



# BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE  
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

## Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

## Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

CONTRIBUTION RELATIVE DES FACTEURS D'HABITAT ET DES  
INTERACTIONS INTERSPÉCIFIQUES À LA RÉGÉNÉRATION POST-  
RÉCOLTE EN FORÊT BORÉALE MIXTE

PRÉSENTÉE

MÉMOIRE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN ÉCOLOGIE

PAR

MACIRÉ FOFANA

JANVIER 2021

## REMERCIEMENTS

La réalisation de ce projet de recherche a été rendue possible grâce au soutien et à la collaboration de plusieurs personnes. Je leur exprime ici mes sincères remerciements.

Je remercie particulièrement mon directeur de recherche Benoit Lafleur et mon co-directeur Nelson Thiffault, pour leur accueil chaleureux, leur disponibilité et pour tous leurs conseils qui nous ont permis d'atteindre ces résultats. Qu'ils sachent que leurs commentaires et suggestions pour mener à bien ce travail ont été d'une grande utilité.

Je remercie le Programme de Bourse de la francophonie (PCBF) qui a bien voulu financer ma formation durant ces deux années. Je remercie également la fondation de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) pour son appui financier au cours de mes études. Je remercie mon ministère (l'Enseignement Technique et de la Formation Professionnelle) à travers mon directeur, Elhaji Mouhidine Kounta, pour leur soutien moral à l'atteinte de mes objectifs. Par la même occasion, je remercie tout le corps professoral et le personnel de l'Institut de recherche sur les forêts (IRF) pour la qualité de l'encadrement et aussi de l'accueil chaleureux dont j'ai bénéficié durant ma formation. J'aimerais remercier Hermine Lore Nguena Nguetack, professionnelle de recherche à l'Institut de recherche sur les forêts (IRF) pour son aide précieuse qu'elle n'a cessé de m'apporter tout au long du traitement statistique de mes données de terrain.

J'adresse également mes remerciements à Claude-Michel Bouchard pour sa mise à disposition des cartes de la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD).

J'aimerais que Marie-Robin Myler et Raynald Julien trouvent ici, mes sincères remerciements pour notre accueil à la station de recherche et pour avoir rendu notre séjour merveilleux. À Malika Jasmine, Juliette Venturini, ainsi qu'à Shawn Jarry qui m'ont apporté leur aide durant ma collecte de données. Sans oublier les collègues, étudiants et étudiantes au programme de maîtrise en Écologie et au doctorat en Sciences de l'Environnement. Je remercie mon beau-frère, Mohamed Aly Camara et ma grande sœur, Safiatou Makanera qui ont bien voulu s'occuper de mon fils durant ces deux années d'études. Ma belle-sœur, Manty Camara et mon grand frère, Aboubacar Fofana pour leur soutien moral et matériel qu'ils n'ont cessé de m'apporter.

Mes remerciements à ma chère amie Oumy Makalo KOITA pour son soutien moral, et à tous ceux et à toutes celles qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation du présent travail. Enfin, je dédie ce mémoire à mon défunt père, Amadou Fofana, à ma défunte mère, Salématou Makanera, et à mon fils, Aboubacar Faye.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire s'inscrit dans le cadre du programme de Maîtrise en Écologie de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT). Ce travail porte sur la contribution relative des facteurs d'habitats (i.e. disponibilité de la lumière, température et l'humidité du sol, disponibilité des éléments nutritifs) et des interactions interspécifiques sur la dynamique de régénération après coupe totale et coupe partielle.

Notre mémoire se divise en trois chapitres. Le premier chapitre décrit l'état des connaissances sur la forêt boréale mixte et les interactions interspécifiques. Dans ce même chapitre seront énoncés l'objectif général du projet de recherche, les questions de recherche et les hypothèses. Le deuxième chapitre est rédigé sous forme d'article scientifique et présente une introduction à ce travail expérimental, les méthodes, les résultats et la discussion des résultats obtenus. Finalement, le troisième chapitre porte sur les implications sylvicoles des résultats dans l'aménagement écosystémique, les limites de l'étude, ainsi que et des recommandations pour les aménagistes et les gestionnaires forestiers.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	iv
LISTE DES FIGURES .....	vii
LISTE DES TABLEAUX .....	ix
RÉSUMÉ .....	x
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
1.1 Contexte .....	1
1.2 Problématique .....	2
1.3 État des connaissances .....	5
1.3.1 Dynamique successioneuse et perturbations naturelles .....	5
1.3.2 Effets des feux et des épidémies d'insectes sur les caractéristiques d'habitat et la régénération en forêt mixte .....	6
1.3.3 Autécologie des essences à l'étude .....	7
1.3.4 Effets des facteurs d'habitat sur la croissance de la régénération naturelle..	11
1.3.5 Effets de la récolte sur les caractéristiques d'habitat et la régénération en forêt boréale mixte .....	13
1.4 Notion d'interactions interspécifiques .....	16
1.4.1 Complémentarité de niche .....	17
1.4.2 La facilitation .....	18
1.4.3 La compétition .....	19
1.5 Synthèse des effets des facteurs d'habitat, la récolte et des interactions interspécifiques sur la croissance de régénération naturelle .....	20
1.6 Besoins et originalité du projet .....	22
1.7 Objectifs du projet et hypothèses .....	23
1.7.1 Objectifs de recherche .....	23
1.7.2 Hypothèses .....	24

CHAPITRE II CONTRIBUTION RELATIVE DES FACTEURS D’HABITAT ET DES INTERACTIONS INTERSPÉCIFIQUES À LA RÉGÉNÉRATION POST-RÉCOLTE .....	25
2.1 Résumé .....	26
2.2 Introduction.....	27
2.3 Matériel et méthodes.....	31
2.3.1 Site d’étude .....	31
2.3.2 Plan expérimental et échantillonnage .....	32
2.3.3 Analyses de laboratoire.....	35
2.3.4 Analyses statistiques .....	35
2.4 Résultats.....	36
2.4.1 Caractérisation de la structure et de la composition des peuplements.....	36
2.4.2 Densité de la régénération.....	37
2.4.3 Densité de la végétation concurrente .....	39
2.4.4 Accroissement des trois dernières années (2016-2017-2018) des semis .....	40
2.4.5 Recouvrement de la canopée mesuré à 1 m de hauteur du sol.....	41
2.4.6 Chimie des sols et nutrition foliaire .....	42
2.4.7 Relations entre croissance des semis, facteurs d’habitat et interactions interspécifiques .....	46
2.5 Discussion.....	53
2.5.1 Croissance en hauteur, facteurs d’habitat et interactions interspécifiques ...	53
2.5.2 Abondance et croissance de la régénération .....	55
CHAPITRE III CONCLUSION GÉNÉRALE .....	60
3.1 Implications sylvicoles .....	61
3.2 Limites de l’étude et recommandations .....	62
ANNEXE A .....	64
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	69

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Schématisation de la structure et de la composition des types forestiers associés aux trois cohortes en forêt boréale mixte (Bergeron et Fenton, 2012).....	6
1.2 Schéma illustratif des effets des coupes, facteurs d’habitat, mixité des essences influencent sur la régénération.....	23
2.1 Schématisation des placettes d’échantillonnage.....	34
2.2 Surface terrière des arbres résiduels par traitement de récolte.....	37
2.3 Abondance de la régénération naturelle des semis par traitement de récolte.....	38
2.4 Abondance de la régénération naturelle des gaules par traitement de récolte.....	39
2.5 Abondance de la régénération de la végétation concurrente.....	40
2.6 Accroissement des semis par essence et par traitement de récolte. Des colonnes surmontées d’une même lettre ne sont pas différentes à $p = 0.05$ .....	41
2.7 Pourcentage de recouvrement de la canopée par traitement de récolte.....	42
2.8 Relations entre les variables explicatives, la croissance en hauteur et diamètre des semis de peuplier faux-tremble. ....	46
2.9 Relations entre les variables explicatives, la croissance en hauteur et diamètre des semis de sapin baumier.....	47
2.10 Relations entre les variables explicatives, la croissance en hauteur et diamètre des semis d’épinette blanche. ....	48

A.1	Changement de température du sol en fonction du temps/traitement de récolte (2019)	67
A.2	Changement de l'humidité du sol en fonction du temps/traitement de récolte (2019).....	68

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page	
1.1	Caractéristiques autécologiques de certaines essences de la forêt boréale (Harvey et al., 2002; Leduc, 2013).....	11
2.1	Chimie du sol (en mg.kg <sup>-1</sup> ± erreur standard) par traitement de récolte.....	44
2.2	Nutritions foliaires (en % ± erreur standard) par traitement de récolte.....	45
2.3	Variables explicatives et l'accroissement du peuplier faux-tremble.....	50
2.4	Variables explicatives de l'accroissement du sapin traitement de récolte....	50
2.5	Variables explicatives de l'accroissement de l'épinette en fonction des traitements de récolte.....	51
2.6	Moyennes de la température et l'humidité du sol par traitement de récolte (valeurs enregistrées de mai à août 2019).....	52
A.1	Surface terrière résiduelle des peuplements dhp ≥ 9,1cm (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> ± erreur standard) par modalités de récolte.	64
A.2	Surface terrière de chicot dhp ≥ 9,1cm (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> ± erreur standard) par traitement.....	64
A.3	Surface terrière de souches dhp ≥ 9,1cm (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> ± erreur standard) par modalités de récolte.....	65
A.4	Densité de semis par essence (dhp ≤ 1m; nbre.ha <sup>-1</sup> ± erreur standard) par traitement de récolte.....	65
A.5	Densité de gaules (nbre.ha <sup>-1</sup> ± erreur standard)/traitement de récolte.....	66
A.6	Densité de tiges de gaules de la végétation concurrente/espèce (dhp 1 à 3cm; nbre.ha <sup>-1</sup> ± erreur standard) par traitement de récolte.....	66
A.7	Accroissement moyenne en hauteur et en diamètre de la régénération par essence (cm ± erreur standard) et par traitement de récolte.....	67

## RÉSUMÉ

Par l'entremise de la perturbation des sols et le prélèvement des arbres de la canopée, les opérations de récolte influencent les propriétés physico-chimiques du sol et la quantité de lumière disponible à la régénération forestière. En forêt boréale, bien que les coupes totales soient traditionnellement utilisées pour renouveler un peuplement en lui donnant une structure équiennne, dans le contexte d'un aménagement écosystémique les coupes partielles sont devenues des pratiques importantes qui simulent les effets des perturbations secondaires, tels les épidémies d'insectes et le chablis et qui permettent de maintenir la structure des vieilles forêts. De plus, les interactions intra et interspécifiques influencent la dynamique forestière, et pour cela, des indices de compétition ont été depuis longtemps utilisés pour expliquer la force de ces interactions.

Cette étude a été réalisée dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) de l'ouest du Québec, plus précisément à la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet. Elle avait pour objectif de déterminer la contribution relative des facteurs d'habitat et la compétition sur la croissance des semis d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill) et de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), 7 à 10 ans après coupe totale (CRPS) et coupe partielle (coupe progressive irrégulière) en forêt boréale mixte. Les peuplements résiduels ont été caractérisés dans 45 placettes de 400 m<sup>2</sup>, soit 15 par traitement de récolte (incluant les peuplements témoins). Des analyses de la variance (ANOVA) à un critère de classification et des modèles mixtes ont permis d'évaluer les effets des traitements de récolte sur l'abondance et la croissance de la régénération.

Nos résultats montrent que les facteurs d'habitat tels que le phosphore (P) extractible du sol étaient plus importants que la compétition pour expliquer la croissance en hauteur du peuplier faux-tremble dans les coupes totales. En ce qui a trait à la croissance de l'épinette, le pH du sol avait augmenté de 91% la croissance des semis, alors que la compétition l'augmentait de 2% dans les coupes partielles. Le pH du sol avait augmenté de 9% et 46% la croissance des semis d'épinettes respectivement dans la CT et les témoins, alors que la compétition diminuait de 10% celle-ci dans les témoins. De même, le calcium du sol augmentait de 72% la croissance des semis de sapin, alors que la compétition avait diminué de 8% la croissance dans les coupes partielles. Par contre, la croissance en hauteur du sapin diminuait avec l'augmentation

de l'indice de compétition et celle des facteurs d'habitat tels que le phosphore du sol et l'azote du sol dans les coupes totales. Bien que les effets de la compétition soient relativement moins importants que les facteurs d'habitat pour expliquer la croissance des semis, l'effet du peuplier et de l'épinette sur le sapin était plus important dans les témoins que dans la CT et la CP. De même, l'effet du peuplier et du sapin sur l'épinette était plus grand dans les témoins que dans la CT et la CP. Par contre, l'effet du sapin et de l'épinette sur le peuplier était plus fort dans les coupes partielles que dans les coupes totales et les témoins.

Nos résultats suggèrent aux sylviculteurs de tenir compte des caractéristiques des essences à planter et de la taille des voisins lors des opérations de reboisement. Ainsi, après une coupe partielle, les semis d'épinettes peuvent être maintenus avec les sapins et les peupliers faux-trembles ou plantés avec ces derniers, dans le but de favoriser la régénération et de maintenir des peuplements mixtes. Par ailleurs, d'autres interactions interspécifiques, telles que la complémentarité et la facilitation, n'ont pas été mesurées dans cette étude. Néanmoins, nos résultats suggèrent que protéger à la fois les semis de sapin, d'épinette et de peuplier faux-tremble après les coupes, en raison de leurs traits fonctionnels complémentaires (p. ex. tolérance à l'ombre, niveau d'enracinement) permettraient de réduire la compétition pour les ressources (p.ex. lumière, nutriments). De plus, la capacité du peuplier faux-tremble à rendre disponibles les éléments nutritifs par la décomposition de sa litière favoriserait la croissance des semis des essences résineuses.

**Mots clés :** aménagement écosystémique, compétition, coupe totale, coupe partielle, facilitation, forêt boréale mixte, sylviculture

# CHAPITRE I

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 1.1 Contexte

Au Canada, l'aménagement écosystémique occupe une place importante dans l'aménagement durable des forêts (Jetté *et al.*, 2013a). Ce concept intervient dans l'application des stratégies d'aménagement et des traitements sylvicoles qui permettent d'imiter les principales caractéristiques des forêts naturelles (Boucher *et al.*, 2011).

La forêt boréale mixte de l'est du Canada (au Québec, le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, *Betula papyrifera* Marsh.) est principalement dynamisée par les feux (Gauthier *et al.*, 2001) et les épidémies d'insectes (Sutton et Tardif, 2008). Les principales épidémies qui modifient cette forêt sont la livrée des forêts (*Malacosoma disstria*), dont l'hôte principal est le peuplier faux tremble (*Populus tremuloides* Michx.), et la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) dont les principaux hôtes sont principalement le sapin baumier (*Abies balsamea* [Linn.] Miller) et l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) (Kneeshaw, 1997).

Dans les régions où le cycle des feux est plus court que la durée de vie des essences dominantes, la composition des peuplements post-feu est semblable à celle existant avant le feu (Johnson 1992).

C'est notamment le cas des peuplements dominés par des essences qui se sont adaptées au feu comme l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) et le pin gris (*Pinus banksiana* Ait.) à cause de leurs cônes serotineux, et comme le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) (Viereck, 1983; Gauthier *et al.*, 1993) qui se reproduisent principalement de manière végétative.

Après une perturbation, qu'elle soit totale (comme un feu) ou partielle (comme une épidémie d'insectes), la croissance et la survie de la régénération sont modulées par les facteurs d'habitat et les interactions interspécifiques (p. ex. compétition et facilitation). À court et moyen termes, la survie et la croissance de la régénération dépendraient donc en partie de l'interaction entre la quantité de lumière, des nutriments disponibles et du taux de croissance des arbres dans leur environnement immédiat (Paré et Bergeron 1996; Kobe et Coates, 1997).

## 1.2 Problématique

En forêt boréale mixte, plusieurs études ont montré que les peuplements mixtes, i.e. ceux composés d'un mélange d'essences, sont généralement plus productifs que les peuplements dominés par une seule essence (Vilà *et al.*, 2007; Morin *et al.*, 2011). Par exemple, certains auteurs (Man et Lieffers, 1999; Légaré *et al.*, 2005; Kabzems *et al.*, 2007) ont constaté que les peuplements mixtes de peuplier faux-tremble et d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) ou noire présentent une meilleure productivité que les peuplements purs (i.e. des peuplements dont >75% de la surface terrière est occupée par une seule essence) de ces mêmes essences. La complémentarité de niche ou la facilitation entre espèces (Hooper *et al.*, 2005), ainsi que la plus grande disponibilité des éléments nutritifs expliqueraient en partie cette plus grande productivité des peuplements mixtes (Légaré *et al.*, 2005). Le peuplier faux-tremble en améliorant les conditions du processus de décomposition de la matière organique, la disponibilité des éléments nutritifs et les conditions microclimatiques, pourraient

faciliter la survie et la croissance de l'épinette noire (Légaré *et al.*, 2004). En effet, le peuplier faux-tremble extrait les nutriments en profondeur et les ramène en surface lors de la chute des feuilles, ce qui permet à l'épinette noire dont les racines sont plus en surface de puiser ces ressources nutritives. De ce fait, l'épinette noire (une essence à l'enracinement superficiel) peut cohabiter et utiliser les mêmes ressources d'habitats (lumière et nutriments) que le peuplier faux-tremble (une essence possédant un système racinaire plus profond; Strong et La Roi, 1983). Toutefois, en forêt boréale mixte, la contribution relative des facteurs d'habitat et de la mixité des essences (par l'entremise de leurs interactions, i.e. compétition ou facilitation) à l'abondance et à la croissance de la régénération forestière demeure à ce jour peu connue.

Au cours des dernières décennies, la récolte forestière est devenue un important agent de perturbation en forêt boréale mixte. La récolte des tiges marchandes (dhp >9 cm) s'est traditionnellement effectuée par coupe totale (CT), incluant la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS). Un des objectifs de cette pratique de récolte est de renouveler l'ensemble d'un peuplement et de lui donner une structure équiennne (Ruel, 1989). Une CT effectuée dans un peuplement mixte où domine le peuplier faux-tremble conduit à un fort recrutement du peuplier faux-tremble par drageonnement après coupe (Brais *et al.*, 2004). Le caractère très envahissant du peuplier faux-tremble ainsi que sa croissance rapide limiteraient celle d'autres essences voisines (Peterson et Peterson, 1992). Dans ce contexte, la coupe partielle (CP) a donc été proposée dans le but de reproduire, par exemple, les effets des perturbations secondaires sur la régénération et maintenir la composition des peuplements mixtes, et de favoriser ainsi la régénération préétablie des essences résineuses (Brais *et al.*, 2013). Les types de coupes progressives permettent d'établir la régénération des semis et d'améliorer la composition du futur peuplement (Raymond *et al.*, 2000).

Par ailleurs, en raison d'un prélèvement plus intense dans la coupe totale, conduisant à une abondance plus élevée de la concurrence végétale, l'importance relative des

interactions interspécifiques (i.e. compétition) serait plus élevée après CT qu'après CP. Cet effet serait plus important pour le sapin baumier et l'épinette blanche que pour le peuplier faux-tremble, puisque l'abondance des arbustes comme l'érable à épis (*Acer spicatum* Lam.) sur un parterre de coupe peut influencer la croissance des essences résineuses à travers la compétition pour la lumière (Jobidon, 2000). À l'opposé, la contribution relative des facteurs d'habitat pour expliquer la croissance du sapin et de l'épinette serait dans ce cas plus élevée après coupe partielle qu'après coupe totale.

En dépit de nos connaissances des effets individuels des facteurs d'habitat et des interactions interspécifiques sur la croissance des essences trouvées en forêt boréale mixte, et des effets de diverses modalités de récolte sur la dynamique forestière, de nombreuses contraintes opérationnelles et défis demeurent associés à l'aménagement en forêt boréale mixte, particulièrement en ce qui a trait à la régénération de peuplements mixtes. Des pratiques sylvicoles et des stratégies d'aménagement capables de maintenir des peuplements et des paysages forestiers constitués de mélanges d'essences feuillues et résineuses devraient être favorisées. Les coupes partielles pourraient donc être utilisées pour émuler les effets des perturbations naturelles telles que les épidémies de tordeuses de bourgeons de l'épinette et la livrée des forêts (Bergeron *et al.*, 1999). La réalisation de ce projet permettra une meilleure compréhension de la contribution de facteurs d'habitat et des interactions interspécifiques sur l'abondance et la croissance de la régénération naturelle post-récolte. Ce projet pourrait ainsi contribuer au maintien des fonctions écologiques des écosystèmes forestiers boréaux mixtes à travers des pratiques sylvicoles telles que les coupes partielles.

### 1.3 État des connaissances

#### 1.3.1 Dynamique successionnelle et perturbations naturelles

En forêt boréale mixte, les changements qui interviennent dans la composition de la forêt peuvent être simplifiés par le modèle des trois cohortes (Gauthier *et al.*, 2008). Spécifiquement, les peuplements issus d'un feu (peuplements dits de cohorte 1) possèdent une structure équiennne et régulière généralement composée d'essences intolérantes à l'ombre (p. ex. le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc ou le pin gris) qui dominent la canopée avec, en sous-étage, une strate de régénération constituée d'essences tolérantes à l'ombre (par exemple, l'épinette blanche ou le sapin baumier). Au fil du temps suivit de la sénescence et la mortalité des individus de la première cohorte, la canopée de ces peuplements sera remplacée par les essences résineuses présentes en sous-étage, constituant ainsi des peuplements mixtes de transition (i.e. peuplements de cohorte 2). Enfin, en l'absence prolongée de feu, les essences résineuses et tolérantes à l'ombre dominant le couvert forestier, formant ainsi des peuplements résineux dits de troisième cohorte (Harvey *et al.*, 2002).

En absence prolongée de perturbation par le feu, la dynamique des peuplements est principalement contrôlée par une dynamique des trouées (De Grandpré *et al.*, 2000), qui s'exprime soit par la mort d'arbres individuels ou en bouquets causée par la sénescence naturelle ou par des épidémies d'insectes, notamment la livrée des forêts (*Malacosoma disstria*), qui s'attaquent principalement au peuplier faux-tremble, et la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*), dont l'hôte principal est le sapin baumier. Notamment, cette dynamique des trouées contrôle l'établissement et la croissance de la régénération et influence la composition des peuplements (Kneeshaw et Bergeron, 1998). Par exemple, en peuplement principalement feuillu, les trouées permettent au sapin baumier présent dans le sous couvert d'atteindre la canopée. De même, des trouées dans des peuplements essentiellement composés d'essences

résineuses où le peuplier faux-tremble est présent favorisent le recrutement de cette essence (Kneeshaw et Bergeron, 1996; 1998).

