

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC A MONTRÉAL

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

par

DENIS LAVERTU

L'EFFET DE L'ÂGE SUCCESSIONNEL SUR LA RÉGÉNÉRATION
VÉGÉTATIVE DU PEUPLIER FAUX-TREMBLE
(*POPULUS TREMULOIDES* Michx.) APRÈS COUPE.

MARS 1993





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 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. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

A mon père
et ma mère

REMERCIEMENTS

Cette recherche n'aurait pu être réalisée sans l'aide de nombreu-ses personnes qui se sont impliquées et qui m'ont appuyé tout au long de ces trois années. Tout d'abord j'aimerais remercier mes deux co-directeurs M. Yves Mauffette et M. Yves Bergeron pour leur encadrement théorique et pratique. Merci à mon 75% (Y. Mauffette) pour son remarquable esprit de synthèse très utile pour remettre de l'ordre dans mes idées. Tu as toujours su contrer mes appréhensions et réussir à me faire aimer mon travail. Ton encouragement continu a été très apprécié. Tu as toujours su transformer un obstacle en un objectif et le négatif en positif.

Merci à mon 25% (Y. Bergeron) particulièrement pour l'aide technique et financière. Ta grande connaissance de la forêt boréale fut très utile et m'a apporté un judicieux complément d'informations lors de la rédaction. Je garde un très bon souvenir de mon expérience de terrain, malgré que les trappes à graines...

Merci également aux membres de mon comité de mémoire, Mme Sylvie Laliberté et M. Réjean Gagnon, qui ont accepté de corriger mon manuscrit. Je remercie, aussi, spécialement mon père pour la révision

finale du texte aussi bien en français qu'en anglais, ainsi que Naomi Cappuccino pour la révision du texte anglais.

Je remercie tous ceux et celles (et ils sont nombreux) qui m'ont aidé lors du travail de terrain, ce fut beaucoup apprécié. Je remercie particulièrement Danielle et toute son équipe pour la préparation des sites d'échantillonnages; Philippe qui s'est retrouvé à transporter des billots pour ensuite expérimenter plusieurs techniques de cuissons qui se révélèrent plus dangereuses les unes que les autres; et Nelson qui, patiemment, a subit l'assaut des mouches noires et des maringouins lors de nos journées de 14 heures.

Je n'oublie pas la "gang" de mon labo, Christine, Brutus, Junior, François et Patrice ainsi que la "gang d'en face" en particulier Jacques, Louis, Naomi, France, Marc-André, Alain, Sylvie, que j'ai dérangés plus souvent qu'à leur tour par mes interventions et mon placottage. Pendant ces trois années nous avons ri, parlé, fêté, "rushé", travaillé (un peu) mais surtout nous nous sommes encouragés les uns les autres. Merci pour vos conseils, votre support et surtout pour votre amitié.

v

Je termine en remerciant deux personnes très importantes, mon père et ma mère, qui m'ont supporté et aidé durant toutes mes années de scolarité.

RÉSUMÉ

Le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) est une espèce pionnière qui peut se régénérer, après perturbation, en produisant un grand nombre de drageons. Cette forme de régénération végétative est bien documentée pour les peuplements purs de tremble, mais peu connue pour les stades de succession plus avancés où le tremble diminue en abondance. L'objectif de notre étude était donc de démontrer la capacité de régénération du peuplier faux-tremble le long d'un gradient successional d'âge. L'étude s'est déroulée sur les berges du lac Duparquet, en Abitibi, où le passage de plusieurs feux permet de recréer une chronoséquence, s'échelonnant sur 232 ans. Durant l'été 1990, six années de feux respectivement de 46, 74, 120, 143, 167 et 230 ans furent sélectionnés, et dans lesquels une coupe à blanc de 20m x 20m fut réalisée. Dans chacun des quadrats coupés, 8 placettes échantillons de 4 m², furent placées aléatoirement. Quatre des placettes furent choisies comme témoins et les quatre autres subirent un traitement de scarification (l'humus fut retiré à l'aide d'un râteau). Durant l'été 1991 le nombre de rejets, leur longueur et leur diamètre furent estimés à la fin des mois de mai, juin, juillet et août pour chacune des parcelles. En septembre 1992 et en août 1993, le dénombrement des tiges encore vivantes fut évalué, afin d'établir la mortalité suite à deux et trois saisons de croissance. Les résultats nous indiquent que les parcelles témoins ne montrent aucune différence significative le long de la succession et ce, pour les 3 années d'échantillonnage. Les parcelles scarifiées, par contre, produisent plus de drageons que les parcelles témoins et cette augmentation fut significative pour les plus jeunes sites. De plus en 1991 et 1992 la production, dans les parcelles scarifiées, diminue lorsque les sites sont plus âgés. La croissance en longueur et en diamètre fut la même pour chacun des sites. La mortalité après trois saisons de croissance était en moyenne de 60% tant pour les parcelles témoins que pour les parcelles scarifiées, et ce, peut importe l'année du feu. Les blessures produites par la scarification et la chaleur plus intense pour les racines exposées, peuvent avoir stimulé la production de drageons dans les sites les plus jeunes. Nos résultats démontrent que la capacité de drageonnement du tremble semble suffisante pour assurer sa régénération, et que cette capacité peut persister bien au-delà de la période où le tremble est dominant dans le peuplement.

TABLE DES MATIÈRES

	page
REMERCIEMENTS	iii
RÉSUMÉ	vi
TABLE DES MATIÈRES	vii
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	x
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Modes de régénération	2
La forêt boréale	4
Le peuplier faux-tremble	6
Objectif et hypothèses	9
ARTICLE: SUCKERING SUCCESS OF QUAKING ASPEN (<i>POPULUS TREMULOIDES</i> MICHX.) ALONG A SUCCESSIONAL GRADIENT.	13
Abstract	14
Introduction	15
Materials and methods	18
Results	23
Discussion	34
Conclusion	40
Bibliography	41
CONCLUSION GÉNÉRALE	45
RÉFÉRENCES	49
ANNEXE	54

LISTE DES TABLEAUX

page

Tableau I	Le nombre, l'âge, le diamètre moyen à hauteur de poitrine (DHP), la surface terrière et la densité racinaire des <i>Populus</i> vivant sur le site avant la coupe. L'écart-type (entre parenthèses) est donné pour l'âge et la densité racinaire.	24
Tableau II	Épaisseur moyenne de l'horizon organique et la température moyenne enregistrée à la surface du sol, à 5 cm et à 10 cm de profondeur pour chacun des stades successionnels. L'écart-type est présenté entre parenthèses.	25

