and fruiting cane architecture in the red raspberry grown under annual and biennial management*. J. Hortic. Sci. 59 : 395-402.
- Wright, H.A., 1972. *Shrub response to fire*. Dans : Wildland shrubs -- their biology of utilisation. McKell, C.M., Blaisdell, J.P. et Goodin, J.R. (éds). USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. INT-1 : 204-217.
- Yarborough, D.E. et Bhowmik, P.C., 1986. *Effect of hexazinone on weeds and on lowbush blueberries in Maine*. Dans : Proc. Northeastern Weed Science Society, 40th Annual Meeting : 165-166.
- Younger, P.D. et Kapustka, L.A., 1983. *N₂(C₂H₂)ase activity by *Alnus incana* spp. *rugosa* (Betulaceae) in the northern hardwood forest*. Amer. J. Bot. 70 : 30-39.
- Younger, P.D., Koch, R.G. et Kapustka, L.A., 1980. *Allelochemic interference by quaking aspen leaf litter on selected herbaceous species*. For. Sci. 26 : 429-434.
- Zach, R., Chricton, V.F.L, Stewart, J.M. et Mayoh, K.R., 1982. *Early winter food habits of Manitoba moose as determined by three rumen analysis methods*. Can. J. Zool. 60 : 1300-1304.
- Zasada, J.C., 1971. *Natural regeneration of interior Alaska forest-seed, seedbed and vegetative reproduction considerations*. Dans : Slaughter, C.W., Barney, R.J. et Hansen, G.M. (éds). Proc. Fire in the northern environment Symp. USDA For. Serv., Fairbanks, Alaska.
- Zasada, J.C., Norum, R.A., van Veldhuizen, R.M. et Teutsch, C.E., 1983. *Artificial regeneration of trees and tall shrubs in experimentally burned upland black spruce/feather moss stands in Alaska*. Can. J. For. Res. 13 : 903-913.
- Zasada, J.C., Viereck, L.A., Foote, M.J., Parkenson, R.H., Wolff, J.O. et Lankford, L.A., Jr., 1981. *Natural regeneration of balsam poplar following harvesting in the Susita Valley, Alaska*. For. Chron. 57 : 57-65.
- Zasada, Z.A. et Tappeiner, J.C., 1969. *Soil disturbance from rubber-tire skidders during summer harvesting of aspen*. Univ. of Minn., Minn. For. Note 204. 3 p.
- Zehngraff, P.H. et von Barga, J., 1949. *Chemical brush control in forest management*. J. For. 47 : 110-112.
- Zhu, H. et Mallik, A.U., 1994. *Interactions between Kalmia and black spruce : isolation and identification of allelopathic compounds*. J. Chem. Ecol. 20 : 407-421.

La Stratégie de protection des forêts du Québec fonde plusieurs de ses recommandations sur une dimension d'aménagement préventif, notamment en ce qui a trait à la végétation de compétition, et souligne d'ailleurs la nécessité de préciser l'état de nos connaissances sur l'écologie de ces espèces. Pour ce faire, la Direction de la recherche forestière a entrepris la réalisation d'une synthèse bibliographique de l'autécologie des principales espèces susceptibles d'exercer un effet compétitif sur la régénération forestière. Cette synthèse permettra de mieux connaître les exigences des espèces de transition, leur rôle dans l'écosystème, leur effet sur des espèces cultivées et d'adapter, le cas échéant, l'une ou l'autre intervention sylvicole à la réaction anticipée de l'espèce au traitement, dans le but de rencontrer les objectifs de la Stratégie. En outre, elle servira de point de départ aux chercheurs et gestionnaires forestiers pour identifier et définir des besoins de connaissance plus précise.



Gouvernement du Québec
Ministère des Ressources
naturelles

ISBN 2-550-24455-9
ISSN 1183-3912
F.D.C. 181(047,3)(714)
L.C. QK 911

RN95-3056