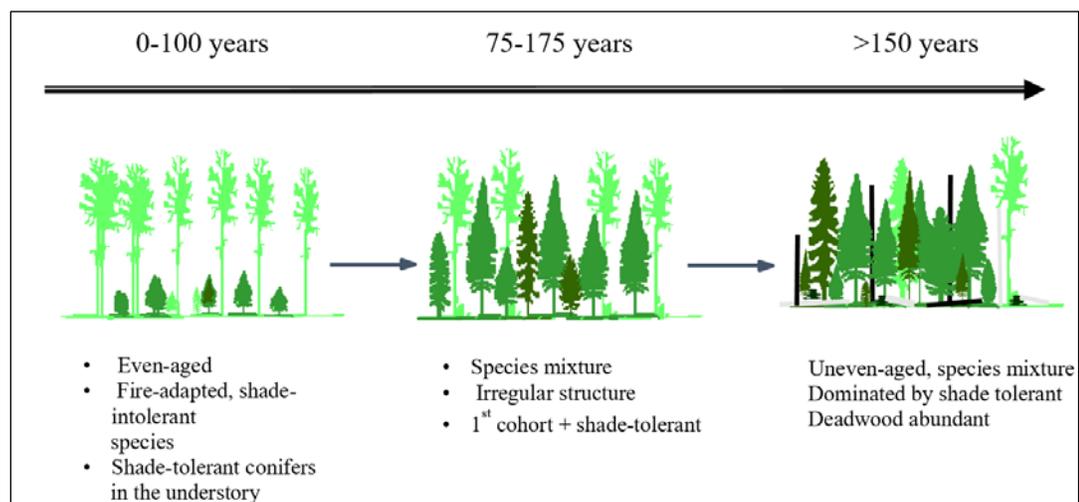


Figure 1.1 Schématisation simplifiée de la structure et de la composition des types forestiers associés aux trois cohortes en forêt boréale mixte (reproduit de Bergeron et Fenton, 2012)

### 1.3.2 Effets des feux et des épidémies d'insectes sur les caractéristiques d'habitat et la régénération en forêt mixte

Les feux de forêt influent sur les caractéristiques de peuplements (p. ex. composition et structure du peuplement) et les facteurs d'habitat (p. ex. disponibilité de la lumière et des éléments nutritifs). Les feux lorsqu'ils sont sévères, induisent une grande mortalité des arbres et de la végétation en sous-couvert en consommant la couverture morte, produisant ainsi un apport important de cendres riches en cations basiques (potassium [K], calcium [Ca] et magnésium [Mg]) nécessaires à la croissance des plantes (Simard *et al.*, 2008). De plus, la combustion de la matière organique provoquée par les feux expose le sol minéral qui constitue un bon substrat de germination pour certaines essences, notamment le pin gris et les épinettes (Greene *et al.*, 2007). Par ailleurs, les feux laissent après leur passage des bouquets d'arbres vivants et une quantité de chicots qui seront intégrés dans les peuplements en régénération,

contribuant ainsi à la complexité de la structure des forêts (McRae, 2001). Ces arbres qui restent après le passage du feu, représentent des sources de semenciers importants pour la régénération (Simard *et al.*, 1998). Une fois tombés au sol, ces débris ligneux se décomposent pour former des lits de germination pour certaines essences telles que l'épinette blanche et le thuya occidental (*Thuja occidentalis*; Simard *et al.*, 1998).

Les perturbations naturelles sont des facteurs qui déterminent la structure et la composition des forêts tout en modifiant leur fonctionnement (Montoro Girona *et al.*, 2018b). En raison de leurs implications aux plans économiques et écologiques, les épidémies d'insectes sont prises en compte dans la planification forestière (Sturtevant *et al.*, 2015). Comme le feu, les épidémies d'insectes peuvent aussi influencer les facteurs d'habitat ainsi que la composition et la structure des forêts. Par exemple, lors de la défoliation, les épidémies causent une augmentation de la quantité et de la qualité de matière organique au sol à travers la chute de litière, fientes, mues et cadavres d'insectes (Le Mellec et Michalzik 2008; Keville *et al.*, 2013). La défoliation augmente aussi la quantité de rayonnement solaire qui atteint le sol forestier, facilitant ainsi la décomposition de la matière organique et la disponibilité des nutriments (Rozendaal et Kobe 2016). Rozendaal et Kobe (2016) ont montré que l'éclosion de la livrée des forêts avait fortement augmenté l'ouverture de la canopée dans quatre sites modérément et gravement défoliés, mais pas dans les sites légèrement défoliés. En plus, en réponse à l'épidémie, les concentrations totales d'azote (N) inorganique dans le sol avaient augmenté dans des sites modérément et gravement défoliés. Selon ces auteurs, l'augmentation de N inorganique total du sol était liée à une forte augmentation des nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ).

### 1.3.3 Autécologie des essences à l'étude

Les essences de la forêt boréale diffèrent quant à leur tolérance à l'ombre, ce qui explique leur statut successional au sein de la dynamique des peuplements. Dans un

peuplement mature, les arbres plus grands interceptent davantage le rayonnement et sont susceptibles d'influencer différemment, selon l'essence, la survie et la croissance des gaules et semis en sous-couvert (Messier *et al.*, 1998). À titre d'exemple, le peuplier faux-tremble est une essence très intolérante à l'ombre (Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011; Tableau 1.1). En effet, le peuplier faux-tremble ne peut pas conserver une photosynthèse significativement positive à basse lumière, ce qui réduit sa survie sous un couvert forestier (Pothier et Prévost 2002). En outre, le peuplier faux-tremble est une essence à croissance rapide (Chapin *et al.*, 1986) et possède un système racinaire profond (Strong et Roi, 1983). En effet, ses racines peuvent s'étendre en moyenne de 1 à 1,5 m dans le sol, voire jusqu'à 2,2 m et plus de profondeur (Haeussler et Coates, 1986). Bien qu'il puisse pousser sur presque tous types de sols, le peuplier faux-tremble montre une meilleure croissance sur des dépôts riches, fins et bien drainés et est très demandant en regard des éléments nutritifs (Maliondo *et al.*, 1990). À titre d'exemple, Strong et La roi (1985) ont mis en évidence une relation entre le développement du système racinaire du peuplier faux-tremble et la teneur en phosphate ( $\text{PO}_4^-$ ) du sol. De manière similaire Perala (1990) a montré une relation positive entre la concentration en Ca du sol et la croissance du peuplier faux-tremble, sa croissance étant plus élevée sur des sols riches en Ca. Ces résultats suggèrent que le phosphore (P) et le calcium (Ca) sont des nutriments limitant la croissance du peuplier faux-tremble.

Par ailleurs, le peuplier faux-tremble est une essence clonale bien adaptée à la régénération après perturbation. En effet, cette essence se régénère principalement par drageonnement racinaire (Frey, 2003). Le drageonnement est un mode de reproduction qui consiste à produire des tiges à partir de la racine d'un arbre (Laguerre *et al.*, 2011). Selon Hicks (1972), le drageonnement chez le peuplier faux-tremble est contrôlé par le rapport entre deux hormones, soit l'auxine et la cytokinine. L'auxine est produite par les tissus aériens et a pour effet d'empêcher le drageonnement et d'activer la croissance des racines (Ahmad *et al.*, 1987). Quant à la cytokinine, elle est produite aux extrémités des racines durant leur croissance et permet le développement de la partie aérienne en

freinant ainsi l'effet de l'auxine. À la suite des perturbations telles que le feu ou la coupe, la perte de dominance apicale entraîne la diminution du taux d'auxine des racines, alors que la cytokinine reste dans les racines, ce qui induit une augmentation du ratio cytokinine : auxine, stimulant ainsi le drageonnement (Schier *et al.*, 1985). Outre le ratio cytokinine : auxine, l'augmentation de la température du sol après coupe ou après feu favorise aussi l'initiation des drageons de peuplier faux-tremble (Frey *et al.*, 2003). De plus, l'humidité du sol joue un rôle important dans l'initiation des drageons puisque les milieux secs ou saturés peuvent réduire l'initiation des drageons (Schier *et al.* 1985). De ce fait, des conditions adéquates d'humidité après une coupe partielle compenseraient l'accroissement de la température dans des coupes totales et pourraient favoriser l'initiation des drageons de peuplier faux-tremble (Frey *et al.*, 2003).

Comparativement au drageonnement, la reproduction sexuée chez le peuplier faux-tremble est moins efficace et plus rare (Côté et Blanchette, 2013). La régénération par graines est possible en présence d'un lit de germination et des conditions propices (Romme *et al.*, 2005; Landhäusser *et al.*, 2010; Pinno et Errington, 2015). Le sol minéral est un bon substrat de germination pour le peuplier faux-tremble (Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011; Tableau 1.1). Par ailleurs, l'humidité du sol est un facteur limitant pour la germination et la croissance des semis de peuplier faux-tremble (Fowells et Means, 1990). Par exemple, les conditions de forte humidité de sol sont nécessaires à la germination et la survie des semis de peuplier faux-tremble (Barnes, 1966; McDonough, 1979). De plus, des températures modérées (10 à 21 °C), le bon drainage et la faible compétition pour la lumière sont aussi essentiels à la survie du peuplier faux-tremble (Barnes, 1966).

Contrairement au peuplier faux-tremble, l'épinette blanche est une essence semi-tolérante à l'ombre qui croît lentement (Nienstaedt et Zasada, 1990). Son système racinaire se situe en moyenne plus superficiellement que celui du peuplier faux-tremble

(Strong et Roi, 1983). Osika *et al.* (2013) ont montré que l'épinette blanche peut pousser sous couvert forestier pendant quelques décennies et, lorsqu'elle est libérée de la compétition pour la lumière, voir son taux de croissance augmenter (Nienstaedt et Zasada, 1990). La croissance de l'épinette blanche est meilleure sur des sols frais et subhydriques (Sutton, 1969); elle peut pousser sur les dépôts organiques (Sutton, 1973). Toutefois, l'épinette blanche exige généralement des sites plus fertiles que les autres conifères boréaux pour maximiser son rendement (Cauboue et Malenfant 1988). Cette essence atteint une meilleure croissance sur des sites riches, bien à modérément bien drainés possédant une concentration élevée en potassium et en phosphore (Cauboue et Malenfant 1988). L'épinette blanche n'a pas développé d'adaptation au feu (Heinselman 1981a); elle se reproduit par graines après le passage du feu si des semenciers se trouvent dans le paysage local (Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011). Les graines de l'épinette blanche peuvent germer dans une large gamme de conditions d'humidité et des températures comprises entre 10 °C et 24 °C (Burns & Honkala, 1990). Bien que ses graines puissent germer sur un sol minéral (Burns & Honkala, 1990), le bois mort décomposé constitue le substrat le plus favorable à l'établissement des semis d'épinette blanche (Simard *et al.*, 1998; Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011; Tableau 1.1).

Le sapin baumier est pour sa part une essence très tolérante à l'ombre (Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011; Tableau 1.1). Son enracinement varie de superficiel à profond (Simard *et al.*, 1998) et il pousse sur des sites variant d'humides à secs, mais croît généralement sur les sites mésiques humides possédant un drainage variant de bon à modéré ou imparfait (Côté, 2013). Le sapin n'a pas une adaptation au feu et se reproduit par graines (Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011) et germe mieux sur un sol minéral que sur un sol organique (Simard *et al.*, 1998; Raymond *et al.*, 2000; Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011; Tableau 1.1).

Tableau 1.1 Caractéristiques autécologiques de certaines essences de la forêt boréale mixte (Harvey *et al.*, 2002; Leduc, 2013)

	Peuplier faux-tremble	Sapin baumier	Épinette blanche
Mode de reproduction après feu	Drageon	Graine	Graine
Temps de régénération après feu	Très rapide	Variable (graduel)	Variable (graduel)
Mode de reproduction en absence de feu	Drageons dans des trouées	Recrutement semis en sous-bois	Recrutement semis en sous-bois
Tolérance à l'ombre	Très intolérant	Très tolérant	Intermédiaire
Âge de révolution/ Longévité (années)	50-90/ 55-120	50-90/ 100-200	70-110/ 150-250

#### 1.3.4 Effets des facteurs d'habitat sur la croissance de la régénération naturelle

Tel que spécifié précédemment, les forêts boréales sont fréquemment dynamisées par divers types de perturbations à grande et à petite échelle et qui se traduisent par une ouverture du couvert forestier (Bergeron et Dubuc, 1989), permettant ainsi l'établissement d'essences tolérantes à l'ombre ou non (Kneeshaw et Bergeron, 1998). Cependant, la survie des semis d'essences dépendrait à long terme, de l'interaction entre la quantité de lumière disponible et leurs taux de croissance (Kobe et Coates, 1997). Chez de nombreuses essences de conifères, la croissance en hauteur et le développement morphologique de la cime sont influencés par la quantité de lumière disponible (Klinka *et al.*, 1992). Par exemple, pour une interception efficace de la lumière disponible, les sapins produisent généralement une couronne aplatie (O'Connel et Kelty, 1994) afin de diminuer leur propre ombrage (Kohyama, 1991).

Ainsi, une faible intensité lumineuse favorise la croissance des branches au détriment de la croissance en hauteur (Carter et Klinka, 1992).

Par ailleurs, le degré d'ouverture de la canopée et la quantité de lumière qui la pénètre influencent fortement les conditions microclimatiques, dont la température de l'air et du sol, auxquelles les semis sont soumis. À titre d'exemple, selon Gray *et al.* (2002), dans des trouées de 0,2 ha la température de l'air et du sol peuvent dépasser 30 °C et 20 °C, respectivement. En retour, ces conditions influencent la croissance des essences forestières. Par exemple, l'initiation et le développement des drageons de peuplier faux-tremble sont optimaux à environ 23 °C (Perala, 1990). De plus, la croissance des racines de peuplier faux-tremble cesse lorsque la température du sol atteint 5 °C (Perala, 1990). Toutefois, la germination de l'essence serait optimale à des températures variant entre 10 et 21 °C et dans celles dépassant 27 °C sont néfastes pour la survie des graines (Mueggler, 1984). Par contre, chez l'épinette blanche, les racines peuvent croître à des températures de sol de 5 °C et les températures de germination sont optimales entre 10 et 24 °C (Viereck et Johnson, 1990).

Par ailleurs, le type de sol affecte aussi la régénération au travers de sa texture et de la disponibilité de l'eau et des nutriments. En effet, la texture, la structure et la profondeur d'un sol déterminent sa capacité à fournir de l'eau et des nutriments (Fowells et Means, 1990). Les sols sablonneux ont une faible teneur en éléments nutritifs et une faible capacité de rétention d'eau (Fowells et Means, 1990). Ces types de sols peuvent restreindre la croissance des essences qui tolèrent mal ces conditions (Fowells et Means, 1990). À l'opposé, les sols à texture fine, tels que les argiles, peuvent renfermer beaucoup d'éléments nutritifs et retiennent mieux l'eau (Fowells et Means, 1990). Les sols argileux peuvent donc influencer positivement la croissance des essences à croissance rapide et typiquement demandante en éléments nutritifs et en eau comme le peuplier faux-tremble (Fowells et Means, 1990). Par ailleurs, la composition et le développement d'un peuplement peuvent influencer le cycle des éléments nutritifs

(voir Paré *et al.* 1993; Paré et Bergeron 1996). En effet, le peuplier faux-tremble a la capacité d'améliorer la qualité nutritive d'un site, car son feuillage est riche en nutriment (Minsore, 1979) ce qui le permet de redistribuer les éléments nutritifs à la surface du sol, principalement le calcium, le magnésium et l'azote (Fowells et Means, 1990) lors de la minéralisation. Ainsi, la litière du peuplier accélère le cycle des éléments nutritifs, augmentant la disponibilité des éléments nutritifs à la surface du sol (Paré et Bergeron, 1996; Légaré *et al.*, 2005), ce qui pourrait avoir un effet positif sur la productivité d'un peuplement (Légaré *et al.*, 2004). Par exemple, dans un peuplement de peuplier et d'épinette noire, la présence du tremble accroît la fertilité du sol entraînant ainsi une augmentation de la taille des épinettes noires (Légaré *et al.*, 2004). Laganière *et al.* (2010) ont constaté que le C et les nutriments ont été plus minéralisés dans la litière du peuplier faux-tremble et dans la litière d'épinette noire en mélange avec la litière de peuplier que dans celle de l'épinette seule. Ainsi, la litière et la couverture morte du peuplier faux-tremble favorisent les processus de décomposition et de minéralisation des nutriments comparativement à celle de l'épinette noire (Laganière *et al.*, 2010).

Dans ce contexte, la complémentarité des traits entre les essences forestières (i.e. tolérance à l'ombre, exigence en nutriments, niveau d'enracinement) pourrait favoriser l'établissement, l'abondance et la croissance de la régénération naturelle à l'échelle d'un peuplement et ainsi accroître sa composition et sa productivité future.

#### 1.3.5 Effets de la récolte sur les caractéristiques d'habitat et la régénération en forêt boréale mixte

Les effets des opérations forestières sur les caractéristiques d'habitat peuvent être multiples, allant de la perturbation des sols et de la perte de nutriments (Harvey et Brais, 2002; Brais *et al.*, 2004) à la diminution de la productivité forestière (Légaré *et al.*, 2004), en passant par une modification de la composition du couvert forestier (Boucher

*et al.*, 2003). Par exemple, après une coupe totale, une insuffisance en semenciers peut compromettre la régénération et entraîner une baisse de la productivité forestière du site (Greene *et al.*, 2002) nécessitant des interventions ultérieures (p. ex. le reboisement) afin de restaurer un peuplement productif. Après une coupe partielle, on assiste à une transition des peuplements principalement composés de feuillus tels que le peuplier faux-tremble vers une composition plus mixte, qui vont enfin évoluer vers des peuplements à dominance résineuse comme l'épinette blanche et le sapin baumier (Kneeshaw et Bergeron 1998).

Dans le cas de peuplements mixtes dominés par le peuplier faux-tremble, la coupe partielle à faible intensité de prélèvement (32-61 % de prélèvement de surface terrière) et l'accumulation de déchets de coupe au sol obstruent la lumière et empêche le sol de se réchauffer et aux drageons de peuplier faux-tremble de proliférer (Côté, 2013), ce qui pourrait favoriser la composante résineuse d'un peuplement en régénération. Un couvert partiel qui laisserait filtrer moins de 50% du plein ensoleillement aurait pour effet de diminuer suffisamment le drageonnement du peuplier et de permettre aux résineux tolérants à l'ombre de s'établir (Prévost *et al.*, 2010; Côté, 2013), tandis que la coupe totale favoriserait la prolifération du peuplier faux-tremble (White, 1991). De plus, après des opérations de récolte, on assiste à une augmentation de bois mort au sol, les quantités étant généralement plus élevées dans les coupes partielles que dans les coupes totales (Thorpe et Thomas 2007), principalement en raison de l'effet des vents sur la stabilité des arbres résiduels (Ruel *et al.*, 2003). Par ailleurs, la décomposition des débris ligneux participe aux cycles des éléments nutritifs (Fahey *et al.*, 1991) et les débris ligneux à des stades de décomposition avancés forment de bons substrats de germination et de croissance pour les semis de plusieurs essences arborescentes, notamment l'épinette blanche et le thuya occidental (Bergeron et Dubuc, 1989; Bergeron et Charron, 1994; Simard *et al.*, 1998).

En ce qui a trait aux propriétés du sol, sur les sols à texture fine, la coupe totale peut provoquer le compactage des sols, entraînant une diminution de la porosité et du taux d'infiltration de l'eau (Corns, 1988). Ces modifications induiraient une réduction de l'aération des sols, ce qui nuirait au développement des racines et à la croissance des semis (Brais et Camiré, 1998). Néanmoins, selon Brais (2001), sur des sols à texture grossière une légère compaction pourrait améliorer les conditions de croissance des plantes à court terme en raison de l'augmentation de la rétention de l'eau et des nutriments. Par ailleurs, la coupe totale peut entraîner une augmentation de la concentration de cations échangeables (notamment le Ca), du pH du sol, du carbone organique total, mais une diminution de la disponibilité du N et du K (Bock and Van Rees, 2002). Les baisses de la concentration totale de N trouvées dans le sol à la suite de la récolte ont été liées à une diminution de l'apport de litière des arbres et de l'ouverture de la canopée, à un taux de décomposition plus élevé, ainsi qu'à une minéralisation et une lixiviation rapide du N (Schmidt *et al.* 1996). La diminution du K a quant à elle été attribuée au fait qu'il soit très mobile comparativement aux autres cations, notamment le calcium et le magnésium (Tukey, 1970). De plus, dans des peuplements d'épinettes blanches, les coupes partielles avaient moins d'impact sur la dynamique de N (Frey *et al.* 2003). Toutefois, les essences résineuses ont une préférence pour le N inorganique sous sa forme ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ). De ce fait, la croissance des semis de ces essences a été plus fortement corrélée à la disponibilité de  $\text{NH}_4^+$  qu'à celle du nitrate inorganique ( $\text{NO}_3^-$ ) (Hangs *et al.*, 2004). Les résineux peuvent absorber plus rapidement le K du sol que les feuillus (Chapin *et al.*, 1986). La carence en K du sol peut entraîner une baisse de la croissance du sapin et de l'épinette après coupes. La diminution de l'accroissement du sapin baumier a été observée par Ouimet et Moore (2015), et celle de l'épinette blanche par Ouimet *et al.* (2013).

La coupe totale retire la canopée et influe sur le microclimat des sites (Keenan et Kimmins 1993) à travers une augmentation de la température et de l'humidité des sols favorisant ainsi la décomposition de la matière organique (Covington, 1981). De plus,

les températures du sol peuvent atteindre un certain maximum de 20-30 °C et ainsi stimuler la croissance des racines (Voorhees *et al*, 1981). Dans des conditions où le ruissellement serait plus rapidement dû à une réduction de la porosité du sol et du taux d'infiltration de l'eau (Corns, 1988), le taux de minéralisation des éléments nutritifs et la disponibilité des nutriments pourraient baisser entraînant ainsi une diminution de la croissance et une augmentation du taux de mortalité de la régénération de plusieurs essences forestières (Harvey et Bergeron, 1989; Harvey et Brais, 2002).

À la suite de la récolte, l'augmentation de la disponibilité de la lumière et des éléments nutritifs peut (Hart et Chen, 2006) favoriser l'envahissement du parterre de coupe par des espèces ligneuses non commerciales, telles que l'aulne rugueux (*Alnus incana subsp. rugosa* (Du Roi) J. Clausen), l'érable à épis (*Acer spicatum Lam.*) et le cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica L. f.*), qui peuvent influencer la croissance des essences résineuses (sapin baumier, épinettes) à travers la compétition pour la lumière (par ex Jobidon, 2000). Par ailleurs, bien que l'aulne puisse être un compétiteur féroce pour les essences commerciales, celui-ci pourrait favoriser leur croissance en améliorant la disponibilité des nutriments du sol par la fixation de l'azote atmosphérique (Jobidon, 1995) et la décomposition rapide de sa litière (Daly, 1966). Ainsi, la compétition pour les ressources pourrait influencer la composition des communautés végétales de sous-bois, et la composition du peuplement futur (Goldberg, 1987). Elle serait capable de modifier la croissance, la reproduction et le taux de survie des végétaux (Laurent, 2016). De ce fait, les interactions intra- et interspécifiques (compétition, facilitation) peuvent influencer sur la croissance des semis et contribuer au retard de renouvellement des peuplements forestiers (Laurent, 2016).