Liste des tableaux (suite)

page

Table I	Number, mean age, mean diameter at breast height (DBH), basal area and root density of living <i>Populus</i> on the sites prior to clearcut. Standard deviation (in parenthesis) are given for the age, the DBH and the root density.	24
Table II	Mean organic layer thickness and mean temperature recorded at soil surface, at 5cm depth and 10cm depth for each seral stage. Standard deviation are in parenthesis.	25

LISTE DES FIGURES

		page
Figure 1	Carte du lac Duparquet et la localisation des sites d'échantillonnages.	19
Figure 2	Le nombre moyen de drageons (avec l'écart-type) produit par une parcelle de 4 m², (témoins et scarifiés) au long de la succession. A) production de août 1991, B) production de septembre 1992, C) production de août 1993. Les traitements avec les mêmes lettres, pour une même année, ne sont pas différent ($p=0.05$).	27
Figure 3	Accroissement moyen en hauteur des drageons au cours de l'été 1991. La hauteur a été mesurée sur un sous-échantillon à la fin de mai, de juin, de juillet et d'août.	29
Figure 4	La hauteur moyenne des 5 plus grands drageons de chacune des parcelles (avec l'écart-type), au long de la succession pour les témoins et les scarifiés. A) hauteur en août 1991, B) hauteur en septembre 1992, C) hauteur en août 1993.	30
Figure 5	Pourcentage de mortalité après deux et trois saisons de croissance pour parcelles témoins et scarifiées.	31

Liste des figures (suite)

		page
Figure 1	Map of Lake Duparquet and the location of the sampling sites.	19
Figure 2	The mean number of suckers (with the standard deviation) produced by a 4 m ² plot along the succession for control and scarified plots. A) production in August 1991, B) production in September 1992, C) production in August 1993. Treatments, for each seral stage, with the same letter are not significantly different ($p=0,05$).	27
Figure 3	Mean height growth of suckers during summer 1991. Height was measured on a subsample at end of May, June, July and August.	29
Figure 4	The mean height of the 5 tallest suckers in each plot (with their standard deviation) along the succession for control and scarified plots. A) height in August 1991, B) height in September 1992, C) height in August 1993.	30
Figure 5	Mortality after two and three growing seasons for control and scarified plots and for each seral stage.	31

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Modes de régénération

La survie des espèces est dépendante de leur capacité à se régénérer. Les plantes doivent assurer une descendance remplaçant les individus sénescents ou les individus disparus après une perturbation. Elles ont ainsi développé deux modes de multiplication leur permettant de se maintenir, de se reproduire et de se propager afin de demeurer dans les écosystèmes, soit: la reproduction sexuée et la régénération végétative (Harper 1977; Fenner 1985). Certaines espèces n'ont développé que la reproduction sexuée, d'autres se reproduisent surtout de façon végétative tandis que certaines utilisent les deux modes (Fenner 1985). Il est difficile de déterminer lequel mode est le plus avantageux, puisque l'importance d'un mode par rapport à l'autre peut varier considérablement selon les espèces (Ellstrand et Roose 1987).

La reproduction sexuée est le mode le plus répandu car on l'observe chez presque toutes les espèces vasculaires. Ce mode de reproduction ne survient, en général, qu'une seule fois par année (tout au moins pour la majorité des espèces des milieux tempérés). Il implique la formation d'organes reproducteurs qui produisent des gamètes, lesquels se fusionneront lors de la fécondation. Chez les spermaphytes, suite à la fécondation s'amorce le développement des embryons et des graines qui,

parvenues à maturité, seront disséminées. Si les conditions favorables à leur germination sont réunies, les graines produiront des jeunes semis qui s'établiront dans le milieu.

Ce mode de régénération crée un échange de gènes qui permet de conserver une certaine diversité génétique au sein des populations, puisque chaque embryon est génétiquement unique (Fenner 1985). En contrepartie, ce processus est lent et il peut être affecté par les conditions du milieu. De plus, la germination des graines n'est efficace que lorsque les conditions sont favorables (Kozlowski *et al.* 1991). Pour pallier à ces mauvaises conditions, certaines espèces ont développé des mécanismes de dormance afin que la germination se déroule lorsque les conditions sont optimales. Par exemple le *Prunus pensylvanica*, qui est intolérant à l'ombre, possède des graines dormantes qui ne germeront que lorsque le milieu sera de nouveau ouvert à la suite d'une perturbation (Marks 1974). Cette espèce peut ainsi recoloniser rapidement un milieu rendu favorable là où la pression de compétition est moins forte. Mais les végétaux n'ont pas tous développé des mécanismes de dormance pour leurs graines. Certaines espèces ont développé un mode végétatif de régénération qui permet une recolonisation des sites perturbés.

La régénération végétative de plusieurs espèces ligneuses se fait par l'intermédiaire de bourgeons dormants, qui sont situés au niveau des tiges (rejets) ou des racines (drageons) (Kozłowski *et al.* 1991). Le nouvel individu issu d'un bourgeon végétatif sera semblable génétiquement à l'individu-mère et est identifié comme un clone (Fenner 1985). Ce mode de régénération est rapide et efficace, car le nouvel individu utilise les réserves accumulées par la plante-mère pour amorcer sa croissance (Smith 1986). De plus, ce type de régénération végétative a l'avantage de pouvoir se prolonger durant presque toute la saison de croissance, ce qui lui confère un avantage sur la régénération sexuée. Plusieurs espèces, tels les érables ou les chênes, produisent des rejets de souches (Church 1960), d'autres tels les peupliers produisent des drageons lorsque survient une perturbation (Morley 1986).

La forêt boréale

La forêt boréale, qui forme une ceinture transcontinentale de Terre-Neuve à l'Alaska (passant par le centre et le nord du Canada), est un milieu qui subit fréquemment des perturbations (Rowe et Scotter 1973). Elle est principalement dominée par les essences conifériennes. Ce milieu est plus complexe qu'il ne le laisse entrevoir, car il est composé d'une mosaïque de

stades successionnels régis par la dynamique des feux de forêts (Rowe et Scotter 1973). Le régime dominant des feux de la forêt boréale est caractérisé par des feux de couronnes, d'intensité élevée ou des feux de surface sévères qui couvrent de grandes superficies (plus de 10 000 Ha) (Heinselman 1981; Van Wagner 1983). Ces feux, allumés par la foudre, détruisent la majorité des individus et il en résulte un remplacement total du peuplement (Heinselman 1981). La biologie de la reproduction des espèces végétales qui sont présentes en forêt boréale, s'est adaptée à ces régimes de perturbations (Oechel et Lawrence 1985). Les conifères (*Pinus banksiana*, *Picea mariana*) ont développé des cônes sérotineux ou semi-sérotineux et une maturité sexuelle rapide (régénération sexuée) tandis que la majorité des feuillus survivent en produisant des rejets de souches ou des drageons (régénération végétative) (Oechel et Lawrence 1985).