#### 1.4 Notion d'interactions interspécifiques

Outre les perturbations naturelles et anthropiques et les facteurs d'habitat, la dynamique des écosystèmes forestiers boréaux est influencée par, les interactions intra-

et interspécifiques. En effet, la régénération, la croissance et la composition des peuplements peuvent être influencées par divers types d'interactions (ex. compétition, la facilitation et la complémentarité de niche) entre individus d'une même espèce ou d'espèces différentes (Brooker *et al.*, 2008; Coates *et al.*, 2009; Thorpe *et al.*, 2010; Larocque *et al.*, 2012). Par ailleurs, les changements spatio-temporels de la disponibilité des ressources et des conditions abiotiques peuvent influencer sur ces interactions (Tielborger et Kadmon, 2000; Forrester *et al.*, 2011), et ainsi moduler les relations dynamiques entre les espèces (Forrester, 2013). De plus, en Europe, Madrigal-Gonzales *et al.* (2016) ont montré que l'effet de complémentarité sur la productivité des forêts pourrait être différent selon la taille des arbres et que cet effet varie le long d'un gradient climatique. En effet, ces auteurs notent que la complémentarité pourrait être plus importante pour les petits arbres que pour les grands dans les zones froides, alors que dans les zones chaudes la complémentarité pourrait être plus grande chez les plus grands arbres. Pour ces auteurs, la prise en compte de la taille des arbres ainsi que la dynamique de la structure des peuplements permettraient d'éviter de biaiser notre interprétation de la relation entre la diversité et la productivité dans les forêts. Nos connaissances à propos de l'importance relative de ces interactions sur la dynamique de régénération post-perturbation demeurent fragmentaires et nécessitent d'être mieux maîtrisées afin d'assurer une gestion durable des écosystèmes forestiers.

#### 1.4.1 Complémentarité de niche

La complémentarité entre espèces s'exprime par des différences spatio-temporelles d'utilisation des ressources d'habitats. Ces différences s'expriment dans le couvert, pour l'interception de la lumière, et dans le sol, pour le prélèvement de l'eau et des nutriments (Constabel et Lieffers 1996). Par exemple, la complémentarité pour la lumière peut s'exprimer dans les différences phénologiques entre espèces. À titre d'exemple, en forêt mixte les conifères conservent leurs aiguilles toute l'année et

profitent de l'absence de feuillage des essences feuillues au printemps et à l'automne pour amorcer ou prolonger leur saison de croissance (Constabel et Lieffers 1996). Dans le sol, la complémentarité pour les nutriments peut s'exprimer par les différences de profondeur d'enracinement des espèces. Par exemple, en forêt boréale l'épinette noire puise ses ressources nutritives près de la surface du sol alors que le peuplier faux-tremble les puise en profondeur. Ainsi, les différences spatio-temporelles d'utilisation des ressources permettent à plusieurs espèces de cohabiter dans un même environnement. Par exemple, l'épinette noire (une essence tolérante à l'ombre et à l'enracinement peu profond) peut cohabiter et utiliser les mêmes ressources d'habitats (lumière et nutriments) que le peuplier faux-tremble (une essence intolérante à l'ombre possédant un système racinaire plus profond) (Strong et La Roi, 1983) grâce à la complémentarité de certains de leurs traits.

#### 1.4.2 La facilitation

La facilitation a lieu lorsqu'une espèce a un effet bénéfique sur une autre espèce (Grossiord *et al.*, 2015), par exemple sur sa croissance ou sa survie (Callaway, 1995). Une plante peut avoir un effet bénéfique sur une autre, en améliorant des conditions du milieu (i.e. température, ombre, disponibilité des ressources, etc. ; Justes *et al.*, 2014), en modifiant la disponibilité des ressources (lumière, nutriments) ou en éliminant un compétiteur (Callaway, 1995). Par exemple, la teneur élevée en N dans la litière du peuplier faux-tremble serait capable d'accélérer le cycle des éléments nutritifs (Paré et Cleve, 1993), de redistribuer de manière active les nutriments, tels que le Ca, le Mg et l'azote, à la surface du sol (Fowells, 1965), et influencer positivement la croissance des épinettes blanches (Man et Lieffers, 1999) et noires (Légaré *et al.*, 2005) et du sapin (Arbour, 2009) par une augmentation de la disponibilité des nutriments. De plus, l'aulne rugueux pourrait aussi favoriser la croissance des résineux en améliorant la

disponibilité des nutriments du sol en fixant l'azote atmosphérique (voir Jobidon, 1995) et par la décomposition rapide de sa litière (Daly, 1966).

### 1.4.3 La compétition

La compétition est une interaction négative intervenant quand une espèce modifie l'environnement au détriment d'une autre, par exemple, lorsqu'elle extrait une ressource qui devient limitante (Vandermeer, 1989). En forêt boréale, par exemple, le peuplier faux-tremble possède un taux de croissance plus élevé que l'épinette noire (voir Jobidon, 1995) et, à long terme, à cause de l'étendue de son couvert pourrait par l'interception de la lumière, influencer négativement sur la productivité de l'épinette (Légaré *et al.*, 2005). Par ailleurs, on peut classer la compétition en compétition symétrique et asymétrique. La compétition asymétrique peut se produire pour l'acquisition à la lumière (Stoll *et al.*, 2002; Rewald et Leuschner 2009; Herben, 2016).

Par exemple, les arbres les plus grands diminuent la disponibilité en lumière au détriment des plus petits arbres (Herben, 2016), ou les arbres pionniers en accédant à la plus grande partie de la ressource, affectent fortement les arbres opprimés qui n'ont accès qu'à une petite quantité de cette ressource (Grether *et al.*, 2017). Généralement, la croissance en hauteur et le développement morphologique de la cime chez les conifères sont influencés par la disponibilité de la lumière (Klinka *et al.*, 1992). Toutefois, l'interception de cette ressource est optimisée par le développement latéral des branches (voir Kohyama, 1991). Par opposition, on parle de compétition symétrique lorsque les individus en compétition extraient ces ressources proportionnellement à leur taille (Stoll *et al.*, 2002; Rewald et Leuschner 2009). Par exemple, les espèces en compétition pour les ressources du sol (eau, nutriments) extraient ces ressources proportionnellement à leur taille (Cahill et Casper, 2000).

Généralement, la coupe totale favorise l'envahissement des parterres de coupe par les espèces non commerciales (intolérantes à l'ombre) comme l'érable à épis et le cerisier de Pennsylvanie qui peuvent influencer l'abondance et la croissance de la régénération naturelle (Laflèche *et al.* 2000). Une forte compétition pourrait entraîner une perte considérable de la croissance des semis d'essences commerciales et ainsi permettre uniquement la survie des semis des essences qui sont en mesure de compétitionner pour les ressources telles que la lumière, l'eau et les nutriments (MacLean et Morgan 1983). La coupe partielle peut aussi influencer la dynamique de compétition entre les individus (Hartmann *et al.*, 2009). Tout comme après la coupe totale, des espèces arbustives comme l'érable à épis peuvent envahir les parterres de coupe partielle et défavoriser la survie, l'établissement et la croissance de la régénération des semis et des gaules préétablis (Bose *et al.*, 2013) des conifères tolérants à l'ombre tels que les épinettes (Kneeshaw et Bergeron, 1998).

Par exemple, en forêt boréale de l'est après la coupe partielle, une diminution de la croissance de régénération des essences résineuses et une croissance continue des arbustes ont été observées (p. ex, Man *et al.*, 2008). La baisse de la croissance des conifères s'est vue attribuée à la forte rivalité des arbustes comme l'érable à épis après coupe partielle (Macdonald *et al.*, 2004).

### 1.5 Synthèse des effets des facteurs d'habitat, la récolte et des interactions interspécifiques sur la croissance de régénération naturelle

Les opérations de récolte et les interactions interspécifiques génèrent des effets sur les propriétés physico-chimiques du sol, la lumière, la température et l'humidité du sol, ce qui influe sur l'établissement des semis, l'abondance et la croissance de régénération naturelle. En forêt boréale, la coupe partielle peut limiter la disponibilité de la lumière sous-bois (Hartmann *et al.*, 2009), ainsi que la croissance des essences intolérantes à l'ombre particulièrement le peuplement faux-tremble (Man *et al.*, 2008; Bose *et al.*,

2014) et augmenter la croissance des résineux préétablis (Prévost *et al.*, 2003; Montoro Girona *et al.*, 2018a). Ainsi, le peuplier faux-tremble se régénère moins abondamment après coupe partielle qu'après coupe totale (Prévost et Pothier, 2003). De plus, le sapin baumier est capable de s'établir abondamment sous un couvert dominé par le peuplier faux-tremble (Kneeshaw et Bergeron, 1998). La quantité de lumière qui parvient en sous-bois à la suite d'une coupe partielle pourrait limiter la croissance du peuplier faux-tremble tout en favorisant la croissance du sapin ainsi que le maintien des peuplements mixtes (Prévost et Pothier, 2002; Beaudet *et al.*, 2011).

La coupe totale quant à elle, supprime la canopée pouvant influencer ainsi les conditions microclimatiques (i.e. température, vitesse du vent; par ex Pawson *et al.* 2006), ainsi que l'accumulation de la matière organique (Haeussler et Bergeron, 2004). Le peuplier faux-tremble montre un bon potentiel à réoccuper et à se propager sur des dépôts fins comme les argiles glaciolacustres après coupe (Lefort *et al.*, 2002). La coupe totale est favorable au drageonnement et à la survie de la régénération naturelle préétablie du peuplier faux-tremble ainsi qu'à la reproduction sexuée du sapin baumier (Haeussler *et al.*, 2002). Toutefois, les peuplements récoltés par coupe totale contiendraient moins d'essences résineuses telles que le sapin baumier (Haeussler *et al.*, 2002).

Les perturbations engendrées par les récoltes peuvent influencer sur l'épaisseur de la couche organique et exposer le sol minéral (Harvey et Brais, 2002), et affecter la qualité des lits de germination (Bose *et al.*, 2014), l'abondance et la croissance de la régénération (Liefers et Stadt, 1994). Par ailleurs, la mixité des essences peut influencer positivement sur la croissance de la régénération. Par exemple, le peuplier faux-tremble pourrait faciliter la croissance des épinettes à travers sa capacité d'amélioration du cycle des éléments nutritifs (Man et Liefers, 1999; Légaré *et al.*, 2005).

Bien que les effets individuels des facteurs d'habitat et des interactions intra- et interspécifiques sur la régénération forestière soient bien connus, on comprend

toutefois mal comment ces deux types de facteurs interagissent et comment ils sont modifiés par les modes de récolte. Dans ce contexte, il s'avère donc primordial de mieux comprendre comment divers modes de récolte sont susceptibles de modifier la contribution relative des facteurs d'habitats et des interactions intra et interspécifiques sur l'abondance et la croissance de la régénération, afin de proposer les méthodes de récolte les mieux adaptées aux conditions d'habitats et aux objectifs d'aménagement.

### 1.6 Besoins et originalité du projet

De nombreuses études se sont penchées sur les méthodes sylvicoles dans le but d'évaluer leurs effets sur la structure des peuplements résiduels, la mortalité des arbres, et les facteurs d'habitat, parmi d'autres éléments. Cependant, les effets des divers types de récolte (p. ex. la coupe totale et la coupe partielle) sur les interactions interspécifiques et les facteurs d'habitat, ainsi que sur la dynamique de régénération demeurent relativement peu connus. De plus, le phénomène de complémentarité dans la strate de régénération demeure relativement peu étudié. Ainsi, nous cherchons à élucider l'importance relative des facteurs d'habitat (i.e. lumière, température et humidité du sol, éléments nutritifs) et des interactions interspécifiques (compétition) sur la croissance de la régénération naturelle après coupe totale et coupe partielle.

Dans ce contexte, ce projet accroîtra nos connaissances sur la manière dont le niveau de rétention de la canopée module les relations qui existent entre facteurs d'habitat et les interactions interspécifiques et leurs effets sur la strate de régénération. Ceci nous permettra de distinguer la contribution relative des facteurs d'habitat et des interactions interspécifiques sur la régénération post-récolte.

Les effets des traitements de récolte, des facteurs biotiques et abiotiques, ainsi que ceux des interactions interspécifiques sur la croissance de la régénération sont illustrés dans la (Figure 1.2).

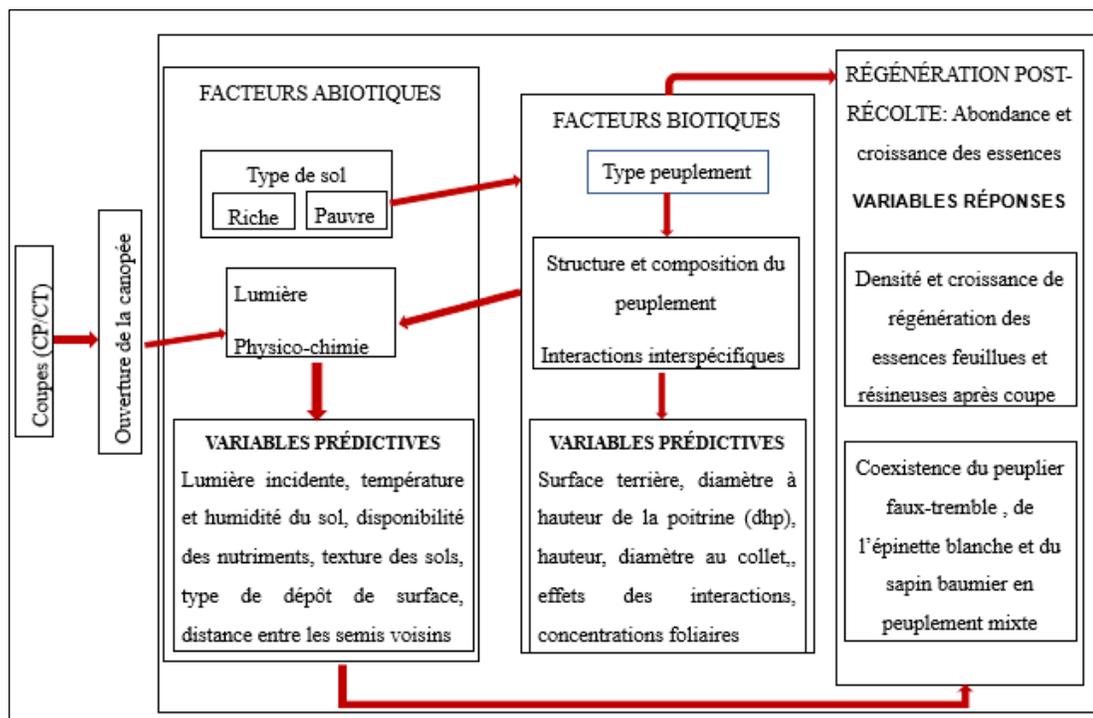


Figure 1.2 Schéma illustratif des effets des coupes, des facteurs d'habitat et la mixité des essences qui influencent la régénération naturelle.

## 1.7 Objectifs du projet et hypothèses

### 1.7.1 Objectifs de recherche

Ce travail de recherche a pour objectif général d'identifier, 7 à 10 ans après récolte, la contribution de divers facteurs d'habitat et de la compétition entre semis sur la croissance de trois essences commerciales (i.e. peuplier faux-tremble, épinette blanche et sapin baumier) de la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec. Plus spécifiquement, cette étude a comme premier objectif de mieux comprendre les effets des différents traitements de récolte (coupe totale et coupe partielle) et leur niveau de rétention sur les facteurs d'habitat (% de recouvrement de la canopée, température et humidité du sol, disponibilité des éléments nutritifs) et le niveau de compétition entre les semis de peuplier, de sapin et d'épinette. Deuxièmement, nous visons à déterminer la

contribution relative des facteurs d'habitat et de la compétition sur l'abondance et la croissance des semis d'épinette blanche, de sapin baumier et drageons de peuplier faux-tremble.

### 1.7.2 Hypothèses

Hypothèse 1 : Après coupe totale, les facteurs d'habitat (dont le degré d'ouverture de la canopée) expliquent mieux la croissance de la régénération du peuplier faux-tremble que celles du sapin et de l'épinette, alors qu'après coupe partielle, les facteurs d'habitat contribuent davantage à expliquer la croissance de régénération des semis de sapin baumier et d'épinette blanche que celles du peuplier faux-tremble.

Hypothèse 2 : Dans la coupe totale, la croissance du peuplier faux-tremble est davantage expliquée par le % de recouvrement que par les nutriments, alors que celle du sapin et de l'épinette est mieux expliquée par la disponibilité des éléments nutritifs. De plus, dans la coupe partielle la croissance du peuplier faux-tremble est mieux expliquée par l'humidité du sol, alors que celle du sapin et de l'épinette est négativement corrélée à la diminution de la teneur de K dans le sol (Ouimet *et al.*, 2013; Ouimet et Moore, 2015).

## CHAPITRE II

### CONTRIBUTION RELATIVE DES FACTEURS D'HABITAT ET DES INTERACTIONS INTERSPÉCIFIQUES À LA RÉGÉNÉRATION POST- RÉCOLTE

Maciré FOFANA<sup>1</sup>, Benoit LAFLEUR<sup>1</sup>, Nelson THIFFAULT<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Institut de recherche sur les forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

<sup>2</sup>Centre canadien sur la fibre de bois, Ressources naturelles Canada

## 2.1 Résumé

La contribution relative des facteurs d'habitat et de la compétition à la croissance post-récolte des semis d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill) et de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) a été évaluée. La coupe totale (CPRS) et coupe partielle (CPI) ont été comparées entre elles et comparées à des peuplements témoins non récoltés. Le phosphore du sol a plus contribué que la compétition à la croissance du peuplier dans la coupe totale, et sa croissance était négativement corrélée à la compétition ( $r = -0.67$ ,  $p = 0.03$ ) dans la coupe partielle. Le pH du sol avait augmenté de 91% et 9% la croissance des semis d'épinettes respectivement dans la coupe partielle et la coupe totale, alors que la compétition l'augmentait de 2% dans la coupe partielle. Par contre, la compétition diminuait de 10% la croissance dans le témoin. Enfin, le calcium du sol augmentait de 72% la croissance des semis de sapin, alors que la compétition diminuait celle-ci de 8% dans la coupe partielle. La croissance était négativement corrélée à la compétition dans le témoin ( $r = -0.65$ ,  $p = 0.04$ ) et la coupe totale ( $r = -0.91$ ,  $p < 0.01$ ).

Les facteurs d'habitat contribuent davantage à la croissance des conifères que des feuillus dans la coupe partielle, alors que la disponibilité de la lumière est plus importante pour la croissance des feuillus que celle des résineux après coupe. Nos résultats suggèrent aux sylviculteurs de protéger à la fois les semis de sapin, d'épinette et de peuplier sur un parterre de coupes à cause de leurs différences de tolérance à l'ombre et de niveau d'enracinement. Cette complémentarité des traits fonctionnels permettrait de réduire la compétition pour les ressources d'habitats (i.e. lumière et nutriments). De plus, la capacité du peuplier à rendre disponibles les éléments nutritifs avec la décomposition de ses feuilles mortes favoriserait la croissance des semis des essences résineuses.

**Mots clés :** aménagement écosystémique, compétition, coupe totale, coupe partielle, facilitation, forêt boréale mixte, sylviculture

## 2.2 Introduction

En forêt boréale, les peuplements mixtes sont généralement plus productifs que les peuplements dominés par une seule essence (Vilà *et al.*, 2007; Morin *et al.*, 2011). Par exemple, plusieurs auteurs (Légaré *et al.*, 2005; Kabzems *et al.*, 2007; Man et Lieffers, 1999) ont constaté une meilleure productivité dans les peuplements mixtes de peuplier faux-tremble et d'épinette blanche ou noire que dans les peuplements purs de ces mêmes essences. À l'échelle des peuplements mixtes matures, cette plus grande productivité s'explique en partie par la complémentarité de niches ou la facilitation entre essences (Hooper *et al.*, 2005) ou par la plus grande fertilité des sols (Légaré *et al.*, 2005). À l'échelle de la strate de régénération, les interactions entre les espèces peuvent influencer la régénération, la croissance et la composition des peuplements forestiers (Brooker *et al.*, 2008; Coates *et al.*, 2009; Thorpe *et al.*, 2010). Par ailleurs, les modifications de la disponibilité des ressources et des conditions abiotiques peuvent influencer les interactions biotiques (Tielborger et Kadmon, 2000; Forrester *et al.*, 2011) et ainsi moduler les relations dynamiques entre les espèces (Forrester, 2013).

Dans le couvert forestier, la complémentarité intervient lorsqu'il existe des différences phénologiques, physiologiques ou architecturales entre les espèces pour l'interception de la lumière et pour le prélèvement de l'eau et des nutriments dans le sol (Constabel et Lieffers 1996). À titre d'exemple, le peuplier faux-tremble perd ses feuilles au printemps et en automne, et dans ce cas les épinettes peuvent profiter de cette situation pour intercepter davantage de lumière et croître (José *et al.*, 2000). Par ailleurs, les effets de complémentarité peuvent dépendre de la taille des arbres. En forêt froide il serait plus important pour les petits arbres que pour les grands, puisque cet effet peut varier le long d'un gradient climatique (Madrigal-Gonzales *et al.* 2016).

Pour sa part, la facilitation se produit lorsque la présence d'une espèce améliore la survie et la croissance d'une autre (Callaway et Walker 1997). Dans des

environnements difficiles, une espèce peut permettre à une autre de s'adapter aux conditions du milieu en les modifiant (Tewksbury et Lloyd 2001), par exemple, en modifiant le cycle des éléments nutritifs (Callaway *et al.*, 1991). En forêt boréale, le peuplier faux-tremble joue un rôle important dans la disponibilité des nutriments (Paré et Cleve, 1993). À travers sa litière riche en éléments nutritifs, le peuplier faux-tremble peut redistribuer de manière active des nutriments tels que le N, le Ca et le Mg à la surface du sol (Fowells, 1965), et influencer positivement sur la croissance des épinettes blanches (Man et Lieffers, 1999) et noires (Légaré *et al.*, 2005) par une augmentation de la disponibilité des nutriments.

Finalement, la compétition intervient quand une espèce modifie l'environnement de façon négative au détriment d'une autre, par exemple, lorsqu'elle extrait une ressource qui devient limitante (Vandermeer, 1989), ou lorsque deux individus utilisent le même pool de ressources (Begon *et al.*, 1986). Les espèces qui ont la capacité à minimiser leurs pertes en ressource sont les plus favorisées. À l'opposé, lorsque la ressource devient abondante, les espèces à croissance rapide sont privilégiées, et pourraient envahir plus rapidement le milieu tout en utilisant les ressources disponibles au détriment des espèces à croissance lente. En forêt boréale mixte, c'est le cas du peuplier faux-tremble, une essence à croissance rapide (Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011) comparée au sapin baumier ou à l'épinette blanche, des essences qui croissent plus lentement (Harvey *et al.*, 2002; Kneeshaw *et al.*, 2011). Dans cette forêt, le peuplier faux-tremble peut influencer la disponibilité de la lumière et affecter négativement la productivité de l'épinette (Légaré *et al.*, 2005). Toutefois, ces essences peuvent être complémentaires en raison de leurs différences de systèmes racinaires (Man et Lieffers, 1999; Lieffers *et al.*, 1999). En effet, le peuplier faux-tremble étant une essence à enracinement profond prélève les ressources (nutriments) en profondeur du sol contrairement aux épinettes qui ont un système racinaire se développant plus en surface (Strong et Roi, 1983). De plus, la décomposition de la litière de peuplier et la mise en disponibilité des nutriments en surface du sol facilitent la fixation des

nutriments par les racines des épinettes, ce qui favorise leur établissement et leur croissance (Man et Lieffers, 1999; Légaré *et al.*, 2005).