Le remplacement des espèces après feux, i.e. la succession, dépend de l'intensité du feu au niveau du sol. Si l'horizon organique ne brûle pas profondément et est seulement noirci, le succès d'établissement des arbres par semis est faible. Les graines de l'épinette noire et du pin gris, par exemple, sont vulnérables sur un sol noirci. Par contre cette condition favorise le drageonnement. Si l'horizon organique est presque entièrement

consumé, l'épinette noire et le pin gris se maintiennent et peuvent même augmenter l'abondance de leurs tiges. Le drageonnement par contre est très faible mais les feuillus, comme le peuplier, peuvent tout de même recoloniser le milieu par l'intermédiaire de leurs graines (Heinselman 1981).

Les intervalles entre les feux de forêts récurrents ont conduit à la présence de différents stades successionnels (Bergeron 1991). Au sud de la forêt boréale, le processus de succession est caractérisé par l'apparition, après perturbation, de peuplements pionniers feuillus qui évoluent vers des communautés dominées par des espèces conifériennes de fin de succession. Par exemple, au sud de la forêt boréale québécoise, la succession sur dépôt argileux évolue par la transition de communautés dominées par le *Populus tremuloides*, le *Betula papyrifera* ou le *Picea glauca*, vers des peuplements de stades supérieurs dominés par l'*Abies balsamea* et le *Thuja occidentalis* (Bergeron et Dubuc 1989).

Le peuplier faux-tremble

Le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) est une espèce qui possède la capacité de se régénérer végétativement après une perturbation (Morley 1986). Cette essence feuillue, appelée communément

le "tremble", possède une des aires de distribution les plus étendues en Amérique du Nord (Perala 1990; Strain et Johnson 1963). On le retrouve ainsi dans la forêt boréale où il a un statut d'espèce pionnière dans le processus de succession (Bergeron et Dubuc 1989). Les conditions favorables à l'établissement de ses semis (un sol minéral nu et une humidité constante) étant rarement présentes, et les graines n'étant viables que quelques jours, le tremble se reproduit majoritairement par drageonnement après un feu ou une coupe à blanc (Barnes 1966; Maini et Horton 1966a; Schier 1982; Perala 1984; Morley 1986; Brown et Debyle 1987).

La régénération du tremble par voie végétative donne lieu à l'apparition de clones qui peuvent couvrir plus d'un hectare (Zahner et Crawford 1965). Ces clones peuvent persister dans le milieu pendant des périodes qui excèdent la durée de vie de l'espèce, grâce à un système racinaire qui peut survivre dans le sol après la disparition des arbres, et ce, pendant des centaines d'années (Schier *et al.* 1985). Les drageons sont produits sur des racines latérales, peu profondément enfouies dans le sol, très longues et dont le diamètre demeure petit (Schier et Campbell 1978; Schier 1982). On remarque quelques rejets de souches, particulièrement

sur les jeunes arbres, mais ce phénomène est plutôt réduit et les nouvelles tiges sont majoritairement issues des racines (Schier *et al.* 1985).

La production de drageons est en grande partie contrôlée par le phénomène de dominance apicale qui exprime son action par le système hormonal (Steneker 1974; Navratil 1991). Ainsi lorsque l'arbre est vivant, la production de drageons est inhibée, mais à la mort de la tige, le phénomène cesse et les racines produisent alors une grande quantité de drageons.

La profondeur des racines dans le sol peut influencer la production de drageons. L'augmentation de chaleur au niveau des racines, active la production de cytokinines (hormones synthétisées au niveau des racines) qui activent en retour la production de drageons (Ahlgren et Ahlgren 1961; Maini et Horton 1966b; Hungerford 1988). Les racines profondément enfouies dans le sol sont désavantagées, puisque l'humus, agissant comme un isolant, empêche une hausse de la température. Par contre ces racines sont mieux protégées des blessures résultant des coupes forestières. La production de drageons pourrait ainsi être plus faible, puisque les blessures semblent stimuler la régénération (Kempman 1976; 1978).

Maini et Horton (1966b) ont suggéré que la régénération du tremble, après une coupe forestière, est assujettie au nombre de trembles initiaux et aux conditions écologiques. Comme le nombre de trembles diminue et que les conditions écologiques se modifient lors de la succession, la réponse par drageonnement doit être dépendante des stades successionnels. Par contre, en fin de succession, bien que les trembles soient de moins en moins nombreux, le système racinaire demeure très développé et très ramifié. D'autres facteurs comme: l'épaississement de la litière, le remplacement des espèces ou la quantité de lumière arrivant au sol, s'ajoutent à la problématique et pourront faire varier la production de drageons.

Objectif et hypothèses

Les recherches faites jusqu'à maintenant ont étudié les phases d'initiation et de développement des drageons. Les contrôles hormonaux et les caractéristiques physiologiques sont bien documentés. On semble bien avoir démontré qu'une perturbation, autant un feu qu'une coupe, dans un peuplement de trembles peut provoquer un cycle de régénération par drageonnement. Mais lorsque le tremble commence à être remplacé, dans

le cycle normal de succession, ou est presque disparu, la réponse aux perturbations ne semble pas être documentée.

De plus, les perturbations causées par une coupe (scarification du sol, changement de luminosité) pourraient avoir une influence différente selon l'âge du site. Leur impact, sur le nombre de rejets et la croissance, doit donc être considéré pour chacun des stades successionnels. Il devient alors intéressant d'étudier la régénération végétative intégrée dans le concept de succession.

La coupe à blanc génère la production de drageons chez le peuplier faux-tremble, mais le potentiel de régénération devrait être variable pour différents stades successionnels. L'objectif de cette étude est de comparer le potentiel de régénération du tremble pour les stades de la succession en forêt boréale - d'une forêt feuillue à une forêt coniférienne - et ainsi connaître l'influence de l'intervalle des feux sur sa régénération.

Je suggère les hypothèses suivantes:

1- La capacité de la régénération végétative du tremble diminue au fur et à mesure que les stades de successions s'enchaînent, car le tremble est de moins en moins abondant dans la canopée.

2- La production du nombre de drageons diminue en fonction de l'âge du site, car le système racinaire vieillit, et est relié à un nombre de trembles de moins en moins grand.

3- Un humus épais diminue la production de drageons. La litière, par son effet isolant et protecteur, inhiberait l'émergence des drageons.