La récolte forestière est devenue un important facteur de perturbation en forêt boréale mixte au cours des dernières décennies. Traditionnellement, en forêt boréale la récolte s'est effectuée par coupe totale incluant la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS). La coupe totale consiste à enlever la totalité ou en partie des arbres marchands atteignant un DHP > 9,1 cm (au Québec) d'un peuplement forestier. Cette pratique permet de renouveler l'ensemble d'un peuplement et de lui donner une structure équiennne (Doucet, 1988; Ruel, 1989). Plus récemment, la coupe partielle a été proposée afin de reproduire les effets des perturbations secondaires et consiste à ne prélever qu'une partie des arbres d'un peuplement (Côté, 2003). Elle permet entre autres de maintenir la composition des peuplements mixtes, ce qui favorise la régénération préétablie des essences résineuses (Archambault *et al.*, 2003; Man *et al.*, 2008; Brais, 2013). À l'échelle du paysage, la coupe partielle pourrait aussi contribuer au maintien de la distribution des classes d'âges des peuplements (Brais *et al.*, 2013) et accélérer le passage des peuplements matures de feuillus intolérants vers des peuplements mixtes ou à dominance résineuse (Bergeron et Harvey, 1997; Harvey *et al.*, 2007). Par ailleurs, les opérations de récolte perturbent les facteurs d'habitat (p. ex. disponibilité de la lumière de l'eau et des nutriments) et influencent donc l'établissement des semis, l'abondance et la croissance de la régénération naturelle. De plus, la coupe totale peut entraîner une augmentation de la concentration de cations échangeables (notamment le Ca), du pH du sol, du carbone organique total, mais une diminution de la disponibilité du N et du K (Bock et Van Rees, 2002). Selon Chapin *et al.* (1986), les essences résineuses peuvent absorber plus rapidement le K du sol que les feuillus. Cependant, la carence en K du sol peut conduire à une baisse de la croissance du sapin et de l'épinette après coupes. La diminution de l'accroissement du sapin baumier a été observée par Ouimet et Moore (2015), et celle de l'épinette blanche par Ouimet *et al.* (2013).

Les coupes totales éliminent la canopée et génèrent une augmentation de l'humidité des sols et de l'apport en lumière, influencent le microclimat et le rendent moins favorable à la régénération des essences résineuses (augmentation des températures et d'humidité de l'air; Sims *et al.*, 1990; Keenan et Kimmins, 1993). Contrairement à la coupe totale, la coupe partielle génère un taux de mortalité plus élevé des tiges résiduelles (Bose *et al.*, 2013), qui serait dû aux dommages mécaniques et au chablis (Ruel *et al.*, 2003), et contribue ainsi au recrutement du bois mort (Robert, 2010).

Par ailleurs, sous un couvert ombragé, les essences tolérantes à l'ombre comme le sapin et l'épinette peuvent allouer leur croissance à leurs branches latérales au détriment de la croissance en hauteur (Messier *et al.*, 1999). Les sapins à cause de leur plasticité morphologique contrairement aux épinettes, peuvent pousser dans un milieu plus ombragé et reprendre rapidement leur croissance en hauteur suite à l'ouverture brusque du couvert forestier (Messier *et al.*, 1999). Ainsi, ces traits fonctionnels permettraient aux sapins de s'établir et de survivre dans des microsites plus ombragés que les épinettes (Messier *et al.*, 1999). À la suite de l'ouverture de la canopée, les espèces concurrentes et intolérantes à l'ombre comme l'érable à épis et le cerisier de Pennsylvanie envahissent rapidement le parterre de coupe en influençant l'abondance et la croissance de la régénération naturelle (Laflèche *et al.* 2000). Par contre, selon Kneeshaw *et al.* (2006) l'érable à épis est une espèce semi-tolérante à l'ombre.

Plusieurs auteurs ont étudié les effets de l'intensité de la récolte sur l'abondance de la végétation concurrente, sur la structure des peuplements résiduels et la disponibilité des facteurs d'habitats. Toutefois, bien que des effets individuels des facteurs d'habitats et des interactions interspécifiques sur la régénération soient bien connus, la contribution relative de ces derniers sur la croissance de la régénération demeure à ce jour relativement peu connue. Dans ce contexte, notre objectif était d'évaluer les effets d'un gradient de récolte sur l'importance relative des facteurs d'habitat et des interactions interspécifiques sur la croissance des semis de trois essences

d'importances écologique et commerciale de la forêt boréale mixte, i.e. le peuplier faux-tremble, l'épinette blanche et le sapin baumier. Plus spécifiquement, nous visons à déterminer entre les facteurs d'habitat et les interactions lequel explique mieux l'abondance et la croissance de la régénération naturelle après coupe totale et coupe partielle.

Nous avons cherché à vérifier l'hypothèse H1, qu'après coupe totale, les facteurs d'habitat expliquent mieux que les interactions interspécifiques l'abondance et la croissance des semis de peuplier faux-tremble que celles du sapin et de l'épinette. Aussi, qu'après coupe partielle, les facteurs d'habitat contribuent davantage à expliquer l'abondance et la croissance des semis de sapin baumier et d'épinette blanche que celles du peuplier faux-tremble. Par la suite, nous avons aussi vérifié l'hypothèse H2 que dans la coupe totale, la croissance du peuplier faux-tremble est davantage expliquée par le % de recouvrement de la canopée que par les nutriments, alors que celle du sapin et de l'épinette est mieux expliquée par la disponibilité des éléments nutritifs. De plus, dans la CP la croissance du peuplier faux-tremble est expliquée par l'humidité du sol et celle du sapin et de l'épinette est positivement corrélée à la disponibilité de K du sol (Ouimet *et al.*, 2013 ; Ouimet et Moore, 2015).

## 2.3 Matériel et méthodes

### 2.3.1 Site d'étude

Le territoire d'étude, la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet est situé dans la région de l'Abitibi, dans le nord-ouest du Québec (Canada), à 45 km au Nord-ouest de la ville de Rouyn-Noranda (48°8'-48° 32'N, 79°19'-79°30'O; Harvey et Brais 2007), dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc. Mis en place par le lac pro-glaciaire Barlow-Ojibway (Vincent et Hardy, 1977), les dépôts glaciolacustres couvrent les secteurs plats de la région (Robitaille et Saucier, 1998).

Les feux et les épidémies d'insectes sont les principaux agents de perturbations du territoire, bien que la coupe forestière soit devenue un important agent de perturbation au cours des 40 dernières années (Dansereau et Bergeron 1993; Morin *et al.*, 1993). Le cycle des feux est estimé à 83 ans et 111 ans pour la période avant et après 1870, respectivement (Bergeron *et al.*, 2004). L'abondance des peuplements feuillus ou mixtes composés d'essences pionnières (peuplier faux-tremble, bouleau blanc et pin gris) est expliquée par le court cycle de feux (Ministère des forêts, de la faune et des Parcs, 2003). Pour la période 1981 à 2010, la température moyenne annuelle et les précipitations totales annuelles étaient respectivement de 1 °C et 985 mm (Environnement Canada, 2019).

### 2.3.2 Plan expérimental et échantillonnage

Le plan expérimental est constitué de neuf peuplements distribués sur le territoire d'étude, i.e. 3 peuplements témoins non récoltés, 3 peuplements récoltés par coupe totale (CPRS, coupe avec protection de la régénération et des sols) et 3 peuplements récoltés par coupe partielle (coupe progressive irrégulière; CPI). Les peuplements récoltés par CPRS et CPI ont été récoltés entre 2009 et 2012, soit 7-10 ans avant la récolte des données. Avant la récolte, ces peuplements avaient une structure et une composition comparable à celles des témoins, i.e. leur canopée était dominée par le peuplier faux-tremble, alors que dans le sous-étage on notait la présence d'épinette blanche et de sapin baumier. Les peuplements étudiés étaient principalement composés d'essences d'âge différents avec une surface terrière totale égale à 45,36 m<sup>2</sup>/ha, soit 35,11 m<sup>2</sup>/ha pour le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc (2,28 m<sup>2</sup>/ha), le sapin baumier (3,27 m<sup>2</sup>/ha) et de l'épinette blanche (4,44 m<sup>2</sup>/ha).

Pendant l'été 2019, 5 placettes circulaires de 400 m<sup>2</sup> et espacées de 50 m ont été établies dans chacun des neuf peuplements (total de 45 placettes; Figure 2.1). Afin de caractériser la structure et la composition des peuplements résiduels, dans chacune de

ces placettes nous avons dénombré, mesuré le diamètre à hauteur de poitrine (dhp) et identifié à l'essence tous les arbres vivants et tous les chicots dont le dhp > 9.1 cm. De plus, nous avons aussi dénombré, identifié l'essence (lorsque possible) et mesuré le diamètre de toutes les souches.

Dans chaque placette, une sous-placette circulaire 100 m<sup>2</sup> nous a permis d'identifier à l'espèce, de dénombrer et de mesurer le dhp de toutes les gaules (i.e. hauteur > 1 m et dhp < 9,1 cm, Figure 2.1). De plus, dix microplacettes circulaires de 4 m<sup>2</sup> et espacées de 2 m ont servi à dénombrer, identifier à l'espèce et mesurer la hauteur et le diamètre au collet de tous les semis (i.e. tiges dhp < 1 cm). Enfin, au centre de chacune des placettes, une station micrométéorologique (Spectrum Technologies Inc., Aurora, IL) a été installée à une hauteur de 1 m au-dessus du sol afin d'enregistrer, de mai à août, la température et l'humidité du sol à une profondeur de 10 cm. Enfin, le recouvrement de la canopée a été mesuré au centre de chacune des placettes à 1 m au-dessus du sol à l'aide d'un densitomètre.

Pour fins d'analyses des concentrations foliaires (N, P, K, Ca, Mg), des échantillons de feuilles ont été prélevés sur un semis par essence choisi au hasard dans chaque placette. Plus spécifiquement, dans chaque placette nous avons prélevé des feuilles sur trois arbres (i.e. semis) sujets, i.e. un arbre par essence (au total 135 = 3 traitements × 3 peuplements × 5 placettes × 3 essences × 1 semis échantillons). Par ailleurs, des échantillons de sol minéral (0 - 10 cm) ont été prélevés au pied de chaque arbre sujet (135 échantillons) pour fins d'analyses chimiques (pH, N total, P échangeable, K extractible, Ca extractible et Mg extractible).

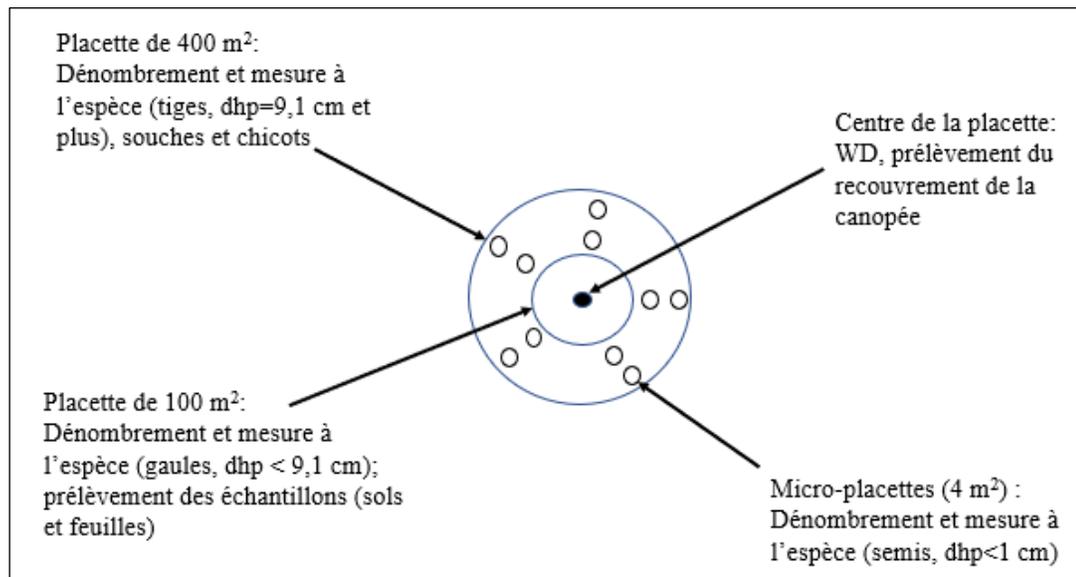


Figure 2.1 Schématisation des placettes d'échantillonnage. Dhp = diamètre à hauteur de poitrine mesuré à 1,3 cm, WD = Watch Dog (station micrométéorologique), éch. = échantillon

Afin de déterminer les effets des interactions interspécifiques (i.e. compétition et facilitation) entre semis sur leur croissance, nous avons utilisé les trois mêmes arbres sujets que pour les analyses foliaires. Sur chacun de ces semis, nous avons mesuré la hauteur totale, l'accroissement en hauteur des trois dernières années (2016-2017-2018) et le diamètre au collet. Ces mesures ont été utilisées afin de déterminer les effets du voisinage (identité et diamètre des voisins) sur la croissance en hauteur des semis par l'entremise d'un indice de compétition indépendant de la distance, l'indice de Lorimer. Dans cette étude, il prend en compte le diamètre au collet des semis et permet de prédire la compétition pour les ressources aériennes (i.e. la lumière) et est basé sur des ratios de taille des compétiteurs et de l'arbre sujet (Prévosto, 2005) :

$$\text{Indice de Lorimer} = \sum(d_j/d_i)$$

où  $d_j$  est le diamètre au collet du compétiteur  $j$  et  $d_i$  celui de l'arbre sujet  $i$ .

### 2.3.3 Analyses de laboratoire

Après récolte, les échantillons de feuilles et de sols ont été ramenés au laboratoire, où ils ont été séchés à l'étuve à 70 °C pendant 72 h. Une fois séchés, les feuilles ont été broyées et les sols tamisés à 2 mm. Les nutriments foliaires et la disponibilité des nutriments du sol (P, K, Ca et Mg) ont été analysés par combustion (N) ou spectroscopie d'absorption atomique.

### 2.3.4 Analyses statistiques

Des analyses de la variance (ANOVA) à un critère de classification et les modèles mixtes ont permis d'évaluer les effets des traitements de récolte (i.e. CT, CP et Témoin) sur la densité de la végétation concurrente, le recouvrement de la canopée, les propriétés physico-chimiques du sol, la nutrition foliaire, ainsi que sur la croissance moyenne des semis pendant les trois dernières années (2016-2017-2018). Dans les modèles mixtes utilisés, le traitement de récolte qui a été utilisé comme critère de classification et le temps écoulé comme covariable. Les réplicats, les placettes et les sous-placettes ont été ajoutées comme effets aléatoires.

Les effets de l'indice de compétition et des facteurs d'habitat sur la croissance en hauteur des semis par traitement de récolte ont été analysés à l'aide d'un modèle de régression linéaire. Certaines variables d'habitat telles que (pH, N, P et Ca du sol, N et P foliaires) ont été présélectionnées selon leur pertinence en écologie. Par la suite, une analyse en composantes principales a permis de mettre en évidence la corrélation entre les variables d'habitat présélectionnées et l'indice de compétition. Ceci a conduit à exclure d'un même modèle les variables les plus corrélées, afin d'éviter la redondance et par conséquent l'instabilité des modèles.

Par ailleurs, la méthode de sélection régressive (*backward*) a permis de retenir certaines variables (facteurs d'habitat et indice de compétition) qui expliqueraient le plus la croissance de la régénération naturelle des semis par traitement de récolte et par essence. À l'aide de variables retenues, plusieurs modèles ont été ajustés, puis comparés afin de retenir le meilleur modèle. La sélection du meilleur modèle s'est faite à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC) et du poids d'Akaike (Mazerolle 2006). Dans certains cas, avant l'interprétation des résultats de nos modèles, nous avons eu à effectuer la transformation logarithmique ou racine carrée des variables réponses pour satisfaire aux hypothèses de normalité et d'homogénéité de la variance (homoscédasticité). En cas de significativité de différents effets fixes, des comparaisons post hoc ont été effectuées à l'aide du Test de Tukey (Tukey HSD). Le seuil de significativité était fixé à  $p < 0.05$ . L'analyse de nos données a été effectuée à l'aide du logiciel R 3.6.1 (R Core Team, 2019).

## 2.4 Résultats

### 2.4.1 Caractérisation de la structure et de la composition des peuplements

Nos résultats ont montré que la surface terrière de peupliers faux-trembles était significativement plus grandes dans le témoin et CP que dans la CT, alors qu'il y avait significativement une plus grande surface terrière résiduelle de sapin dans la CP que dans la CT. La surface terrière des épinettes était significativement plus grandes dans le témoin et CP que dans la CT (Figure 2.2).

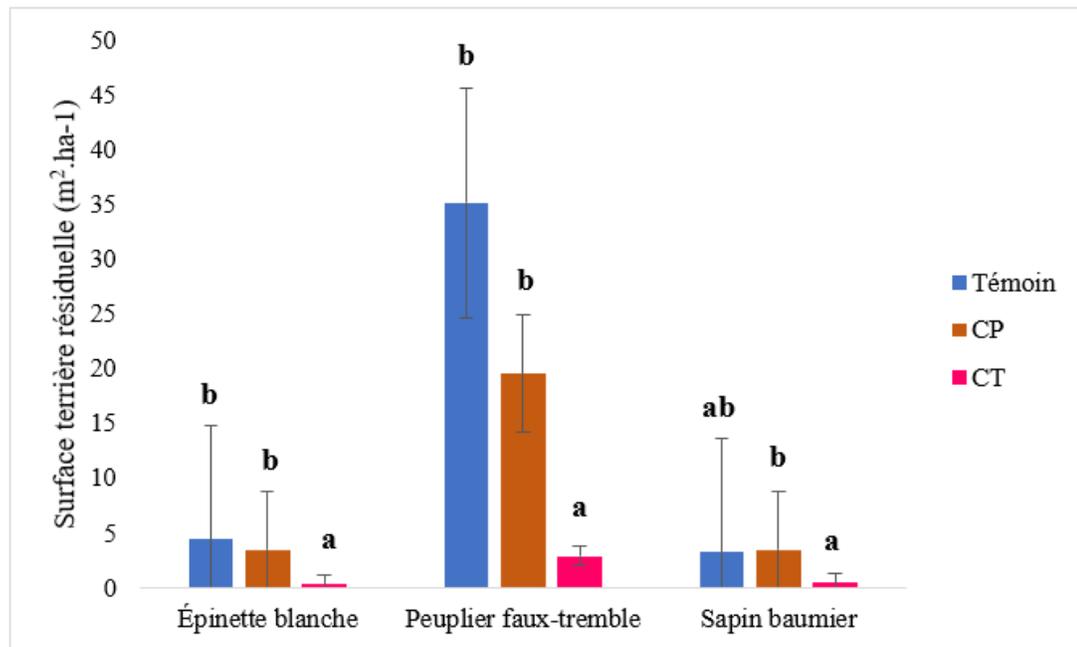


Figure 2.2 Surface terrière des arbres résiduels par essence et par traitement de récolte. Pour une même essence, des colonnes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes au seuil de  $p = 0.05$ . Les lettres différentes représentent des différences de significativité entre les traitements (test de Tukey). Les valeurs sont présentées sous la forme moyenne  $\pm$  erreur standard. CP = coupe partielle, CT = coupe totale

#### 2.4.2 Densité de la régénération

Sept à 10 ans après la récolte, l'abondance des semis de peuplier faux-tremble et d'épinette blanche était similaire entre les CT, CP et témoin, alors que les semis de sapin étaient significativement plus abondants dans la CP que dans la CT (Figure 2.3).

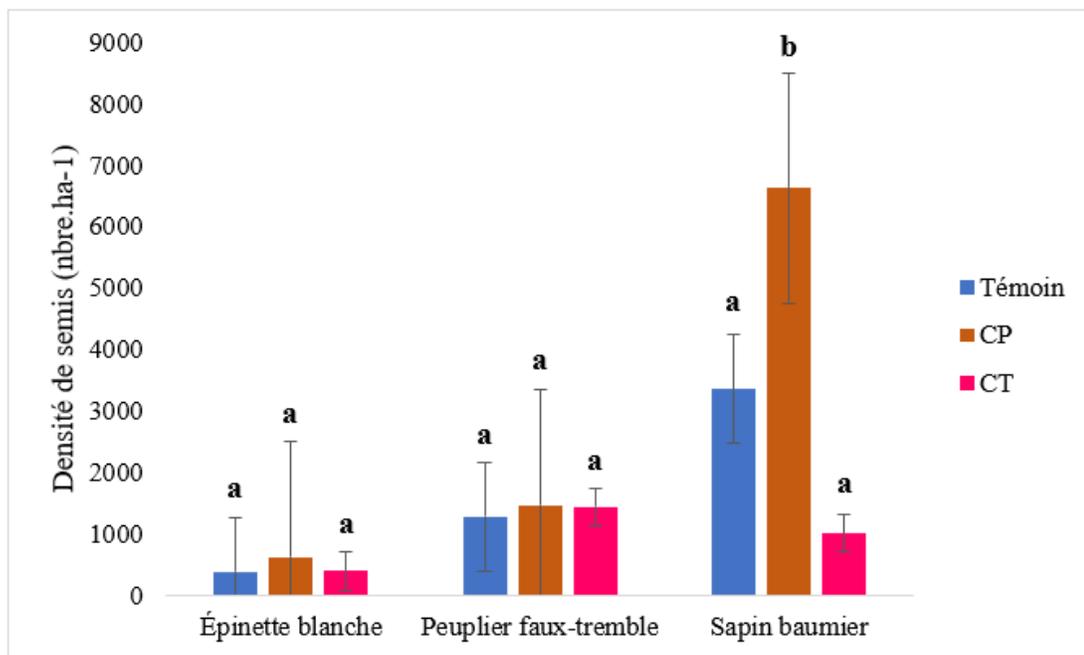


Figure 2.3 Abondance de la régénération naturelle des semis par traitement de récolte. Pour une même strate (semis), des colonnes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes au seuil de  $p = 0.05$ . Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey). Les valeurs sont présentées sous la forme moyenne  $\pm$  erreur standard. CP = coupe partielle; CT = coupe totale

Les gaules de peuplier faux-tremble étaient significativement plus abondantes dans la coupe totale que dans les coupes partielles et témoins, alors que les gaules de sapin étaient significativement plus abondantes dans la coupe partielle que dans les coupe totale et témoin (Figure 2.4). Enfin, les gaules d'épinette blanche étaient significativement plus abondantes dans les coupe totale et coupe partielle que dans le témoin (Figure 2.4).

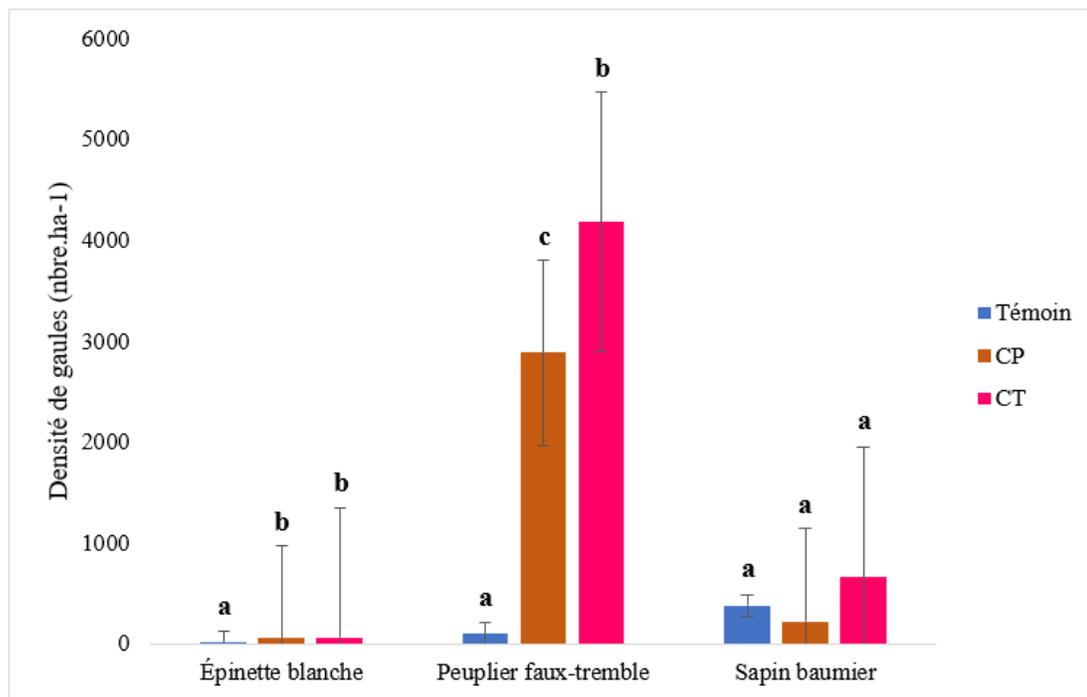


Figure 2.4 Abondance de la régénération naturelle des gaules par traitement de récolte. Pour une même strate (gaule), des colonnes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes au seuil de  $p = 0.05$ . Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey). Les valeurs sont présentées sous la forme moyenne  $\pm$  erreur standard. CP = coupe partielle, CT = coupe totale

### 2.4.3 Densité de la végétation concurrente

Les tiges d'érable à épis étaient significativement plus abondantes dans la CT que dans les CP et témoin, alors les tiges d'aulne rugueux (*Alnus rugosa* (Du Roi) Spreng; AUR) étaient significativement plus abondantes dans la CT que dans la CP (Figure 2.5). Les tiges de noisetier (*Corulus cornuta* Marsh) étaient significativement plus abondantes dans la CT et CP que dans le témoin (Figure 2.5).

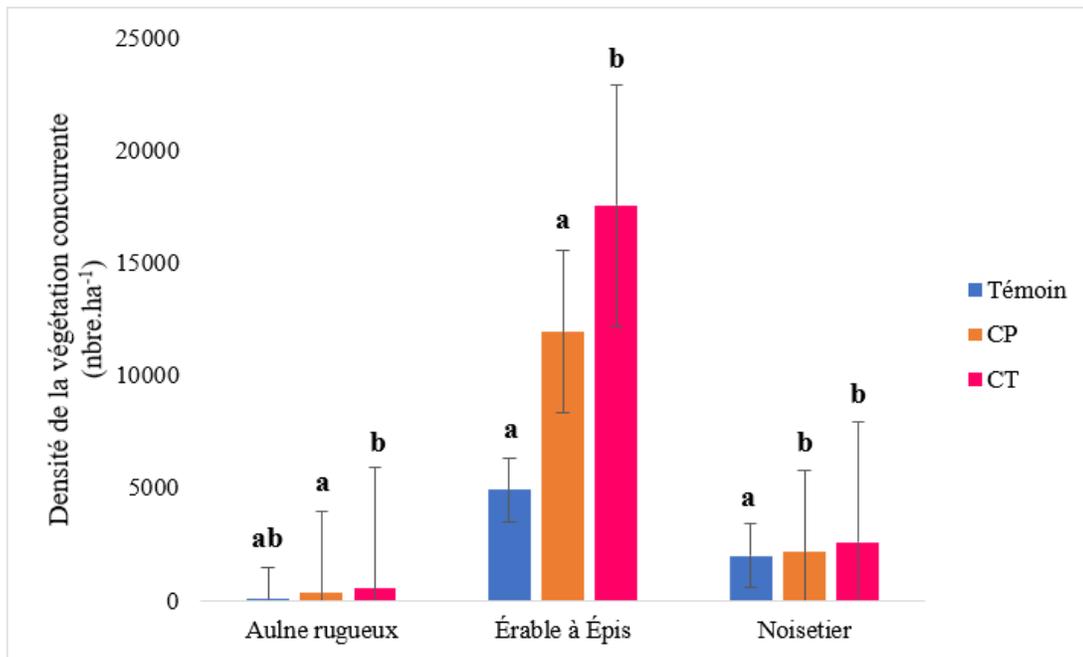


Figure 2.5 Abondance de la régénération naturelle de la végétation concurrente par traitement de récolte. Des colonnes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes au seuil de  $p = 0.05$ . Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey). Les valeurs sont présentées sous la forme moyenne  $\pm$  erreur standard. CP = coupe partielle, CT = coupe totale

#### 2.4.4 Accroissement des trois dernières années (2016-2017-2018) des semis

Sept à 10 ans après la récolte, la croissance en hauteur du peuplier faux-tremble était significativement plus élevée dans les CT et témoin que dans la CP, alors que l'accroissement du sapin baumier et de l'épinette blanche était significativement plus élevé dans la CT que dans les CP et témoin. Et aussi plus élevé dans CP que dans les Témoins (Figure 2.6).

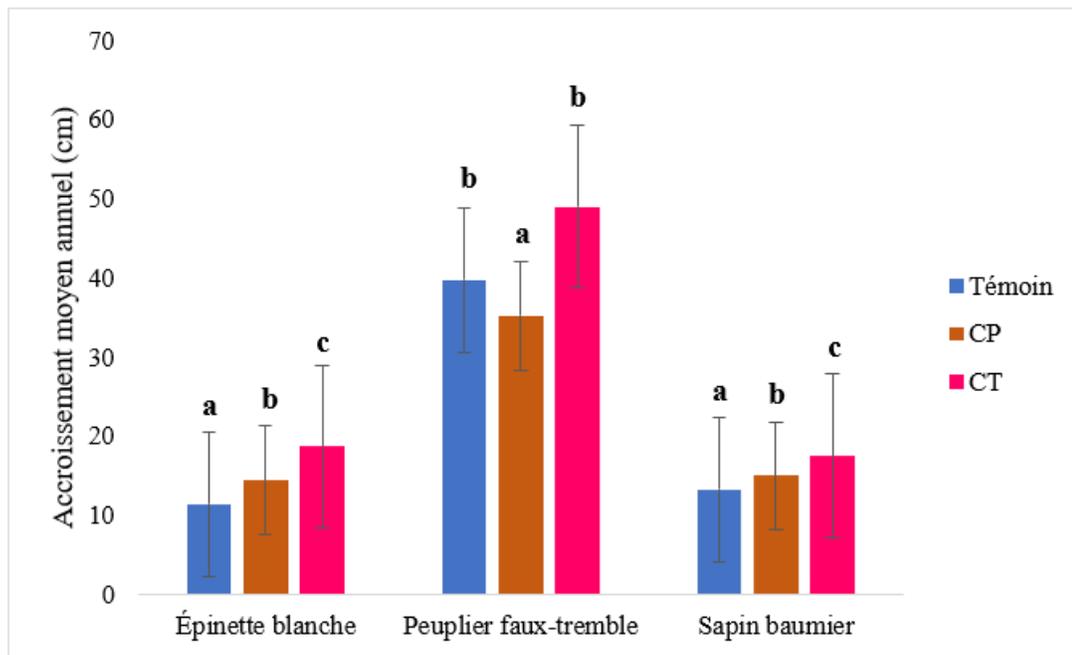


Figure 2.6 Accroissement des semis par essence et par traitement de récolte. Des colonnes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes au seuil de  $p = 0.05$ . Les lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey). Les valeurs sont présentées sous la forme moyenne  $\pm$  erreur standard. CP = coupe partielle, CT = coupe totale

#### 2.4.5 Recouvrement de la canopée mesuré à 1 m de hauteur du sol

Environ une dizaine d'années après la coupe, le pourcentage de recouvrement de la canopée variaient significativement entre les traitements. Plus spécifiquement, la canopée était significativement plus fermée dans la CT que dans les CP et témoin (Figure 2.7).

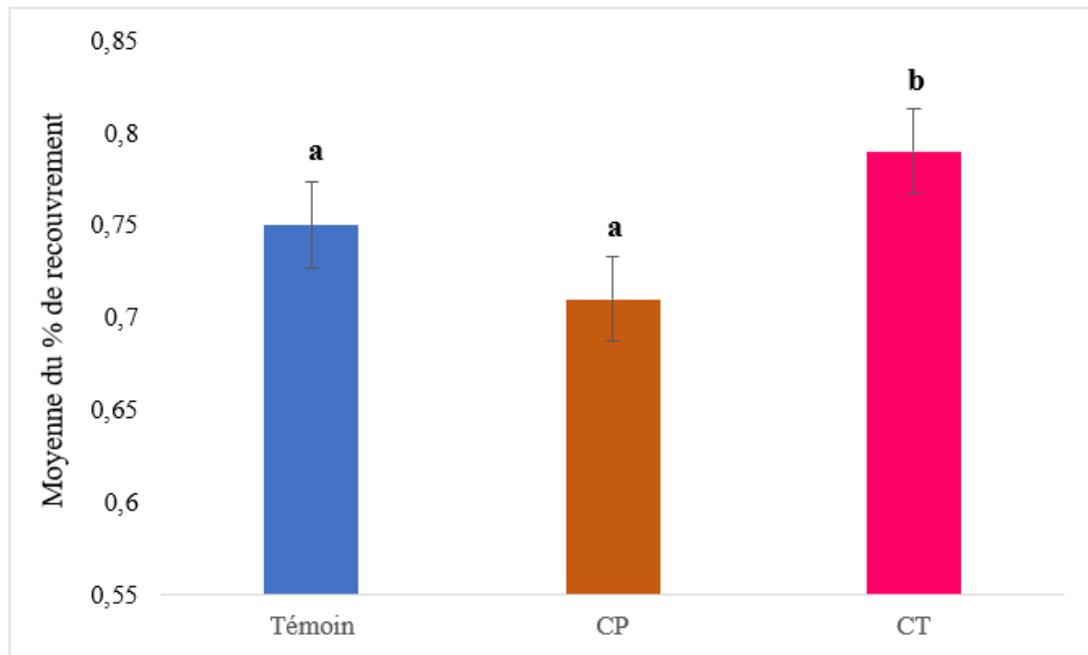


Figure 2.7 Pourcentage de recouvrement de la canopée par traitement de récolte. Les colonnes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes au seuil de  $p = 0.05$ . Les lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey). Les valeurs sont présentées sous la forme moyenne  $\pm$  erreur standard. CP = coupe partielle, CT = coupe totale

#### 2.4.6 Chimie des sols et nutrition foliaire

Les traitements de récolte ont significativement influencé les paramètres physico-chimiques du sol. Les échantillons de sol prélevés au pied du peuplier faux-tremble avaient des concentrations en N significativement plus élevées dans la CP que dans le témoin (Tableau 2.1). De plus, les sols récoltés sous le sapin avaient des concentrations en P significativement plus élevées dans les CT et CP que dans le témoin, alors que le pH du sol était significativement plus élevé dans la CT que dans la CP (Tableau 2.1). Quant aux sols prélevés au pied de l'épinette, ils renfermaient des concentrations en P significativement plus élevées dans la CT que dans le témoin, alors que la teneur en Mg et le pH du sol étaient significativement plus élevés dans la CT que dans la CP (Tableau 2.1).

De plus, les teneurs foliaires en N du tremble faux-tremble étaient significativement plus élevées dans les témoins et CP que dans la CT et plus grande dans la CP que CT (Tableau 2.2), alors que les concentrations en P et K étaient significativement plus élevées dans le témoin que dans les CT et CP. Par contre, la concentration en Mg était significativement plus élevée dans la CT que dans les CP et témoin . Les concentrations foliaires en N et K du sapin était significativement plus grandes dans le témoin que dans les CT et CP, alors que la teneur en Ca foliaire était significativement supérieure dans le témoin que dans la CP. Par contre, la teneur en Mg était significativement plus élevée dans la CT que dans la CP (Tableau 2.2). Enfin, la teneur foliaire en N de l'épinette était significativement plus grande dans le témoin que dans les CT et CP (Tableau 2.2).

Tableau 2.1 Chimie du sol (en mg.kg<sup>-1</sup> ± erreur standard) par traitement de récolte.

Essences/ Traitements	N	P	K	Ca	Mg	pH
<b>Peuplier faux-tremble</b>						
<i>Témoin</i>	0.14 (0.01) a	14.16 (2.49) a	139 (13.28) a	1087 (163.53) a	173 (21.32) a	5.11 (0.05) a
<i>Coupe partielle</i>	0.16 (0.26) b	20.03 (1.98) a	159 (13.94) a	1294 (123.10) a	208 (20.74) a	5.00 (0.03) a
<i>Coupe totale</i>	0.15 (0.38) ab	18.06 (1.97) a	160 (12.81) a	1320 (134.77) a	235 (22.35) a	5.12 (0.06) a
<b><i>P-values</i></b>	<b>0.04</b>	<b>0.287</b>	<b>0.525</b>	<b>0.223</b>	<b>0.112</b>	<b>0.113</b>
<b>Sapin baumier</b>						
<i>Témoin</i>	0.27 (0.04) a	14.01 (1.81) a	188.8 (12.16) a	2524.3 (333.13) a	406.3 (49.03) a	5.25 (0.08) ab
<i>Coupe partielle</i>	0.20 (0.01) a	20.36 (1.98) b	188.3 (12.42) a	1529.1 (131.73) a	232.7 (18.12) a	5.04 (0.04) a
<i>Coupe totale</i>	0.17 (0.01) a	23.24 (2.44) b	182.5 (14.88) a	1864.1 (204.53) a	294.7 (33.46) a	5.30 (0.07) b
<b><i>P-values</i></b>	<b>0.06</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.350</b>	<b>0.522</b>	<b>0.498</b>	<b>0.007</b>
<b>Épinette blanche</b>						
<i>Témoin</i>	0.15 (0.04) a	8.02 (0.71) a	186.8 (17.01) a	2017.7 (247.11) a	363.6 (40.57) ab	5.31 (0.06) ab
<i>Coupe partielle</i>	0.16 (0.04) a	17.5 (2.19) ab	164.9 (14.38) a	1413.6 (121.91) a	222.2 (18.07) a	5.07 (0.04) a
<i>Coupe totale</i>	0.21 (0.03) a	22.2 (2.52) b	209.3 (18.09) a	1926.7 (182.23) a	331.53 (27.91) b	5.25 (0.05) b
<b><i>P-values</i></b>	<b>0.61</b>	<b>0.03</b>	<b>0.183</b>	<b>0.105</b>	<b>0.01</b>	<b>0.009</b>

Note : Pour une combinaison d'essence et de variable réponse, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

Tableau 2.2 Nutrition foliaires (en %  $\pm$  erreur standard) par traitement de récolte

Essences/Traitements	N	P	K	Ca	Mg
Peuplier faux-tremble					
<i>Témoin</i>	2.43 (0.07) c	0.37 (0.03) b	2.63 (0.26) b	1.27 (0.14) a	0.25 (0.01) ab
<i>Coupe partielle</i>	2.35 (0.07) b	0.23 (0.02) a	1.47 (0.13) a	1.43 (0.09) a	0.26 (0.02) a
<i>Coupe totale</i>	2.15 (0.05) a	0.22 (0.01) a	1.34 (0.13) a	1.43 (0.1) a	0.30 (0.01) b
<i>P-values</i>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.004</b>	<b>0.002</b>
Sapin baumier					
<i>Témoin</i>	1.53 (0.05) b	0.23 (0.005) a	1.13 (0.03) c	0.59 (0.02) b	0.12 (0.002) ab
<i>Coupe partielle</i>	1.47 (0.05) a	0.23 (0.007) a	1.08 (0.02) b	0.54 (0.02) a	0.11 (0.005) a
<i>Coupe totale</i>	1.47 (0.11) a	0.25 (0.02) a	0.96 (0.06) a	0.61 (0.04) ab	0.20 (0.06) b
<i>P-values</i>	<b>0.003</b>	<b>0.233</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.003</b>	<b>0.01</b>
Épinette blanche					
<i>Témoin</i>	1.40 (0.04) b	0.20 (0.007) a	0.93 (0.02) b	0.43 (0.02) b	0.10 (0.003) b
<i>Coupe partielle</i>	1.29 (0.04) a	0.21 (0.008) b	0.95 (0.05) a	0.43 (0.03) a	0.09 (0.004) a
<i>Coupe totale</i>	1.35 (0.06) a	0.21 (0.009) b	0.96 (0.06) a	0.43 (0.03) a	0.10 (0.004) a
<i>P-values</i>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.02</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.004</b>	<b>&lt; 0.001</b>

Note : Pour une combinaison d'essence et de variable réponse, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

### 2.4.7 Relations entre croissance des semis, facteurs d'habitat et interactions interspécifiques

Les corrélations entre les variables explicatives et la croissance en hauteur des semis d'essences sont montrées par les graphiques (PCA) ci-dessous :

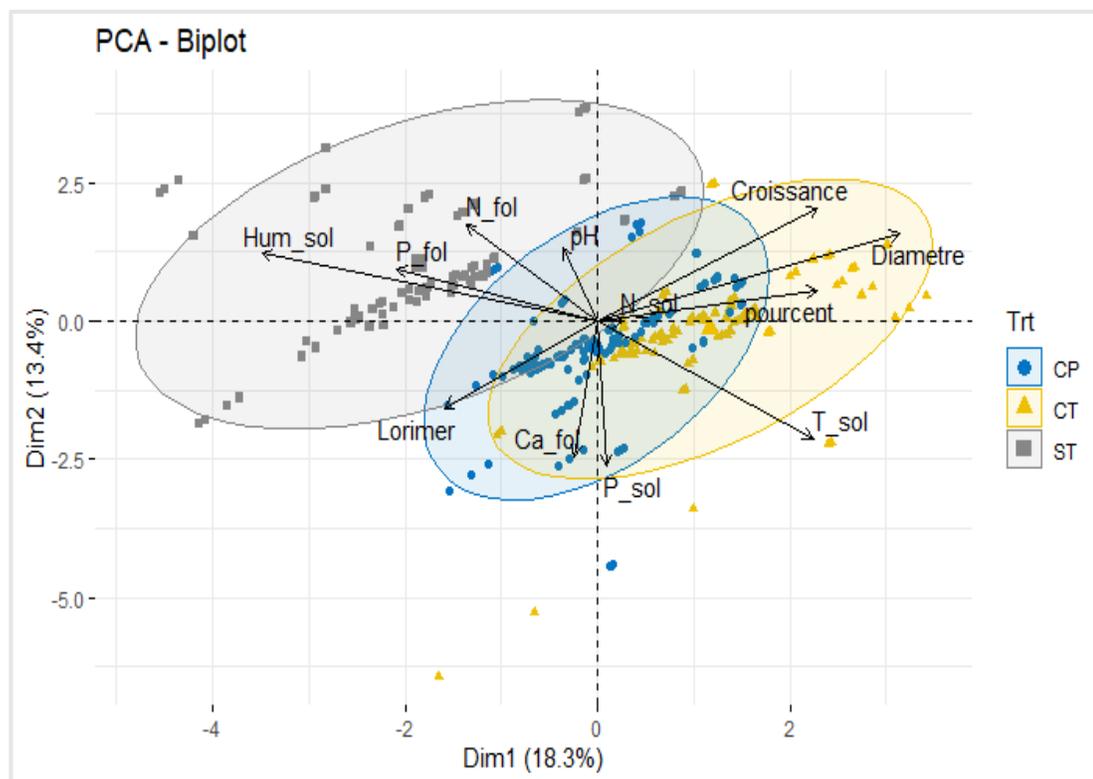


Figure 2.8 Relations entre les variables explicatives, la croissance en hauteur et diamètre des semis de peuplier faux-tremble. Les paramètres physico-chimiques du sol, les concentrations foliaires, les indices de compétition ont été inclus dans l'analyse en tant que variables explicatives. Croissance = accroissement moyen annuel des semis sujets, Diamètre = diamètre au collet des sujets, Dim1= première dimension, Dim2 = deuxième dimension de la composante, Ca\_fol = calcium foliaire, N\_fol = azote foliaire, P\_fol = phosphore foliaire, Hum\_sol = humidité du sol, T\_sol = température du sol, N\_sol = azote du sol, Ca\_sol = calcium du sol, P\_sol = phosphore du sol, pourcent = % de recouvrement de la canopée, Lorimer = indice de compétition, ST = site témoin, CP = coupe partielle, CT = coupe totale

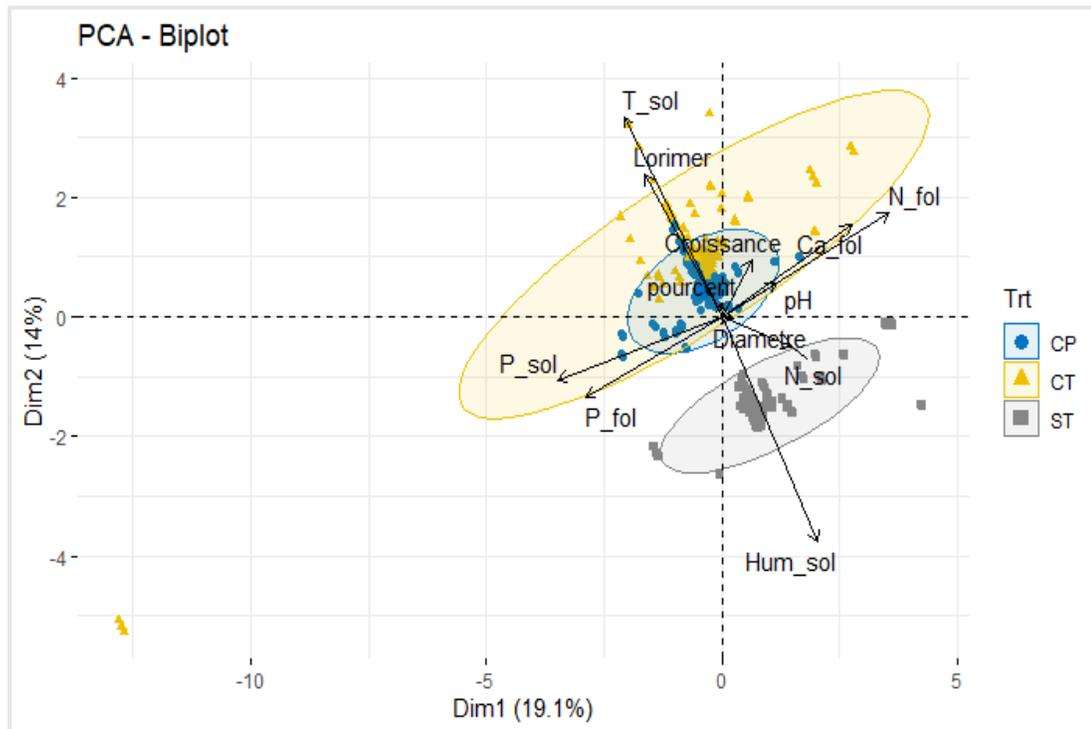


Figure 2.9 Relations entre les variables explicatives, la croissance en hauteur et diamètre des semis de sapin baumier. Les paramètres physico-chimiques du sol, les concentrations foliaires, les indices de compétition ont été inclus dans l'analyse en tant que variables explicatives. Les paramètres physico-chimiques du sol, les concentrations foliaires, les indices de compétition ont été inclus dans l'analyse en tant que variables. Croissance = accroissement moyen annuel des semis sujets, Diamètre = diamètre au collet des sujets, Dim1= première dimension, Dim2 = deuxième dimension de la composante, Ca\_fol = calcium foliaire, N\_fol = azote foliaire, P\_fol = phosphore foliaire, Hum\_sol = humidité du sol, T\_sol = température du sol, N\_sol = azote du sol, Ca\_sol = calcium du sol, P\_sol = phosphore du sol, pourcent = pourcentage de recouvrement de la canopée, Lorimer = indice de compétition, ST = site témoin, CP = coupe partielle, CT = coupe totale.