Ces hypothèses visent à vérifier les facteurs influençant la régénération végétative du tremble lors de la succession. Cette étude nous permettra également de vérifier l'influence des intervalles entre les feux, sur la régénération du peuplier. En effet, les intervalles entre les feux devenant plus longs, le tremble diminue en abondance pour faire place à des espèces conifériennes. La régénération par voie végétative pourrait ainsi être de plus en plus faible et nous pourrions assister à une élimination graduelle du tremble sur les sites qui ne sont pas fréquemment régénérés par les feux. De plus la connaissance des facteurs, influençant la

production de drageons, a une application directe en foresterie. Si l'on peut prédire que la régénération en trembles diminue avec l'âge des sites, l'industrie forestière pourra alors adapter ses techniques de coupes et de reboisement en fonction de la régénération attendue pour chacun des stades successionnels.

La prochaine partie du mémoire est rédigée en anglais puisqu'il s'agit d'un article qui est déjà soumis à la revue "JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE" pour publication. Suite au manuscrit une conclusion générale en français reprend brièvement les conclusions de l'article.

**Suckering success of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.)
along a successional gradient.**

Lavertu, Denis, Yves Mauffette and Yves Bergeron

Groupe de recherche en écologie forestière, and

Département des sciences biologiques,

Université du Québec à Montréal,

C.P. 8888, Succursale A, Montréal, Québec, Canada H3C 3P8

Abstract. The objective of this study was to demonstrate the regeneration capacity of the quaking aspen, by root suckering, along a successional gradient. Six successional stages (46, 74, 120, 143, 167 and 230) were selected at Lake Duparquet in NW Quebec. In 1990, we clearcutted one 20m by 20m quadrat at each stage. In each quadrat, 8 plots (4 m²) were randomly set, 4 of them were untouched and the remainder were scarified. The number of suckers and their height for each plot were estimated after the clearcut in 1991, 1992 and 1993. The number of suckers in control plots did not show any significant difference along the successional gradient for the three years. In 1991 and 1992 regressions analyses showed that sucker number decrease with increasing site age. Scarified plots had more suckers than control plots, and this increase, is more pronounced and significantly different, for the younger sites. Mortality, after three growing seasons, was about 60 percent for all plots and remained the same along the successional gradient. Scarification would exposed the roots to higher temperature and wounds, which may have stimulated the production of suckers in young seral stages.

Keywords: boreal forest, vegetative regeneration, root suckers, succession, *Populus tremuloides*, scarification, clearcut

Introduction

Quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) is a widely distributed intolerant tree species in North America (Perala 1990; Strain & Johnson 1963). This species produces many seeds, although the establishment of seedlings is rarely seen (Barnes 1966). Regeneration mainly occurs by vegetative propagation through root suckering, after disturbances such as fires or clearcuts (Zahner & Crawford 1965; Maini & Horton 1966a; Hosie 1979; Schier 1982; Perala 1984; Morley 1986).

Several studies on prescribed burning and clearcutting have shown that root suckering was promoted by these disturbances (Bartos & Mueggler 1981; 1982; Brown & Debyle 1987; Weber 1990; 1991). For example, Hinds & Shepperd (1987) have reported, in the Western United States, the production of thousands of suckers per acre of *Populus* after a clearcut. These disturbances may thus destroy the parent tree, which by hormonal control induces the suckering process (Steneker 1974; Navratil 1991).

Canopy opening, following disturbances, will modify factors such as light and temperature that may also promote sucker production. The canopy opening permits more light to reach the soil surface, thereby increasing surface temperature and favoring sucker initiation (Ahlgreen

1961; Maini & Horton 1966b; Hungerford 1988). Suckering can also be enhanced by wounds inflicted to the root system (Maini & Horton 1966a). For example, the scarification process resulting from clearcutting alters humus thickness and may enhance the sucker production in young *Populus* stands (Kemperman 1976; 1978).

The boreal forest is an ecosystem frequently disturbed by forest fires which lead to a mosaic of seral stages (Rowe & Scotter 1973). Quaking aspen is a pioneer species in the successional sequence of the boreal forest (Bergeron & Dubuc 1989; Heinselman 1981). In the south-eastern boreal forest, succession is characterized by a transition from communities dominated by *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera* or *Picea glauca*, to late successional stands, dominated by *Abies balsamea* and *Thuja occidentalis* (Bergeron & Dubuc 1989). Even if the boreal forest is mostly dominated by conifers, *Populus* can maintain its abundance in the canopy for a longer time than its usual life expectancy (100 years), despite the fact that it is an early successional species by the production of suckers (Heinselman 1981).

Most published studies have been completed in pure stands of *Populus tremuloides* (Bartos & Mueggler 1981; 1982; Brown & Debyle 1987;

Hinds & Shepperd 1987; Weber 1990; 1991). Our knowledge of the late successional communities originating from *Populus* stands, is less complete. Even if the abundance of *Populus* does not dominate in old communities, its expanded roots system can be maintained in the soil for centuries if connected to stems or suckers (Schier *et al.* 1985). Fowells (1965) and Rowe (1983) have indicated that current forest composition showed a similarity to preburnt composition in the boreal forest where many tree species resprouted following a fire. Therefore we could predict that after a disturbance, suckering could occur if *Populus* remain in the canopy.

The objective of our research was to demonstrate the regeneration capacity of *Populus tremuloides* along a successional sere in the southern boreal forest. First, we suggest that the vegetative regeneration capacity of *Populus tremuloides* declines with successive seral stages because there is fewer adult trees in the canopy, and because these trees are older and their root system density is declining. Second, humus thickness reduces sucker production because this layer acts as a protection from heat and wounds which can stimulate suckering.

Materials and Methods

Study area

The study was conducted at Lake Duparquet (79°11'-79°13'W and 78°26'-48°30'N) in the Abitibi region of northwest Québec (Canada) at the southern limit of the boreal forest (Fig. 1). This region is part of the Northern Clay Belt of Québec and Ontario (Vincent & Hardy 1977). The vegetation is characterized by a mixed dominance of *Abies balsamea*, *Picea mariana*, *Betula papyrifera* with the presence of *Picea glauca* and *Populus tremuloides* (Rowe, 1972). A long fire cycle in this area leads to the presence of different seral stages (Bergeron & Dansereau 1993). The mean annual temperature of this region is 0.6°C, the mean annual precipitation is 822.7 mm and the mean annual frost-free period is 64 days (Anonymous 1982).