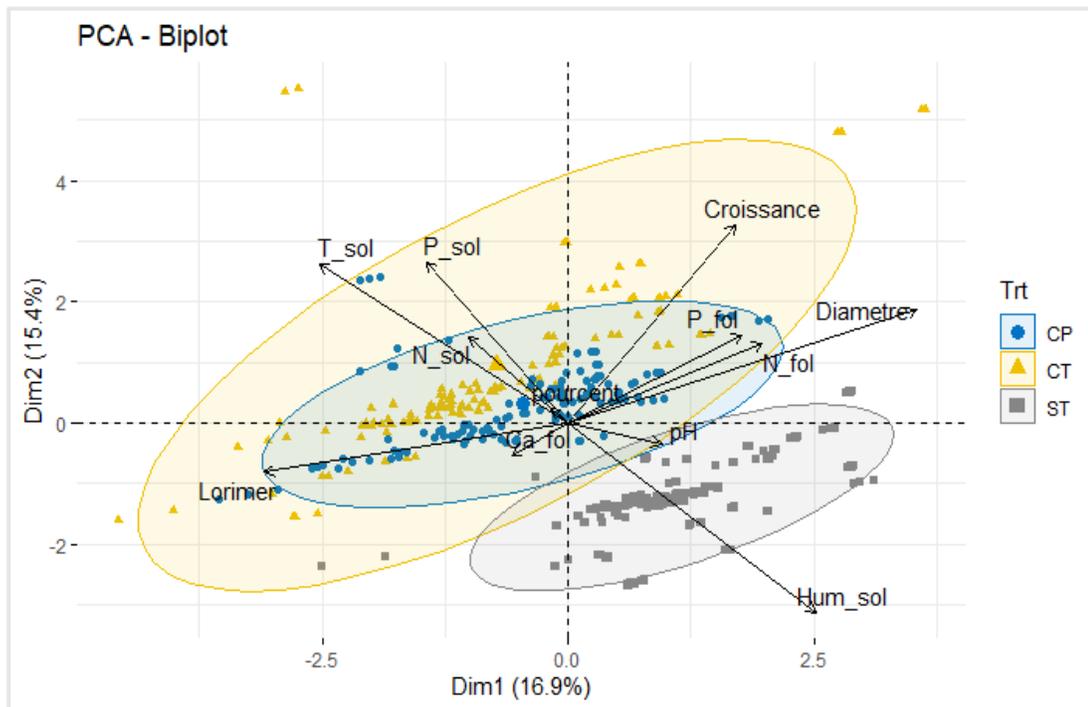


Figure 2.10 Relations entre les variables explicatives, la croissance en hauteur et diamètre des semis d'épinette blanche. Les paramètres physico-chimiques du sol, les concentrations foliaires, les indices de compétition ont été inclus dans l'analyse en tant que variables explicatives. Croissance = accroissement moyen annuel des semis sujets, Diamètre = diamètre au collet des sujets, Dim1= première dimension, Dim2 = deuxième dimension de la composante, Ca\_fol = calcium foliaire, N\_fol = azote foliaire, P\_fol = phosphore foliaire, Hum\_sol = humidité du sol, T\_sol = température du sol, N\_sol = azote du sol, Ca\_sol = calcium du sol, P\_sol = phosphore du sol, pourcent = pourcentage de recouvrement de la canopée, Lorimer = indice de compétition, ST = site témoin, CP = coupe partielle, CT = coupe totale

Pour appuyer l'analyse en composantes principales, nous avons dû ajuster des modèles dont les résultats se trouvent dans les tableaux cités ci-après. La croissance du sapin et de l'épinette était positivement corrélée au % de recouvrement de la canopée dans la coupe partielle (Tableau 2.4, 2.5), alors qu'il y avait une relation positive entre l'accroissement du peuplier faux-tremble et le % de recouvrement de la canopée dans les CT, CP et témoins (Tableau 2.3). La relation entre la croissance en hauteur du peuplier faux-tremble et les teneurs en N foliaire et en P du sol était positive dans la coupe totale (Figure 2.8; Tableau 2.3), alors que l'accroissement du peuplier faux-tremble était négativement corrélé au pH du sol et au Ca foliaire dans la coupe partielle, à N du sol et au P foliaire dans le témoin.

La croissance en hauteur du sapin était négativement liée au pH du sol, à N foliaire et au P du sol dans les coupes totales et à N du sol dans la coupe partielle, tandis qu'elle était positivement corrélée au Ca foliaire dans la coupe partielle, au pH du sol et au Ca foliaire dans le témoin (Figure 2.9; Tableau 2.4). Dans la coupe totale, la croissance en hauteur de l'épinette était positivement corrélée au pH du sol, à N foliaire et au P du sol (Figure 2.10, Tableau 2.5), au pH du sol et au Ca foliaire dans la coupe partielle. Finalement, dans le témoin, la croissance de l'épinette était positivement corrélée à N foliaire et au pH du sol.

Par ailleurs, une compétition interspécifique plus grande, telle que reflétée par l'indice de Lorimer, diminuait la croissance en hauteur des semis de sapin et du peuplier faux-tremble dans l'ensemble des traitements de récolte. L'accroissement des semis d'épinettes augmentait avec l'indice de compétition dans la CP, mais diminuait dans le témoin. Dans la CT, la croissance du peuplier faux-tremble augmentait avec le P du sol et N foliaire qui décrit l'augmentation de la teneur en N dans le sol. L'accroissement du sapin augmentait avec le Ca foliaire dans la CP, et du pH du sol dans le témoin. Enfin, l'accroissement du pH du sol dans les CT, CP et témoin augmentait la croissance en hauteur des semis d'épinettes, alors que la croissance augmentait avec le N foliaire

due à la disponibilité de N du sol dans les CT et témoin. La croissance des semis d'épinettes était liée à l'augmentation du Ca foliaire dans CP.

Tableau 2.3 Variables explicatives et l'accroissement du peuplier faux-tremble en fonction des traitements de récolte

Treatments	Models	Estimate	P values
Témoin	Intercept	12.96	< 0.001
	Lorimer	-0.05	0.002
	pourcent	0.21	< 0.001
	N_sol	-13.85	< 0.001
	P_fol	-2.97	< 0.001
Coupe partielle	Intercept	19.18	< 0.001
	pH	-2.50	< 0.001
	Lorimer	-0.44	< 0.001
	pourcent	0.004	0.52
	Ca_fol	-2.19	< 0.001
Coupe totale	Intercept	-0.47	0.62
	pourcent	0.07	< 0.001
	Lorimer	-0.09	< 0.001
	N_fol	2.74	< 0.001
	P_sol	0.016	0.01

Note : Lorimer (indice de compétition), N\_fol (azote foliaire), P\_sol (phosphore du sol), Ca\_fol (calcium foliaire), N\_sol (azote du sol), pourcent (% de recouvrement de la canopée)

Tableau 2.4 Variables explicatives de l'accroissement du sapin par traitement de récolte

Treatments	Models	Estimate	P values
Témoin	Intercept	-0.54	0.145
	pH	0.13	0.001
	Lorimer	-0.16	< 0.001
	Ca_fol	4.10	< 0.001
Coupe partielle	Intercept	5.89	< 0.001
	Lorimer	-0.08	< 0.001
	pourcent	0.02	0.001
	N_sol	-3.89	< 0.001
	Ca_fol	0.72	0.001
Coupe totale	Intercept	4.50	< 0.001
	pH	-0.29	< 0.001
	pourcent	-0.02	< 0.001
	Lorimer	-0.08	< 0.001
	P_fol	-1.57	< 0.001
	N_sol	-1.12	0.016

Note : Lorimer (indice de compétition), N\_fol (azote foliaire), P\_sol (phosphore du sol), Ca\_fol (calcium foliaire), N\_sol (azote du sol), pourcent (% de recouvrement de la canopée)

Tableau 2.5 Variables explicatives de l'accroissement de l'épinette en fonction des traitements de récolte

Treatments	Models	Estimate	P values
Témoin	Intercept	-0.80	0.03
	pH	0.46	< 0.001
	Lorimer	-0.10	< 0.001
	N_fol	0.39	0.05
Coupe partielle	Intercept	-3.14	< 0.01
	pH	0.91	< 0.001
	pourcent	0.002	0.14
	Lorimer	0.02	0.87
	Ca_fol	2.27	< 0.001
Coupe totale	Intercept	1.13	0.07
	pH	0.09	0.57
	pourcent	-0.001	0.68
	N_fol	0.22	< 0.001
	P_sol	0.01	< 0.001

Note : Lorimer (indice de compétition), N\_fol (azote foliaire), P\_sol (phosphore du sol), Ca\_fol (calcium foliaire), N\_sol (azote du sol), pourcent (% de recouvrement de la canopée)

Certaines variables comme la température et l'humidité du sol n'ont pas été retenues par la méthode utilisée (i.e la sélection régressive) pour expliquer leur contribution relative à la croissance en hauteur des semis. Néanmoins, les traitements de récolte ont significativement influencé la température et l'humidité du sol. La température du sol était significativement plus grande dans la CT et la CP que dans le témoin ( $P < 0.001$ ) et était significativement plus élevée dans la CP que dans la CT ( $p < 0.001$ ) (Tableau 2.3). L'humidité du sol était significativement plus grande dans la CP et les témoins que dans la CT ( $p < 0.001$ ) (Tableau 2.3). La variation de la température et de l'humidité du sol dans le temps en fonction des traitements est montrée par les figures A.1; 2.

Tableau 2.6 Moyennes de la température et l'humidité du sol par traitement de récolte (valeurs enregistrées de mai à août 2019)

Traitements	Dates (année 2019)	Humidité moyenne du sol	Température moyenne du sol
<i>Coupe totale</i>	Mai-Août	32.82 (0.04) a	11.96 (0.07) b
<i>Coupe partielle</i>	Mai-Août	35.93 (0.07) b	12.02 (0.09) c
<i>Témoin</i>	Mai-Août	35.82 (0.15) c	10.34 (0.07) a
P-values		< <b>0.001</b>	< <b>0.001</b>

Note : Pour une variable réponse, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

## 2.5 Discussion

### 2.5.1 Croissance en hauteur, facteurs d'habitat et interactions interspécifiques

Les résultats de cette étude nous ont permis de vérifier que les facteurs d'habitat expliquent davantage que les interactions interspécifiques la croissance des semis (hypothèse, H1). Les facteurs d'habitat ont plus contribué que les interactions interspécifiques à expliquer la croissance en hauteur du peuplier faux-tremble après la coupe totale qu'après la coupe partielle (Tableau 2.3). L'importance relative de la disponibilité des nutriments pour expliquer la croissance du sapin et de l'épinette est plus grande dans la coupe partielle que dans la coupe totale (Tableau 2.4, 2.5). Nous pouvons dire que le peuplier faux-tremble étant l'essence dominante des peuplements étudiés aurait rendu disponibles les éléments nutritifs après la décomposition au sol de ses feuilles (litère). De plus, le peuplier faux-tremble possède une concentration foliaire en N supérieure à celle du sapin et de l'épinette dans les trois traitements. Comme montré par Légaré *et al.* (2005), cette teneur élevée permettrait d'accélérer le cycle des éléments nutritifs, d'améliorer la disponibilité des nutriments du sol et la productivité du peuplement (Légaré *et al.*, 2004).

En ce qui a trait à l'hypothèse H2, nos résultats ont permis de vérifier que la disponibilité de la lumière (pourcentage de recouvrement de la canopée) explique mieux la croissance en hauteur des semis de peupliers faux-trembles que les nutriments, puisque 7% de l'accroissement du peuplier faux-tremble est expliqué par le pourcentage de recouvrement comparativement à seulement 2,7% pour les nutriments. Bien que la lumière ne soit pas nécessaire à la formation des drageons, elle est indispensable pour assurer une meilleure croissance de ces derniers (Jobidon, 1995). De plus, la disponibilité des éléments nutritifs explique jusqu'à 31% la croissance des semis d'épinette dans la coupe totale, alors que l'accroissement du sapin diminue avec

l'augmentation de P du sol et de N du sol dans la coupe totale. Ce qui n'est pas en accord avec notre hypothèse.

Par ailleurs, nous nous attendions à ce que la croissance en hauteur du peuplier faux-tremble soit davantage expliquée par l'humidité du sol dans la coupe partielle. Cependant, cette variable n'a pas été retenue pour déterminer sa contribution relative à l'accroissement du peuplier faux-tremble. Néanmoins, l'humidité du sol est significativement plus élevée dans la coupe partielle et le témoin que la coupe totale (Tableau 2.6). De ce fait, l'abondance et la croissance des semis dans la coupe partielle seraient possiblement dues à cette teneur élevée de l'humidité du sol. Selon Frey *et al.* (2003), une meilleure condition d'humidité après une coupe partielle compenserait l'accroissement de la température dans la coupe totale et pourrait stimuler l'initiation des drageons de peuplier faux-tremble (Frey *et al.*, 2003). Aussi, les conditions de forte humidité du sol sont nécessaires à la germination et la survie des semis de peuplier faux-tremble (Barnes, 1966; McDonough, 1979). En ce qui a trait à la corrélation de la croissance des semis de sapin et d'épinette au K du sol, cette variable contribue à la croissance des semis résineux (épinette et sapin) et son insuffisance dans le sol peut entraîner une diminution après coupes, de la croissance du sapin et de l'épinette blanche comme montré par certaines études (Ouimet *et al.*, 2013; Ouimet et Moore, 2015). Cependant, tout comme l'humidité du sol, le K du sol n'a pas été sélectionné pour expliquer l'accroissement des semis pour tous les traitements (i.e CT, CP et témoin).

Ces résultats peuvent être interprétés de la manière suivante : sur les sites riches (i.e. productifs) comme dans les peuplements mixtes, le peuplier faux-tremble possède un avantage concurrentiel sur les autres essences (Boivin *et al.*, 2010). Cet avantage est par exemple dû au taux de croissance élevé des peupliers juvéniles, leur permettant de dominer la canopée et d'intercepter des ressources comme la lumière (Frey *et al.*, 2003; Balandier *et al.*, 2006). Les essences résineuses, telles que le sapin (une essence très tolérante à l'ombre; Harvey *et al.*, 2002), peuvent pousser ou arrêter leur croissance en

hauteur sous un couvert très ombragé et la reprendre une fois exposé au soleil (Messier *et al.*, 1999). Toutefois, plus la tolérance à l'ombre de l'essence est élevée, plus la corrélation entre sa croissance et l'indice de compétition devient plus faible (Macdonald *et al.*, 1990). L'épinette blanche étant une essence semi-tolérante à l'ombre (Harvey *et al.*, 2002) et n'étant pas affectée par ses voisins dans la coupe partielle, pourrait s'expliquer par les traits de complémentarité (tolérance à l'ombre, niveau d'enracinement). L'effet positif du peuplier faux-tremble sur la croissance de l'épinette blanche pourrait aussi être interprété par la diminution de la compétition due à la complémentarité de traits et la facilitation comme montré par Man et Lieffers (1999) dans des peuplements mélangés de peuplier faux-tremble et d'épinette blanche. De ce fait, la complémentarité de traits et la facilitation rendent des peuplements mixtes plus productifs que des peuplements purs (Man et Lieffers, 1999).

Il ressort de l'hypothèse H1 et H2 que les facteurs d'habitat (disponibilité des nutriments et surtout de la lumière) étaient plus importants que la compétition, ce, tant dans la coupe totale que partielle pour expliquer la croissance en hauteur du peuplier faux-tremble. En ce qui a trait à l'épinette, les facteurs d'habitat ont mieux expliqué la croissance des semis que la compétition dans les deux traitements. Toutefois, l'importance relative des facteurs d'habitat était plus grande après coupe partielle qu'après coupe totale. Enfin, la contribution relative des facteurs d'habitat était plus grande que celle de la compétition pour expliquer la croissance en hauteur des semis de sapin dans la coupe partielle que dans les coupes totales

### 2.5.2 Abondance et croissance de la régénération.

La coupe totale a été plus favorable à la croissance en hauteur du peuplier faux-tremble (moyenne de 48,97 cm de hauteur) que la coupe partielle (35,2 cm). Ce résultat corrobore celle de Sheil *et al.*(2006), qui ont observé qu'à la suite d'une ouverture complète de la canopée, le peuplier faux-tremble accordait plus de croissance à la tige.

Pareillement, la coupe totale a davantage favorisé la croissance en hauteur des semis d'épinette et de sapin que la coupe partielle (Figure 2.6). Les semis de sapins et d'épinettes auraient bénéficié de la lumière disponible les premières années après coupe pour leur accroissement en hauteur. La différence de l'abondance des semis de peuplier faux-tremble entre les traitements n'est pas significative. La période écoulée depuis la coupe a été donc suffisante pour le passage des semis ou drageons au stade gaulis. Nos résultats de l'abondance des drageons de peuplier faux-tremble dans les traitements peuvent s'expliquer par la diminution de la croissance des drageons, la mort des petites tiges de peuplier faux-tremble, et ce, sous un couvert dense qui entraîne une faible disponibilité de lumière (Thompson, 2004). Néanmoins, les gaules de peupliers faux-trembles étaient plus abondantes après coupe totale qu'après coupe partielle. Cette abondance pourrait être due à la disponibilité de la lumière les premières années qui ont suivi la coupe. La coupe totale a été donc favorable à la survie de la régénération préétablie de peupliers faux-trembles (Haeussler *et al.*, 2002). De plus, l'abondance de gaules de peuplier faux-tremble serait due à la quantité de drageons dans le couvert forestier et l'intensité de drageonnement serait attribuée à la quantité de peupliers faux-trembles présents au moment de la coupe ainsi qu'à l'intensité de prélèvement (Frey *et al.*, 2003). La production de drageons serait corrélée à la surface terrière récoltée en coupe totale ou partielle (Brais *et al.*, 2004).

La coupe partielle a été plus favorable à la régénération des semis résineux, notamment le sapin baumier avec une abondance plus élevée dans la coupe partielle que dans la coupe totale. Ces résultats sont semblables à ceux d'autres études menées en forêt mixte boréale (Prévost et Pothier, 2002; Prévost *et al.*, 2003; Prévost *et al.*, 2010; Prévost et DeBlois, 2014; Tableau A.2) et concordent avec la dynamique naturelle (modèle des trois cohortes ; Bergeron et Fenton., 2012). La coupe partielle serait meilleure pour augmenter la croissance des essences résineuses du sous-étage et celles opprimées dans un peuplement mixte où le peuplier faux-tremble est l'essence dominante (Prévost *et*

*al.*, 2010). Ces résultats correspondent aussi à ceux de Robert *et al.* (2012) qui ont montré que les sapins peuvent être présents sur le parterre de coupe plus longtemps après une coupe partielle qu'après une coupe totale. Cette présence sur le long terme pourrait être due au plus grand taux de survie de ses graines (Robert *et al.*, 2012). Le sapin ayant des graines plus grosses peut facilement s'établir sur un sol forestier. De ce fait, ses graines peuvent pénétrer des couches épaisses de litière des essences feuillues et sont capables de résister sous un couvert plus ombragé pendant la germination (Wang et Kembell 2005; Hesketh *et al.* 2009). Contrairement au sapin, la petite taille des graines de l'épinette blanche et de la profondeur de ses racines peuvent entraver son établissement après une perturbation (Fowells, 1965).

Par ailleurs, l'abondance de la végétation concurrente sur un parterre de coupe totale peut affecter la survie et la croissance de régénération. La végétation concurrente plus abondante après la coupe totale qu'après la coupe partielle, corrobore l'étude de Laflèche *et al.* (2000) qui ont montré que les gaules de l'érable et du cerisier étaient plus abondantes après coupe totale qu'après coupe partielle. L'érable à épis et le cerisier de Pennsylvanie peuvent entrer en compétition avec les autres essences pour l'eau et les nutriments (Boulet et Beaudet, 2013) et lorsque la compétition devient forte, on assiste à une perte considérable de la croissance des semis de conifères pouvant compétitionner pour les ressources telles que la lumière et les nutriments et ainsi affecter leur survie (MacLean et Morgan 1983).

Nous concluons que l'importance relative des facteurs d'habitat et des interactions interspécifiques varie entre les traitements et en fonction de l'essence concernée. L'hypothèse que la disponibilité des nutriments explique mieux que les interactions interspécifiques la croissance des semis résineux dans la coupe totale n'a pas été vérifiée pour le sapin. Pour sa part, l'abondance et la régénération des drageons de peuplier faux-tremble ont été influencées par le temps écoulé depuis la récolte (soit 7 à 10 ans). De plus, l'indice de compétition indépendant de la distance et incluant le

diamètre des semis est un paramètre important pour la prédiction de la croissance en hauteur des semis de sapin, d'épinette et du peuplier faux-tremble. L'augmentation de l'indice de compétition dépendant de celle du diamètre des compétiteurs. Ainsi, la compétition entre les essences diminue avec la diminution du diamètre des compétiteurs ou avec l'augmentation de la distance entre l'arbre sujet et ses compétiteurs (Smith *et al.*, 2016).

Les différences de tolérance à l'ombre et du niveau d'enracinement par exemple, semblent permettre la coexistence des essences. La croissance en hauteur de l'épinette blanche est positivement corrélée à l'indice de compétition (indice de Lorimer) dans la coupe partielle. Cette corrélation positive entre l'indice de compétition et la croissance de l'épinette est due aux faibles diamètres de ses voisins. Tel qu'observé par Smith *et al.* (2016), plus le diamètre de l'arbre compétiteur est petit, plus la compétition diminue. La compétition entre les essences se serait produite pour les ressources aériennes, puisque l'indice de compétition (indice de Lorimer) utilisé dans cette étude est supposé prédire la compétition pour l'interception de la lumière (Prévosto, 2005), sans exclure la compétition pour les ressources souterraines.

Les feuillus tels que le peuplier faux-tremble peuvent protéger les conifères contre la photo-inhibition, les extrêmes de température et les extrêmes d'humidité (Man et Greenway, 2011) ou faciliter leur croissance en améliorant la fertilité du sol (Laganière *et al.*, 2010). Cependant, les feuillus peuvent toutefois inhiber la croissance des conifères (Lafèche *et al.*, 2000) en causant des dommages aux semis par fouettement (Bell *et al.*, 2011).

Dans cette étude, les peuplements sont dominés par le peuplier faux-tremble, une essence feuillue à croissance rapide. Les problèmes de compétition peuvent aussi survenir dans un couvert forestier renfermant une plus grande surface terrière de feuillus. Par exemple, la compétition se produit lorsque la surface terrière du peuplier faux-tremble est supérieure à 41% et pourrait négativement influencer la croissance de

l'épinette noire (Légaré *et al.*, 2004), et dans un peuplement mélangé de bouleau et d'épinette blanche, le nombre de tiges de bouleau dépassant 3000 à 4000 tiges par hectare affecterait négativement la croissance de l'épinette blanche (Hawkins et Dhar 2013). De plus, l'aulne rugueux, l'érable à épis et le cerisier de Pennsylvanie sont d'autres essences feuillues qui peuvent entraver la croissance des semis résineux en exerçant une compétition pour la lumière et les autres ressources (Jobidon 2000). Ces résultats suggèrent que la présence du peuplier faux-tremble dans le temps et dans l'espace accélère le cycle des nutriments, et pourrait ainsi préserver la productivité des peuplements.

## CHAPITRE III

### CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude a permis de déterminer entre les facteurs d'habitat et les interactions interspécifiques lesquels expliquent davantage la croissance en hauteur des semis après coupe totale et coupe partielle. Elle a aussi permis de montrer que les variables qui expliquent le mieux la croissance du peuplier faux-tremble après une coupe totale sont différentes de celles qui expliqueraient le plus sa croissance après une coupe partielle. Ce qui a été observé pour tous nos semis et varie d'un traitement à l'autre.

Les traitements de récolte ont eu un effet sur l'abondance et la croissance en hauteur des semis 7 à 10 ans après la coupe. La coupe partielle a été favorable à la régénération résineuse, notamment le sapin, ce qui serait dû aux conditions de germination favorables créées par la coupe partielle pour l'établissement des semis résineux, contrairement à la coupe totale. La présence au sol du bois mort décomposé et du sol minéral sont respectivement de bons substrats de germination pour des semis d'épinette blanche et de sapin. L'abondance des semis de peuplier faux-tremble dans la coupe totale était similaire à celle dans la coupe partielle. À la suite de l'ouverture complète du couvert, la coupe totale a été favorable à la croissance de la régénération, comme le témoigne l'abondance de gaules de peuplier faux-tremble. Le peuplier faux-tremble réoccupe et envahit rapidement le parterre de coupe. Le temps écoulé depuis la coupe a été donc suffisant pour que les semis atteignent le stade gaulis.

Bien que cela n'ait pas été mesuré, l'abondance de gaules de peuplier faux-tremble pourrait être attribuée à l'intensité de prélèvement dans la coupe totale, et donc à la quantité de lumière disponible qui parvenait au sol forestier au cours des premières années après coupe.

### 3.1 Implications sylvicoles

Les facteurs d'habitat étant les plus déterminants de la croissance des semis de peuplier faux-tremble, d'épinette blanche et de sapin baumier que la compétition, nos résultats suggèrent aux sylviculteurs l'amélioration des conditions d'habitat (disponibilité de la lumière et des éléments nutritifs) pour des fins de restauration ou de plantation afin de favoriser la croissance des conifères après une coupe partielle. Par contre, les facteurs d'habitat tels la disponibilité de la lumière et les nutriments (p. ex. N du sol, P du sol) après une coupe totale serait un facteur déterminant de la croissance du peuplier faux-tremble. Nos résultats ont confirmé que la coupe partielle peut être utilisée pour favoriser l'établissement et la croissance des conifères, limiter la disponibilité de la lumière et donc la régénération de peupliers faux-trembles, ce qui permettrait de maintenir la composition des peuplements mixtes boréaux. La diversité des essences pourrait augmenter de façon temporelle la stabilité des forêts après perturbation, et ce, grâce par exemple aux interactions interspécifiques (compétition et/ou facilitation) qui interviennent au sein des peuplements (Steckel *et al.*, 2020).

Dans un contexte d'aménagement écosystémique et dans le but de maintenir les processus biologiques pouvant assurer le fonctionnement des écosystèmes, ainsi que le maintien des peuplements forestiers mixtes, les coupes partielles pourraient être utilisées. Elles permettraient de simuler les effets des perturbations secondaires comme les épidémies d'insectes et maintiendraient davantage ces effets que les coupes totales (Bose *et al.*, 2014). De plus, les coupes partielles permettent d'accélérer la succession

forestière des peuplements boréaux mixtes et peuvent aussi augmenter leur complexité structurale (p. ex. Witte *et al.*, 2013).

Par ailleurs, l'utilisation à grande échelle des coupes partielles pourrait faire passer les jeunes peuplements vers des structures des forêts vieilles en passant par les trois cohortes (Bouchard, 2008).

### 3.2 Limites de l'étude et recommandations

Bien que notre étude se soit réalisée en peuplements mixtes, le peuplier faux-tremble était l'essence dominante de nos sites. De plus, la période écoulée depuis la coupe limite nos observations sur les changements pouvant survenir dans l'espace et dans le temps. Un suivi de la dynamique de régénération des semis serait important afin d'évaluer dans le temps l'effet des traitements sur les facteurs d'habitat, les interactions interspécifiques et sur l'abondance et la croissance de la régénération naturelle après coupe totale et coupe partielle. Aussi, comme discuté précédemment il y avait plus de gaules dans nos trois traitements, et ce, surtout des gaules de peuplier faux-tremble. De ce fait, nous avons dû effectuer des mesures sur quelques gaules par manque de semis pour l'évaluation de l'effet du voisinage sur la croissance de régénération (calcul d'indice de compétition), ce qui pourrait affecter nos interprétations de l'indice utilisé dans cette étude.

Le fait d'avoir fait une seule mesure d'indice de compétition ne tient pas compte de l'évolution temporelle des relations compétitives entre les espèces. Par exemple, en peuplement mixte, une essence qui subit une forte compétition venant de ses voisins après coupe peut au fil du temps échapper à la concurrence de son voisinage si cette essence a un taux de croissance plus élevée (Prévosto, 2005). Pour de futures recherches, l'évaluation de l'effet de la proximité sur la croissance des semis les deux ou trois premières années après la coupe donnera une bonne compréhension des

relations compétitives entre les essences. De plus, l'utilisation des traitements appropriés qui permettraient de favoriser la régénération préétablie, de limiter l'établissement de la végétation arbustive et réduire la compétition pour des ressources disponibles est aussi nécessaire. D'autres facteurs de l'environnement qui n'ont pas été pris en compte dans cette étude comme la disponibilité de l'eau, pouvant favoriser la régénération naturelle des semis après la coupe doivent faire l'objet d'études ultérieures.

## ANNEXE A

**Tableau A.1 Surface terrière résiduelle des peuplements par essence dhp  $\geq$  9,1cm (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>  $\pm$  erreur standard) par modalités de récolte**

Essences/traitements	Témoin	Coupe partielle	Coupe totale	P_values
Peuplier faux-tremble	35.11 (3.81) b	19.54 (3.15) b	2.91 (1.53) a	< 0.001
Sapin baumier	3.27 (0.97) ab	3.50 (1.46) b	0.44 (0.14) a	0.016
Épinette blanche	4.44 (0.82) b	3.47 (0.93) b	0.29 (0.23) a	< 0.001
Bouleau à papier	2.28 (0.72) b	1.06 (0.50) ab	0.61 (0.26) a	0.028
Épinette noire	1.54 (0.86) b	0.62 (0.28) ab	0.00	0.026
Peuplier baumier	0.00	0.00	0.00	-
Pin gris	0.26 (0,26) a	2.10 (0.52) b	3.23 (1.68) b	0.09
Thuya occidental	0.00	0.00	0.08 (0.08)	-
<i>Total</i>	45.36 (7.44) a	30.29 (6.84) b	7.66 (3.92) c	< 0.001

Note : Pour une essence, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

**Tableau A.2 Surface terrière de chicot par essence dhp  $\geq$  9,1cm (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>  $\pm$  erreur standard) par traitement de récolte**

Essences/traitements	Témoin	Coupe partielle	Coupe totale	P_values
Peuplier faux-tremble	8.14 (2.76) a	5.72 (1.60) a	1.48 (0.50) a	0.009
Sapin baumier	0.52 (0.44) a	0.41 (0.13) a	0.11 (0.09) a	0.332
Épinette blanche	0.11 (0.08) a	0.14 (0.09) a	0.00 a	0.290
Bouleau à papier	1.57 (0.8) a	0.15 (0.09) a	0.22 (0.16) a	0.080
Épinette noire	0.00	0.02 (0.02)	0.00	-
Peuplier baumier	0.00	0.00 (0)	0.00	-
Pin gris	0.23 (0.16) a	1.07 (0.59) b	0.84 (0.32) b	0.410
Thuya occidental	0.00	0.00	0.00	-
<i>Total</i>	10.34 (4.31) a	21.37 (2.43) b	2.56 (1.07) c	0.060

Note : Pour une essence, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

Tableau A.3 Surface terrière de souches par essence  $d_{hp} \geq 9,1\text{cm}$  ( $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \pm$  erreur standard) par modalités de récolte

Essences/traitements	Témoin	Coupe partielle	Coupe totale	p_values
Peuplier faux-tremble	0.16 (0.15) a	25.83 (3.61) b	37.60 (6.02) b	0.005
Sapin baumier	0.00 a	0.30 (0.14) a	0.21 (0.20) a	0.19
Épinette blanche	0.00 a	0.02 (0.02) a	0.09 (0.09) a	0.54
Bouleau à papier	0.00 a	1.28 (0.59) a	0.80 (0.59) a	0.07
Épinette noire	0.00	0.00	0.00	-
Peuplier baumier	0.00	0.00	2.07 (1.5)	-
Pin gris	0.00	2.59 (1.04) ab	4.63 (1.98) b	0.019
Thuya occidental	0.00	0.00	0.00	-
<i>Total</i>	0.16 (0.15) a	30.02 (6.95) b	45.4 (10.38) c	< 0.001

Note : Pour une essence, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

Tableau A.4 Densité de semis par essence ( $d_{hp} \leq 1\text{ m}$ ;  $\text{nbre} \cdot \text{ha}^{-1} \pm$  erreur standard) par traitement de récolte

Essences	Témoin	Coupe partielle	Coupe totale	p-values
Peuplier faux-tremble	1283 (116) a	1475 (127) a	1446 (180) a	< 0.001
Sapin baumier	3360 (221) a	6623 (351) b	1006 (93) a	< 0.001
Épinette blanche	391 (62) a	629 (81) a	393 (60) a	0.790
Bouleau à papier	0	0	2500 (0)	-
Peuplier baumier	0	0	0	-
Pin gris	0	0	0	-
Épinette noire	0	0	0	-
Thuya occidental	0	0	0	-
<i>Total</i>	1701 (92) a	2956 (145) b	999 (248) a	0.0003

Note : Pour une essence, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

Tableau A.5 Densité de gaules par essence (nbre.ha<sup>-1</sup> ± erreur standard) par traitement de récolte

Essences (dhp 1 à 3 cm)	Témoin	Coupe partielle	Coupe totale	p-values
Peuplier faux-tremble	100 (27) a	2888 (203) c	4180 (705) b	< 0.001
Sapin baumier	380 (48) a	221 (43) b	660 (65) a	0.003
Épinette blanche	18 (5) a	53 (9) b	60 (25) b	0.523
Bouleau à papier	19 (7) a	293 (34) b	666 (131) b	0.001
Peuplier baumier	0	0	0	-
Pin gris	0	0	0	-
Épinette noire	0	20 (5)	0	-
Thuya occidental	0	0	0	-
<i>Total</i>	<i>62 (8) a</i>	<i>498 (51) b</i>	<i>652 (110) b</i>	<i>0.0002</i>

Essences (dhp 4 à 8 cm)	Témoin	Coupe partielle	Coupe totale	p-values
Peuplier faux-tremble	194 (55) a	373 (58) a	2086 (203) b	< 0.001
Sapin baumier	240 (34) ab	293 (30) b	53 (13) a	0.001
Épinette blanche	17 (5) a	40 (10,4) a	133 (62) a	0.733
Bouleau à papier	6 (3) ab	86 (16) b	340 (56) a	0.0007
Peuplier baumier	0	0	0	-
Pin gris	0	0	0	-
Épinette noire	6 (3)	0	0	-
Thuya occidental	0	0	0	-
<i>Total</i>	<i>62 (8) a</i>	<i>498 (51) ab</i>	<i>652 (110) b</i>	<i>0.003</i>

Note : Pour une essence, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

Tableau A.6 Densité de tiges de gaules de la végétation concurrente par essence (dhp 1 à 3 cm; nbre.ha<sup>-1</sup> ± erreur standard) par traitement de récolte

Espèces	Témoin	Coupe partielle	Coupe totale	p-values
Aulne rugueux	71 (26) a	360 (135) ab	550 (98) b	< 0.001
Érable à épis	4937 (315) a	11950 (752) b	17573 (1259) c	< 0.001
Noisetier	1981 (306) a	2166 (356) a	2593 (371) a	0.254
Aulne crispé	0 (0) a	520 (253) b	38 (13) ab	0.041
Prunus de pennsylvanie	0 (0)	0 (0)	36 (12)	-
<i>Total</i>	<i>1389 (138) a</i>	<i>2878 (308) b</i>	<i>4206 (476) c</i>	<i>&lt; 0.001</i>

Note : Pour une essence, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

Tableau A.7 Accroissement moyenne en hauteur et en diamètre de la régénération par essence (cm  $\pm$  erreur standard) et par traitement de récolte.

Essences/croissance en hauteur	Témoin	Coupe partielle	Coupe totale	p-values
Peuplier faux-tremble	39.71 (1.43) a	35.2 (1.18) a	48.97 (1.39) b	< 0.001
Sapin baumier	13.27 (0.32) a	14.98 (0.33) ab	17.53 (0.48) b	0.004
Épinette blanche	11.41 (0.23) a	14.4 (0.35) b	18.74 (0.77) c	< 0.001
<i>Total</i>	<i>18.85 (0.48) a</i>	<i>21.53 (0.49) b</i>	<i>28.56 (0.66) c</i>	< 0.001
Essences/croissance en diamètre				
Peuplier faux-tremble	1.63 (0.25) a	1.84 (0.09) b	2.28 (0.14) c	< 0.001
Sapin baumier	1.70 (0.09) b	1.16 (0.08) a	1.03 (0.07) a	< 0.001
Épinette blanche	1.68 (0.15) b	1.52 (0.11) a	1.22 (0.09) a	< 0.001
<i>Total</i>	<i>1.52 (0.09)b</i>	<i>2.03 (0.06)a</i>	<i>1.59 (0.07)b</i>	<i>0.01</i>

Note : Pour une essence, des lettres différentes représentent des différences significatives entre les traitements (test de Tukey).

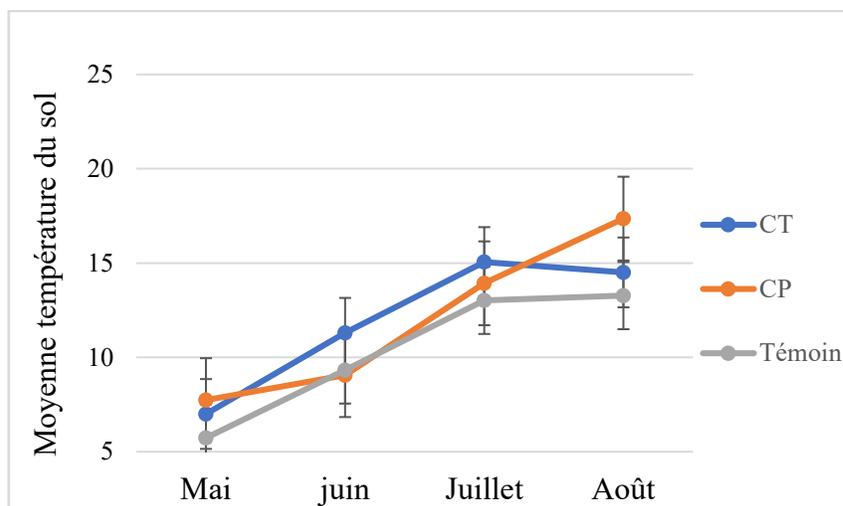


Figure A.1 Changement de la température du sol en fonction du temps par traitement de récolte (année 2019)

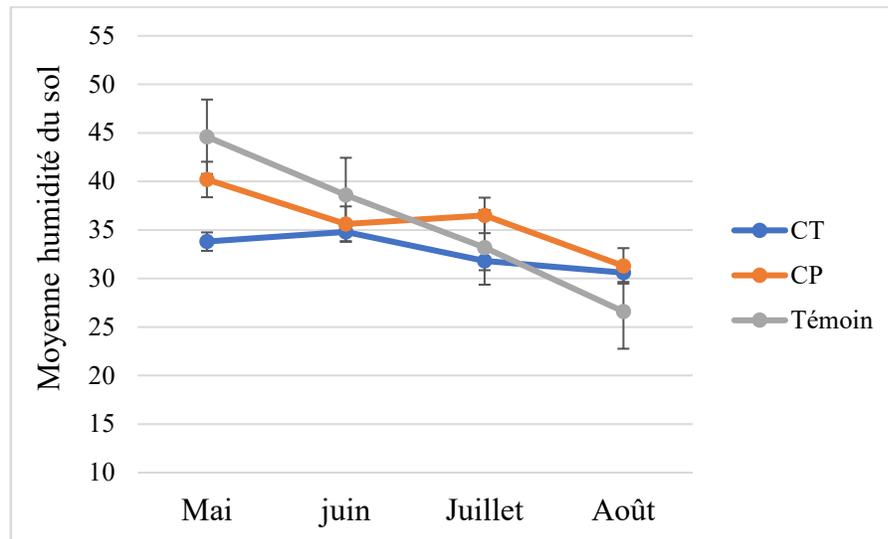


Figure A.2 Changement de l'humidité du sol (%) en fonction du temps par traitement de récolte (année 2019)

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ahmad, A., Andersen, A. et Engvild, K. (1987). Rooting, growth and ethylene evolution of pea cuttings in response to chloroindole auxins. *Physiologia Plantarum*, 69(1), 137-140.
- Archambault, L., Bégin, J., Delisle, C. et Fortin, M. (2003). Dynamique forestière après coupe partielle dans la forêt expérimentale du lac Édouard, Parc de la Mauricie, Québec. *The Forestry Chronicle*, 79(3), 672-684.
- Archambault, L., Morissette, J. et Bernier-Cardou, M. (1998). Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 102(1), 61-74.
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P. et Zedaker, S. (2006). Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry*, 79(1), 3-27.
- Beaudet, M., Harvey, B.D., Messier, C., Coates, K.D., Poulin, J., Kneeshaw, D.D., Brais, S. et Bergeron, Y. (2011). Managing understory light conditions in boreal mixedwoods through variation in the intensity and spatial pattern of harvest: a modelling approach. *Forest ecology and Management*, 261(1), 84-94.
- Begon, M., Harper, J.L. et Townsend, C.R. (1986). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell scientific publications.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516.
- Bergeron, Y. et Fenton, N.J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523.
- Bergeron, Y. et Charron, D. (1994). Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): a dendroecological approach. *Ecoscience*, 1(2), 173-184.

- Bergeron, Y. et Harvey, B. (1997). Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 92(1-3), 235-242.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. et Gauthier, S. (1999). Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The forestry chronicle*, 75(1), 55-61.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B.D. et Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva fennica*, 36(1), 81-95.
- Biging, G.S. et Dobbertin, M. (1995). Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest science*, 41(2), 360-377.
- Bock, M.D. et Van Rees, K.C. (2002). Forest harvesting impacts on soil properties and vegetation communities in the Northwest Territories. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(4), 713-724.
- Boivin, F., Paquette, A., Papaik, M.J., Thiffault, N. et Messier, C. (2010). Do position and species identity of neighbours matter in 8–15-year-old post harvest mesic stands in the boreal mixedwood? *Forest Ecology and Management*, 260(7), 1124-1131.
- Bose, A.K., Brais, S. et Harvey, B.D. (2014). Trembling aspen (*Populus tremuloides Michx.*) volume growth in the boreal mixedwood: effect of partial harvesting, tree social status, and neighborhood competition. *Forest ecology and management*, 327, 209-220.
- Bouchard, M., Pothier, D. et Gauthier, S. (2008). Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1621-1633.
- Boucher, D., De Grandpré, L. et Gauthier, S. (2003). Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle*, 79(2), 318-328.
- Boulet, B., and Beaudet, M. 2013. L'érable à épis. In *Le guide sylvicole du Québec - Tome I: Les fondements biologiques de la sylviculture*. Edited by Ministère des Ressources Naturelles. Publications du Québec, Québec, Québec, Canada. pp. 228-229.

- Brais, S. (2001). Persistence of soil compaction and effects on seedling growth in northwestern Quebec. *Soil Science Society of America Journal*, 65(4), 1263-1271.
- Brais, S. et Camire, C. (1998). Soil compaction induced by careful logging in the claybelt region of northwestern Quebec (Canada). *Canadian Journal of Soil Science*, 78(1), 197-206.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M. et Anthelme, F. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96(1), 18-34.
- Callaway, R.M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M. et Mahall, B.E. (1991). Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology*, 72(4), 1484-1499.
- Callaway, R.M. et Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.
- Chapin, F.S., Van Cleve, K. et Tryon, P.R. (1986). Relationship of ion absorption to growth rate in taiga trees. *Ecologia*, 69(2), 238-242.
- Caspersen, J.P. et Pacala, S.W. (2001). Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, 16(5), 895-903.
- Chen, H.Y. (1997). Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(9), 1383-1393.
- Coates, K.D., Canham, C.D. et LePage, P.T. (2009). Above-versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. *Journal of Ecology*, 97(1), 118-130.
- Connell, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122(5), 661-696.
- Constabel, A. et Lieffers, V. (1996). Seasonal patterns of light transmission through boreal mixedwood canopies. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6), 1008-1014.