The fire history for the area of Lake Duparquet has been established by Bergeron (1991) and Dansereau & Bergeron (1993). They reported that the stands surrounding Lake Duparquet originated from different fires and that human activity has been negligible. Therefore, each region of the shore represents a seral stage comprising a successional sere that extends back 230 years. From this gradient, 6 seral stages were selected that

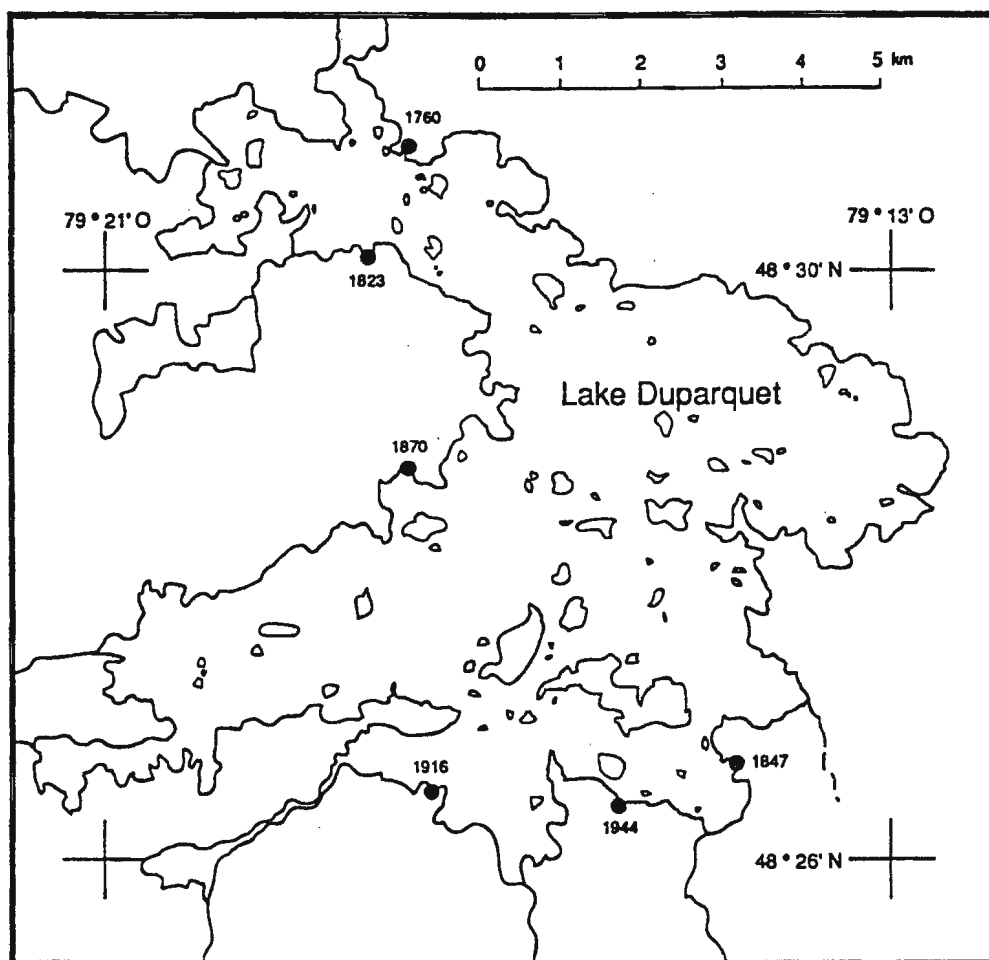


Figure 1: Map of Lake Duparquet and the location of the sampling sites.

represent stands originating 46, 74, 143, 167 and 230 years since last fire. These sites, located within 50 to 100 meters from the shore are homogeneous, characterised by lacustrine clay deposits with a mesic moisture regime. These characteristics are typical of the seral stage found in this region.

At each site, a 20m by 20m quadrat was clearcut during the summer of 1990. In these quadrats the abundance and the diameter at breast height (DBH) of all *Populus* were recorded in order to determine the basal area. The age was evaluated by tree ring analysis of cross-sections of all cut *Populus* at the site. Root density of *Populus* was estimated by counting roots present along three 1m x 0.5 m transects by 20 cm depth at each stage. *Populus* roots were easy to distinguish from other tree species because of their characteristic cork (a white cork with lenticelles). Soil temperatures were recorded for each site at 0cm, 5cm and 10cm beneath the soil surface. Four readings were done at each site, on mid-August, following 5 consecutive sunny days.

Treatments

In August 1990, eight 4 m² (2m by 2m) plots were randomly selected inside each clearcut quadrat. Four of these plots were untouched and used as controls. The remainders were scarified, i.e., we removed the organic layer with a rake, down to the mineral soil, which, in the process, inflicted wounds to the roots.

The following year the *Populus* regeneration was recorded at the end of August (1991). We measured the number of suckers and their height at each plot. Height of a subsample of suckers (10 in each plot) was also measured at the end of May, June, July and August 1991, to establish the growth rate of suckers.

The suckers were also counted in September 1992 and in August 1993 after two and three growing seasons. We could therefore use the counts to establish the mortality rate in the first three years of growth. The height was also taken for the 5 tallest suckers in each plot in order to compare the growth of the dominant stems in each seral stage.

Statistical analyses

According to the experimental design, we performed regression analysis between the mean number of suckers, for each year and for each treatment, and the age of sites. T-tests were done for each year to determine if the scarified plots were different from the control plots at each successional stage. Regression analyses and T-tests were performed for the mean height of suckers and the mortality. Correlations between sucker production and biotic factors (*Populus* density, age, diameter at breast height, basal area, root density) and abiotic factors (humus depth, soil temperature) were performed. All analyses were done with SAS (SAS Institute Inc., ver. 6.04).

Results

Site characterization

The youngest site was a pure stand of *Populus*, the oldest a coniferous stand, and the remainder (74 to 167 year-old) were mixed stands. *Populus* were found on all seral stages, even in the oldest site, where one 54 year-old individual remained (Table I). The two youngest sites (46 and 74 year-old) had *Populus* corresponding in age to the seral stage (46.7 and 73.1 year-old) (Table I). The other sites had young *Populus* (47.2 to 57.7 year-old) despite the fact that they were present in old seral stages (Table I). No correlation could be established between seral stages and *Populus* age or abundance ($p > 0.05$).

Basal area (BA) and root density (RD) decreased along the successional sere (Table I). These characteristics are negatively correlated with site age (BA: $r = -0.97$, $p < 0.001$; RD: $r = -0.92$, $p = 0.089$). The thickness of the organic layer varied between the seral stages (De Grandpré *et al.* 1993 and Table II). The thickest layer was found in the 74 year-old stage (6.64 cm) and the thinnest in the 46 year-old stage (5.29 cm), although no correlation could be found with the successional sere ($p > 0.05$). The surface temperature varied from 19.8 °C to 22.0 °C and no significant difference

Table 1. Number, mean age, mean diameter at breast height (DBH), basal area (BA) and root density of living *Populus* on the sites prior to the clearcut. Standard deviation are given for the age, DBH and root density.

<i>Populus</i>								
site age	number	age (years)		DBH (cm)		BA	Root density	
46	62	46.7	(1.0)	16.8	(4.2)	1.78	14.3	(15 5)
74	15	73.1	(1.0)	30.1	(8.4)	1.34	11.3	(14 4)
120	38	47.2	(3.8)	17.0	(5.8)	1.08	8.7	(12 7)
143	19	57.7	(11.2)	19.0	(7.8)	0.62	11.0	(12 7)
167	21	49.0	(1.5)	17.0	(6.1)	0.52	4.0	(6 0)
230	1	54.0	(-)	34.1	(-)	0.19	2.0	(3 0)

Table 2. Mean thickness of organic layer for each seral stages and the mean temperature recorded at soil surface, 5 cm depth and 10 cm depth. Standard deviation are in parenthesis.

site age	organic layer thickness (cm)	0cm °C	5cm °C	10cm °C
46	5.29 (0.39)	19.8 (0.3)	16.0 (0.5)	15.2 (0.3)
74	6.64 (0.51)	21.0 (0.6)	15.8 (0.4)	15.1 (0.5)
120	6.41 (0.68)	21.2 (1.5)	17.1 (0.4)	15.3 (0.5)
143	5.67 (1.03)	20.3 (0.7)	16.4 (0.6)	15.0 (0.6)
167	5.41 (0.74)	21.4 (0.4)	17.2 (0.7)	15.8 (0.4)
230	6.09 (0.83)	22.0 (0.6)	18.2 (1.1)	16.6 (0.9)

were found between sites despite the fact that they were located at different points around the lake and that organic layer thickness varied. Temperatures recorded at 5cm beneath the surface were approximately 4°C lower than surface temperatures, whereas temperatures recorded at 10cm were 5°C lower (Table II).

Succession and Scarification

A total of 2292 suckers were sampled at the end of August 1991, from which 730 were recorded in control plots and 1562 in scarified plots. During the second year (1992), 1083 suckers remained (374 in control; 709 in scarified), and for the third year (1993) 703 (238 in control; 465 in scarified). All stems originated from the root systems; none arose from stumps or seedlings.

The mean number of suckers produced in the control plots, at the end of August 1991, ranged from 15 to 41.25 along the successional sere (Fig. 2a). Regression analysis indicated no relationship between sucker number and the successional sere ($p>0.05$). Number of suckers ranged from 8.8 to 16.5 in September 1992 and from 7 to 13 in August 1993 (Fig. 2b,c). No relationship was found in either 1992 or 1993 between the

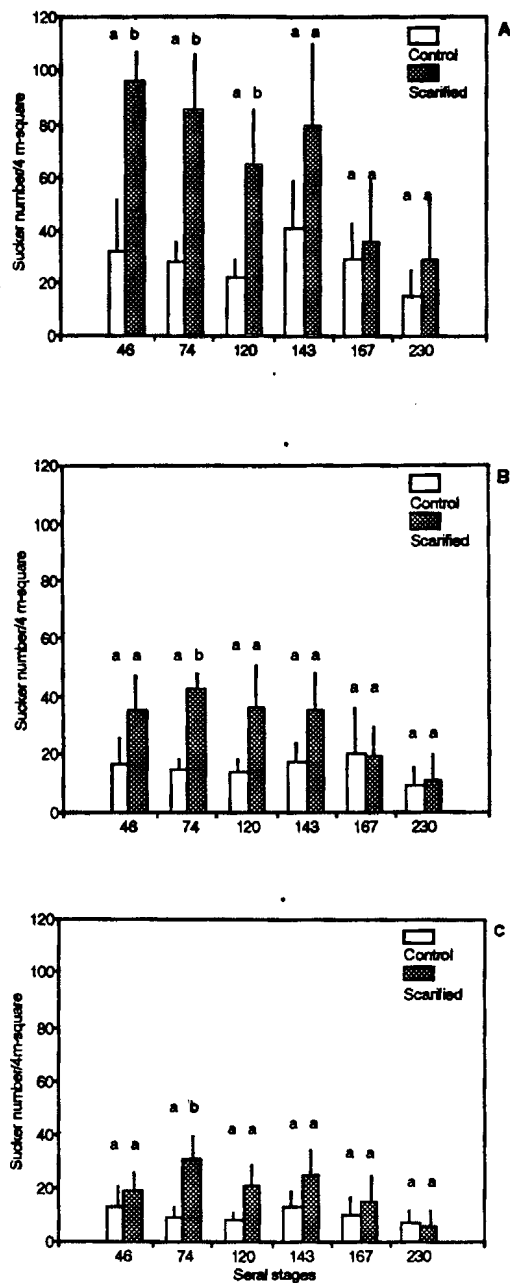


Figure 2. The mean number of suckers (with the standard deviation) produced by a 4m² plot along the succession for control and scarified plots. A) production in August 1991, B) production in September 1992, C) production in August 1993. Treatments, for each seral stage, with the same letter are not significantly different ($p=0.05$).

number of suckers produced by control plots and the seral stages ($p>0.05$). In addition, site characteristics (number of *Populus*, tree age, DBH, BA, root density) and sucker production, for each year, did not show any significant correlations ($p>0.05$).

The growth of suckers was rapid and constant during the summer of 1991 (Fig. 3). Suckers grew on average 21.3 cm per month between June and August (1991). No significant differences were observed in relation to seral stage for both treatments as shown by regression analysis ($p>0.05$). After one year, suckers reached heights ranging from 95.26cm (120 year-old stage) to 149.5cm (230 year-old stage) and after 3 years between 174.9cm (74 year-old stage) and 289.2cm (230 year-old stage) (Fig. 4). Regression analyses showed that suckers in control plots increased in height with site age in 1991 ($r^2=0.67$, $p=0.046$) and for 1993 ($r^2=0.67$, $p=0.047$).