- Corns, I.G. (1988). Compaction by forestry equipment and effects on coniferous seedling growth on four soils in the Alberta foothills. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(1), 75-84.
- Côté, J.F et Blanche, F. (2013). *Populus tremeloides* Michx. Les fondements biologiques de la sylviculture. Le guide sylvicole du Québec. Tome 1. Partie 1 (22-24 p.).
- Côté, S. (2013). *Abies balsamea* (L) Mill. Les fondements biologiques de la sylviculture. Le guide sylvicole du Québec. Tome 1. Partie 1 (120-122 p.)
- Covington, W.W. (1981). Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology*, 62(1), 41-48.
- Daly, G.T. (1966). Nitrogen fixation by nodulated *Alnus rugosa*. *Canadian Journal of Botany*, 44(12), 1607-1621.
- Daniels, R.F., Burkhart, H.E. et Clason, T.R. (1986). A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 16(6), 1230-1237.
- Dansereau, P.-R. et Bergeron, Y. (1993). Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(1), 25-32.
- D'Aoust, V., Kneeshaw, D. et Bergeron, Y. (2004). Characterization of canopy openness before and after a spruce budworm outbreak in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 339-352.
- Edmonds, R.L. et McColl, J.G. (1989). Effects of forest management on soil nitrogen in *Pinus radiata* stands in the Australian Capital Territory. *Forest ecology and management*, 29(3), 199-212.
- Environnement Canada. (2019). Données des stations pour le calcul des normales climatiques au Canada de 1981 à 2010. Tiré de [https://climat.meteo.gc.ca/climate\\_normals/results\\_1981\\_2010\\_f.html?stnID=5988&autofwd=1](https://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_f.html?stnID=5988&autofwd=1)
- Farmer, R.E. (1962). Aspen root sucker formation and apical dominance. *Forest Science* 8 (4): 403-410, 8(4), 403-410.
- Folgarait, P.J., Bruzzone, O.A., Patrock, R.J. et Gilbert, L.E. (2002). Developmental rates and host specificity for Pseudacteon parasitoids (Diptera: Phoridae) of fire ants (Hymenoptera : Formicidae) in Argentina. *Journal of Economic Entomology*, 95(6), 1151-1158.

- Forrester, D.I., Kohnle, U., Albrecht, A.T. et Bauhus, J. (2013). Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management*, 304, 233-242.
- Forrester, D.I., Vanclay, J.K. et Forrester, R.I. (2011). The balance between facilitation and competition in mixtures of *Eucalyptus* and *Acacia* changes as stands develop. *Ecologia*, 166(1), 265-272.
- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y. et Drapeau, P. (2001). Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Naturaliste canadien*, 125, 10-17.
- Gauthier, S., Leduc, A., Bergeron, Y. et Le Goff, H. (2008). La fréquence des feux et l'aménagement forestier inspiré des perturbations naturelles. Gauthier, s., M.-a. Vaillancourt, a. Leduc, L. de Grandpré, d. Kneeshaw, H. Morin, P. drapeau et Y. Bergeron (édit.). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'université du Québec, Québec, 61-77.
- Gendreau-Berthiaume, B. 2010. Comparaison de la dynamique forestière suite à des perturbations secondaires naturelles et des coupes partielles 127 p.
- Gillespie, A., Jose, S., Mengel, D., Hoover, W., Pope, P., Seifert, J., Biehle, D., Stall, T. et Benjamin, T. (2000). Defining competition vectors in a temperate alley cropping system in the midwestern USA: 1. Production physiology. *Agroforestry systems*, 48(1), 25-40.
- Goldberg, D.E. (1987). Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology*, 68(5), 1211-1223.
- Greene, D., Kneeshaw, D., Messier, C., Lieffers, V., Cormier, D., Doucet, R., Coates, K., Groot, A., Grover, G. et Calogeropoulos, C. (2002). Modelling silvicultural alternatives for conifer regeneration in boreal mixedwood stands (aspen/white spruce/balsam fir). *The Forestry Chronicle*, 78(2), 281-295.
- Greenbank, D. (1963). Host species and the spruce budworm. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 95(S31), 219-223.
- Grether, G.F., Peiman, K.S., Tobias, J.A. et Robinson, B.W. (2017). Causes and consequences of behavioral interference between species. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(10), 760-772.
- Groot, A. et Carlson, D.W. (1996). Influence of shelter on night temperatures, frost damage, and bud break of white spruce seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(9), 1531-1538.

- Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A. et Bonal, D. (2015). Les forêts tempérées face aux conséquences du changement climatique: est-il primordial de favoriser une plus forte diversité d'arbres dans les peuplements forestiers? *Revue forestière Française*.
- Haeussler, S., Bedford, L., Leduc, A., Bergeron, Y. et Kranabetter, J. (2002). Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest. *Silva fennica*, 36(1).
- Haeussler, S. et Bergeron, Y. (2004). Range of variability in boreal aspen plant communities after wildfire and clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 274-288.
- Hangs, R.D., Greer, K.J. et Sulewski, C.A. (2004). The effect of interspecific competition on conifer seedling growth and nitrogen availability measured using ion-exchange membranes. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(3), 754-761.
- Harvey, B. et Brais, S. (2002). Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(4), 653-666.
- Harvey, B. et Brais, S. (2007). Partial cutting as an analogue to stem exclusion and dieback in trembling aspen (*Populus tremuloides*) dominated boreal mixedwoods: implications for deadwood dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1525-1533.
- Hart, S.A. et Chen, H.Y.H. (2006). Understory Vegetation Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381-397.  
doi: 10.1080/07352680600819286 Récupéré de  
<https://doi.org/10.1080/07352680600819286>
- Hartmann, H., Daoust, G., Messier, C., Bigué, B. et Québec, R.L. (2009). Revue de littérature. *Forest Ecology and Management*, 115, 135-146.
- Harvey, B.D. et Bergeron, Y. (1989). Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(11), 1458-1469.
- Heinselman, M.L. (1981). Fire and succession in the conifer forests of northern North America. Dans *Forest succession* (p. 374-405) : Springer.

- Herben, T. (2016). Size asymmetry of resource competition and the structure of plant communities: Commentary on DeMalach et al. 2016. *Journal of Ecology*, 104(4), 911-912.
- Hesketh, M., Greene, D. et Pouden, E. (2009). Early establishment of conifer recruits in the northern Rocky Mountains as a function of postfire duff depth. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(11), 2059-2064.
- Hicks, R.R. (1972). *The aspen rooting test: a new bioassay* : Oxford University Press.
- Hooper, D.U., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M. et Naeem, S. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.
- Jetté, J., Leblanc, M., Bouchard, M. et Villeneuve, N. (2013a). Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré, Partie I, Analyse des enjeux. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers. 150p.
- Jobidon, R. (2000). Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition, and stand structural development—a 5-year study. *Forest Ecology and Management*, 130(1-3), 77-97.
- Jobidon, R. (1995). Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec. *Revue de littérature. Mémoire de recherche forestière*.
- Jose, S., Gillespie, A., Seifert, J. et Biehle, D. (2000). Defining competition vectors in a temperate alley cropping system in the midwestern USA: 2. Competition for water. *Agroforestry systems*, 48(1), 41-59.
- Justes, E., Bedoussac, L., Corre-Hellou, G., Fustec, J., Hinsinger, P., Jeuffroy, M.-H., Journet, E.-P., Louarn, G., Naudin, C. et Pelzer, E. (2013). Les processus de complémentarité de niche et de facilitation déterminent le fonctionnement des associations végétales et leur efficacité pour l'acquisition des ressources abiotiques. *Innovations agronomiques*, 40, 1-24.
- Jutras, S., Hökkä, H., Bégin, J. et Plamondon, A.P. (2006). Beneficial influence of plant neighbours on tree growth in drained forested peatlands: a case study. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9), 2341-2350.

- Keenan, R.J. et Kimmins, J. (1993). The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews*, 1(2), 121-144.
- Kelty, M.J. (2006). The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management*, 233(2-3), 195-204.
- Keville, M.P., Reed, S.C. et Cleveland, C.C. (2013). Nitrogen cycling responses to mountain pine beetle disturbance in a high elevation whitebark pine ecosystem. *PloS one*, 8(6), e65004.
- King, D.A. (1994). Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American journal of Botany*, 81(8), 948-957.
- Klinka, K., Wang, Q., Kayahara, G., Carter, R. et Blackwell, B. (1992). Light-growth response relationships in Pacific silver fir (*Abies amabilis*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Canadian Journal of Botany*, 70(10), 1919-1930.
- Kneeshaw, D.D. (1997). Effets des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la dynamique de la régénération dans la forêt boréale du nord-ouest du Québec. Université du Québec à Montréal.
- Kneeshaw, D.D., Kobe, R.K., Coates, K.D. et Messier, C. (2006). Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *Journal of ecology*, 471-480.
- Kohyama, T. (1991). A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology*, 83-90.
- Kolb, T.E., Steiner, K., McCormick, L. et Bowersox, T. (1990). Growth response of northern red-oak and yellow-poplar seedlings to light, soil moisture and nutrients in relation to ecological strategy. *Forest Ecology and Management*, 38(1-2), 65-78.
- Larocque, G.R., Luckai, N., Adhikary, S.N., Groot, A., Bell, F.W. et Sharma, M. (2012). Competition theory science and application in mixed forest stands: review of experimental and modelling methods and suggestions for future research. *Environmental Reviews*, 21(2), 71-84.
- Leduc, A. (2013). Dix-huit ans de changements in situ du couvert forestier dans une chronoséquence de 249 ans de la forêt boréale mixte en Abitibi.
- Lefort, P., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2003). The influence of fire weather and land use on the fire activity of the Lake Abitibi area, eastern Canada. *Forest science*, 49(4), 509-521.

- Le Mellec, A. et Michalzik, B. (2008). Impact of a pine lappet (*Dendrolimus pini*) mass outbreak on C and N fluxes to the forest floor and soil microbial properties in a Scots pine forest in Germany. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(7), 1829-1841.
- Lieffers, V., Messier, C., Stadt, K., Gendron, F. et Comeau, P. (1999). Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian journal of forest research*, 29(6), 796-811.
- Lieffers, V. et Stadt, K. (1994). Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(6), 1193-1198.
- Looney, C.E., D'Amato, A.W., Fraver, S., Palik, B.J. et Reinikainen, M.R. (2016). Examining the influences of tree-to-tree competition and climate on size-growth relationships in hydric, multi-aged *Fraxinus nigra* stands. *Forest Ecology and Management*, 375, 238-248.
- Laurent, L. (2016). Apports d'une approche écosystémique à l'étude de la dynamique des communautés végétales forestières: vers une prise en compte des interactions écologiques multiples. 287p.
- MacDonald, G.B., Cherry, M.L. et Thompson, D.J. (2004). Effect of harvest intensity on development of natural regeneration and shrubs in an Ontario boreal mixedwood stand. *Forest ecology and management*, 189(1-3), 207-222.
- Macdonald, B., Morris, D.M. et Marshall, P.L. (1990). Assessing components of competition indices for young boreal plantations. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(7), 1060-1068.
- MacLean, D. et Morgan, M. (1983). Long-term growth and yield response of young fir to manual and chemical release from shrub competition. *The Forestry Chronicle*, 59(4), 177-183.
- Maliondo, S., Mahendrappa, M. et Van Raalte, G. (1990). Distribution of biomass and nutrients in some New Brunswick forest stands: Possible implications of whole tree harvesting.
- Man, R. et Greenway, K.J. (2011). Effects of artificial shade on early performance of white spruce seedlings planted on clearcuts. *New forests*, 41(2), 221-233.
- Man, R. et Lieffers, V.J. (1997). Seasonal photosynthetic responses to light and temperature in white spruce (*Picea glauca*) seedlings planted under an aspen

- (*Populus tremuloides*) canopy and in the open. *Tree Physiology*, 17(7), 437-444.
- Man, R. et Lieffers, V.J. (1999). Are mixtures of aspen and white spruce more productive than single species stands? *The Forestry Chronicle*, 75(3), 505-513.
- McRae, D., Duchesne, L., Freedman, B., Lynham, T. et Woodley, S. (2001). Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews*, 9(4), 223-260.
- Mazerolle, M. (2006). Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*, 27(2), 169-180.
- Messier, C., Parent, S. et Bergeron, Y. (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.-C., Claveau, Y., Kelly, C. et Lechowicz, M.J. (1999). Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 812-823.
- Ministère des forêts, de la faune et des parcs (2003). Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. Tiré de <https://mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/zone-vegetation.pdf>.
- Montoro Girona, M., Lussier, J. M., Morin, H., et Thiffault, N. (2018a). Conifer regeneration after experimental shelterwood and seed-tree treatments in boreal forests: finding silvicultural alternatives. *Frontiers in plant science*, 9, 1145.
- Montoro Girona, M., Navarro, L., and Morin, H. (2018b). A secret hidden in the sediments: lepidoptera scales. *Front. Ecol. Evol.* 6 :2. doi: 10.3389/fevo.2018.00002.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., et Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology letters*, 14(12), 1211-1219.
- Morris, D.M., Macdonald, G. et McClain, K. (1990). Evaluation of morphological attributes as response variables to perennial competition for 4-year-old black spruce and jack pine seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(11), 1696-1703.

- Nienstaedt, H. et J.-C. Zasada. 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss. Pages 204-234 dans R. M. Burns et B. H. Hankala, éditeurs. *Silvics of North America* Volume 1. Conifères. USDA Forest Service, Washington, DC.
- Osika, D.E., Stadt, K.J., Comeau, P.G. et MacIsaac, D.A. (2013). Sixty-year effects of deciduous removal on white spruce height growth and site index in the Western Boreal. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(2), 139-148.
- Paré, D. et Bergeron, Y. (1996). Effect of colonizing tree species on soil nutrient availability in a clay soil of the boreal mixedwood. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6), 1022-1031.
- Paré, D., Bernier, P., Lafleur, B., Titus, B.D., Thiffault, E., Maynard, D.G. et Guo, X. (2013). Estimating stand-scale biomass, nutrient contents, and associated uncertainties for tree species of Canadian forests. *Canadian journal of forest research*, 43(7), 599-608.
- Paré, D. et Cleve, K.V. (1993). Aboveground biomass production and nutrient accumulation on postharvested white spruce sites in interior Alaska. *Canadian journal of forest research*, 23(6), 1233-1239.
- Parent, S. et Ruel, J.-C. (2002). Chronologie de la croissance chez des semis de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) Après une coupe à blanc avec protection de la régénération. *The Forestry Chronicle*, 78(6), 876-885.
- Pawson, S., Brockerhoff, E., Norton, D. et Didham, R. (2006). Clear-fell harvest impacts on biodiversity: past research and the search for harvest size thresholds. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(4), 1035-1046.
- Pitt, D.G., Comeau, P.G., Parker, W.C., MacIsaac, D., McPherson, S., Hoepfing, M.K., Stinson, A. et Mihajlovich, M. (2010). Early vegetation control for the regeneration of a single-cohort, intimate mixture of white spruce and trembling aspen on upland boreal sites. *Canadian journal of forest research*, 40(3), 549-564.
- Powles, S.B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual review of plant physiology*, 35(1), 15-44.
- Prévost, M., Dumais, D. et Pothier, D. (2010). Growth and mortality following partial cutting in a trembling aspen-conifer stand: results after 10 years. *Canadian journal of forest research*, 40(5), 894-903.

- Prévost, M. et DeBlois, J. (2014). Shelterwood cutting to release coniferous advance growth and limit aspen sucker development in a boreal mixedwood stand. *Forest ecology and management*, 323, 148-157.
- Prévost, B. (2005). Les indices de compétition en foresterie: exemples d'utilisation, intérêts et limites. *Revue forestière française*, 5, 413-430.
- Ouimet, R., Moore, J.-D., Duchesne, L. et Camiré, C. (2013). Etiology of a recent white spruce decline: role of potassium deficiency, past disturbances, and climate change. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(1), 66-77.
- Ouimet, R. et Moore, J.-D. (2015). Effects of fertilization and liming on tree growth, vitality and nutrient status in boreal balsam fir stands. *Forest Ecology and Management*, 345, 39-49.
- R Core Team. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Available online: <https://www.r-project.org/>.
- Raymond, P. (2013). *Picea glauca* (Moench) Voss. Les fondements biologiques de la sylviculture. Le guide sylvicole du Québec. Tome 1. Partie 1 (112-114 p.)
- Raymond, P., Bédard, S., Roy, V., Larouche, C. et Tremblay, S. (2009). The irregular shelterwood system: review, classification, and potential application to forests affected by partial disturbances. *Journal of Forestry*, 107(8), 405-413.
- Raymond, P., Bédard, S., Tremblay, S. et Larouche, C. (2010). La coupe progressive irrégulière, un outil prometteur pour la mise en œuvre de l'aménagement écosystémique au Québec. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière, Avis de recherche forestière, 18(2).
- Raymond, P., Ruel, J.C. et Pineau, M. (2000). Effet d'une coupe d'ensemencement et du milieu de germination sur la régénération des sapinières boréales riches de seconde venue du Québec. *The Forestry Chronicle*, 76(4), 643-652.
- Rewald, B. et Leuschner, C. (2009). Belowground competition in a broad-leaved temperate mixed forest: pattern analysis and experiments in a four-species stand. *European Journal of Forest Research*, 128(4), 387-398.
- Robert, E. (2010). Régénération forestière en forêt boréale mixte: rôle du bois mort comme substrat d'établissement et dynamique sapin-peuplier suite aux pratiques sylvicoles adaptées. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.

- Robert, E., Brais, S., Harvey, B.D. et Greene, D. (2012). Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1446-1455.
- Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Québec, p. 213.
- Rozendaal, D.M. et Kobe, R.K. (2016). A Forest Tent Caterpillar Outbreak Increased Resource Levels and Seedling Growth in a Northern Hardwood Forest. *PloS one*, 11(11), e0167139.
- 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. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(9), 1408-1416.
- Sardans, J., Rivas-Ubach, A. et Peñuelas, J. (2011). Factors affecting nutrient concentration and stoichiometry of forest trees in Catalonia (NE Spain). *Forest Ecology and Management*, 262(11), 2024-2034.
- Schmidt, M., Macdonald, S. et Rothwell, R. (1996). Impacts of harvesting and mechanical site preparation on soil chemical properties of mixed-wood boreal forest sites in Alberta. *Canadian Journal of Soil Science*, 76(4), 531-540.
- Schütz, J.P. et Röhnisch, F. (2003). Steuerung des Nachwuchses während der Überführung von gleichförmigen Fichten-Aufforstungsbeständen in Plenterwälder. *Beiträge zur Jahrestagung*, 184-194.
- Simard, M.J., Bergeron, Y. et Sirois, L. (1998). Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation science*, 9(4), 575-582.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. et Paré, D. (2008). Un aménagement écosystémique de la pessière du nord de la ceinture d'argile québécoise. Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (p. 568) : Presses de l'Université du Québec Québec.
- Smith, J., Harvey, B.D., Koubaa, A., Brais, S. et Mazerolle, M.J. (2016). Sprucing up the mixedwoods: growth response of white spruce (*Picea glauca*) to partial cutting in the eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(10), 1205-1215.
- Sutton, A. et Tardif, J.C. (2008). Dynamique des épidémies de la livrée des forêts du Manitoba au Nouveau-Brunswick. *Aménagement écosystémique en forêt boréale* Eds. S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D.

- Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau and Y. Bergeron. Presses de l'Université du Québec, Québec, 193-213.
- Stancioiu, P.T. et O'hara, K.L. (2006). Morphological plasticity of regeneration subject to different levels of canopy cover in mixed-species, multiaged forests of the Romanian Carpathians. *Trees*, 20(2), 196-209.
- Steckel, M., del Río, M., Heym, M., Aldea, J., Bielak, K., Brazaitis, G., Černý, J., Coll, L., Collet, C. et Ehbrecht, M. (2020). Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.)—Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, 461, 117908.
- Stoll, P., Weiner, J., Muller-Landau, H., Müller, E. et Hara, T. Size symmetry of competition alters biomass.
- Strong, W. et Roi, G.L. (1983). Root-system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(6), 1164-1173.
- Strong, W. et La Roi, G. (1985). Root density-soil relationships in selected boreal forests of central Alberta, Canada. *Forest ecology and management*, 12(3-4), 233-251.
- Tewksbury, J.J. et Lloyd, J.D. (2001). Positive interactions under nurse-plants : spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127(3), 425-434.
- Thorpe, H.C., Astrup, R., Trowbridge, A. et Coates, K.D. (2010). Competition and tree crowns: a neighborhood analysis of three boreal tree species. *Forest Ecology and Management*, 259(8), 1586-1596.
- Tielbörger, K. et Kadmon, R. (2000). Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81(6), 1544-1553.
- Titus, B. et Malcolm, D. (1991). Nutrient changes in peaty gley soils after clearfelling of Sitka spruce stands. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 64(3), 251-270.
- Tukey Jr, H. (1970). The leaching of substances from plants. *Annual review of plant physiology*, 21(1), 305-324.
- Vandermeer, J. (1989). *The ecology of intercropping*, Cambridge Univ. Press. Cambridge. UK.

- Vandermeer, J.H. (1992). *The ecology of intercropping*. Cambridge University Press.
- Veen, G.C. et Olf, H. (2011). Interactive effects of soil-dwelling ants, ant mounds and simulated grazing on local plant community composition. *Basic and applied ecology*, 12(8), 703-712.
- Viereck, L.A., Johnston, W.F., 1990. *Picea mariana* (Mill) B. S. P – black spruce. In: Burns, R.M., Honkala, B.H. (Eds.), *Silvics of North America*, vol. 1. Conifers. USDA For. Serv., Washington, DC, pp. 227–237.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T. et Obón, B. (2007). Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology letters*, 10(3), 241-250.
- Vincent, J.S. et Hardy, L. (1977). L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie physique et quaternaire*, 31(3-4), 357-372.
- Voorhees WB, Allmara RR, Johnson CE (1981) Alleviating temperature stress. In: *Modifying the root environment to reduce crop stress* (GF Arkin, HM Taylor, eds), Am Soc Agric Eng, St-Joseph, Michigan, USA, 217-266.
- Wang, G.G. et Kembell, K.J. (2005). Balsam fir and white spruce seedling recruitment in response to understory release, seedbed type, and litter exclusion in trembling aspen stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(3), 667-673.
- Witté, I., Kneeshaw, D., & Messier, C. (2013). Do partial cuts create forest complexity? A new approach to measuring the complexity of forest patterns using photographs and the mean information gain. *The Forestry Chronicle*, 89(3), 340-349.