Mortality from August 1991 to September 1992, ranged between 32.4% and 61.7%, and from September 1992 to August 1993, between 8.78% and 27.03% (Fig. 5). Mortality was not related to the number of suckers or the site age (r $p>0.05$). A total of 356 suckers died during the first period and 136 during the second. Only 5 new suckers were produced

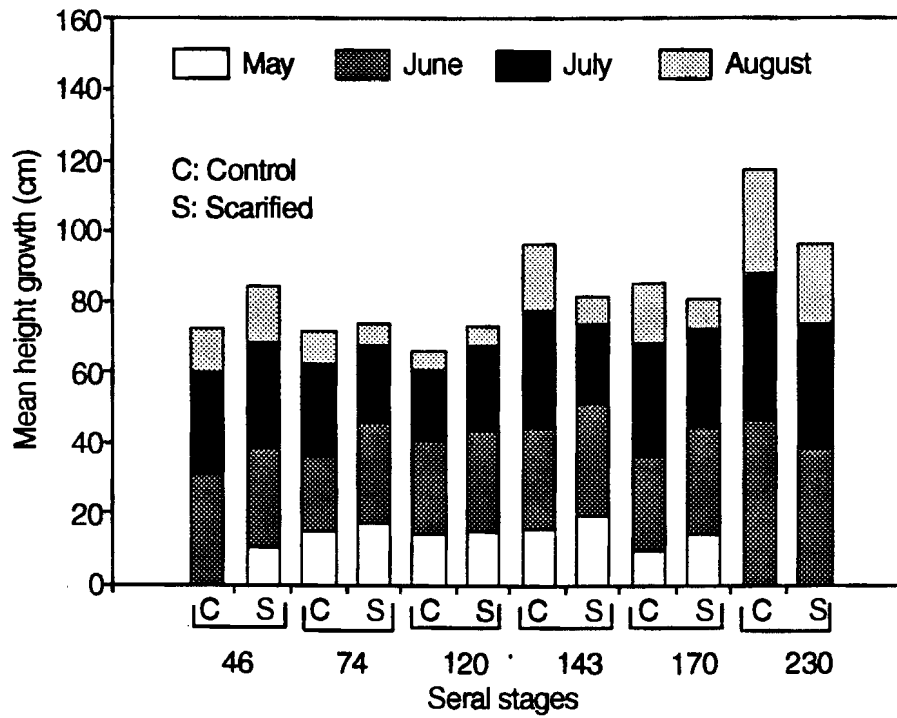


Figure 3. Mean height growth of suckers during summer 1991. Height was measured on a subsample at end of May, June, July and August.

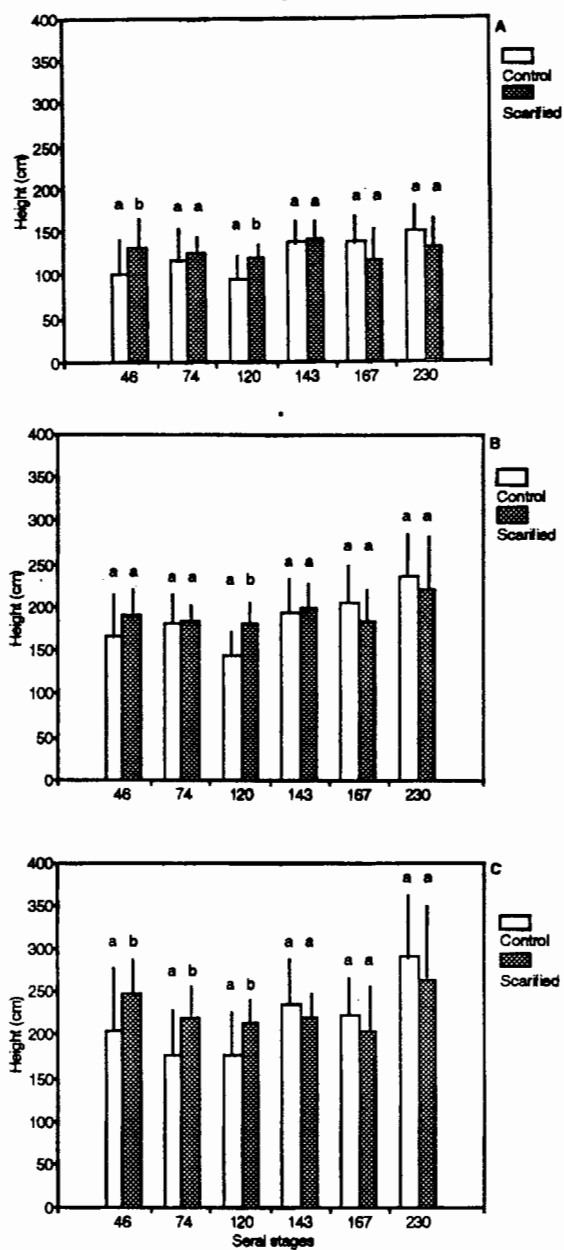


Figure 4. The mean height of the 5 tallest suckers in each plots (with their standard deviation) along the succession for control and scarified plots. A) Height in August 1991, B) height in September 1992, C) height in August 1993.

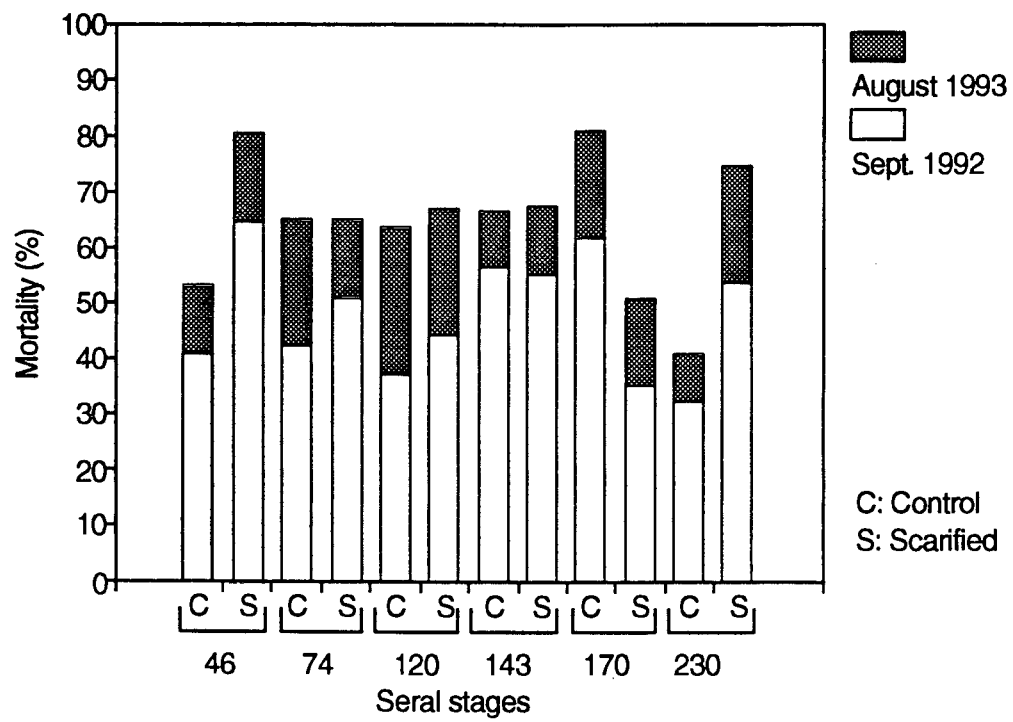


Figure 5. Mortality (with the standard deviation) after two and three growing seasons for control and scarified plots and for each seral stage.

after initial sprouting; these were found in the 46 year-old quadrat, during the summer of 1992.

In August 1991, the mean number of suckers produced by the scarified plots was decline with respect to successional age ($r^2=0.85$, $p=0.0095$) (fig. 2a). A similar relationship was also observed at the end of September 1992 ($R^2=0.73$, $p=0.031$), but disappeared in August 1993 ($p>0.05$) (fig. 2b,c). The mean number of suckers ranged from 28.5 to 96.8 in August 1991, from 10.8 to 42.3 in September 1992 and from 6.3 to 30.5 in August 1993. The T-tests indicated that, for 1991, the 3 youngest seral stages had significantly more suckers in scarified plots than in control plots (46: $t=-5.10$, $df=3$, $p=0.005$; 74: $t=-5.32$, $df=3$, $p=0.009$; 120: $t=-3.27$, $df=3$, $p=0.03$). In 1992 and 1993, the T-tests indicated that the differences remained for 74 year-old stage only (1992: $t=-7.63$, $df=3$, $p=0.0005$; 1993: $t=-4.28$, $df=3$, $p=0.01$).

Regressions analyses showed that sucker height in scarified plots were not related to the successional sere ($p>0.05$) (fig. 4). However T-tests showed some differences between control and scarified plots: in 1991 for the 46 and 120 year-old stages ($t=-3.73$, $df=19$, $p=0.0006$); $t=-3.75$, $df=19$, $p=0.0006$), in 1992 for the 120 year-old stage ($t=-4.08$, $df=19$, $p=0.0002$)

and in 1993 for 46, 74 and 120 year-old stages ($t=-2.08$, $df=19$, $p=0.04$; $t=-2.97$, $df=19$, $p=0.005$; $t=-3.10$, $df=19$, $p=0.003$). Sucker growth, during the summer of 1991 in the scarified plots was similar to that observed in the control plots (fig. 3). Mortality from August 1991 to September 1992 ranged between 35.0% to 64.5% and from September 1992 to August 1993, between 12.6% to 22.1% (Fig. 4). Regressions analyses did not show a relation between mortality and the site age ($p>0.05$). A total of 853 suckers died during the first period and 244 during the second. Eleven new suckers were produced in 1992, 7 in the 167 year-old quadrat and 4 in the 143 year-old quadrat; no new suckers were produced in 1993.

Discussion

Succession

Our first hypothesis stated that *Populus* regeneration should decrease along the successional sere as result of the decreasing population density and the declining root sytem of aging trees. However, the results did not show a lower regeneration with increasing site age. No relationship was observed between the production of suckers and the number of *Populus*, present before the cut, neither with their age, nor their root density. Consequently the first hypothesis based on successional changes is refuted for our control. Thus, the remaining *Populus* roots, even if there were few parent trees, could support vegetative regeneration after a major disturbance. Mitton & Grant (1980) and Schier *et al.* (1985) also observed that with only a few parent trees the remaining root system was able to support vegetative regeneration. The production of many suckers in stands, not dominated by *Populus*, was also observed in Northern Ontario and Québec, after the harvesting of mixed conifer/hardwood forests (Harvey & Bergeron 1989; Kemperman 1978). Tappeiner (1982) also observed that sucker density could be high enough to slow down reestablishment of the dominant species prior to the disturbance, if a few *Populus* trees were present.

After two growing seasons sucker production ranged from 21,875 for the 230 year-old stage, to 41,250 suckers/ha for the 167 year-old stage, giving an average production of 37,541 suckers/ha (estimated from our 4m² plots). These estimates after two years, are well beyond the 10,000 stems/ha reported by Bartos *et al.* (1983) as the minimum density necessary to enable the regeneration of a *Populus* stand after two years. The production is still high in old sites contrary to the finding of Maini & Horton (1966b), who mentioned that suckering was related to the initial number of *Populus* and the site conditions. Our results therefore demonstrate that the root system of this pioneer species is maintained and is still extensive, even if forest composition is changing from a deciduous to an evergreen stand. In fact, the first suckers to emerge in the 230 year-old seral stage were at 15 meters from the nearest *Populus* stump. Moreover, after the second week of June (1991), suckers had spreaded to the entire clearcut area (personal observation).

We also note that *Populus* were present in all the sites. These results suggest that longer fire cycles would not hinder the domination of *Populus* after disturbances. Our oldest site was 230 years-old and the current fire cycle for the region is about 100 years (Bergeron 1991). The

Populus in the 46 and 74 year-old stage must have colonised the sites after fire because site age and tree age correspond. The other sites have young *Populus* (47.2 to 57.7 year-old), which could not have originated from the original disturbance. These must be the second or third generation *Populus*, which demonstrates that this species was able to maintain itself and its root system.

The successional stage did not influence the growth process; even if analysis indicated small differences, these differences did not confer any biological advantages in any stage. The mean height obtained after one year on our study sites is higher than the 0.67 m observed by Bartos *et al.* (1991) in the Western USA. After three years, suckers continued to grow rapidly despite the production of many ramifications. Thus, this rapid growth could enable the suckers to develop into pure *Populus* stands and could delay the establishment of later successional species.

The mortality rate after two seasons, compares to those observed by Bartos *et al.* (1991). This high percentage (about 60%) may be due to the contagious distribution of suckers. We rarely found a sucker emerging alone on a portion of root, so competition for space is rapid and self-thinning is high. Despite these high mortality rates, very few suckers emerged in the

second year and none the third year; consequently all suckers became established during the first year following the cut, may have restricted the production of new ones.

Scarification

The scarification treatment produced more sucker regeneration than the control, especially in the younger sites. This demonstrates that removal of the organic layer can enhance productivity, as stated in our third hypothesis. Maini & Horton (1966a) have previously reported that the wounds caused by a light scarification will contribute to a higher formation of *Populus* suckers. Farmer (1963) & Schier *et al.* (1985) also reported that higher temperature will enhance the suckering process by modifying the hormonal content of the roots. We can assume that the wounds inflicted by the scarification and the higher temperatures observed, stimulated the root system to produce more suckers even though we cannot discriminate the contribution of each mechanism. In addition, regression analysis showed a relation between the number of suckers produced and stand age. Therefore our second hypothesis, related to site modifications in the successional sere, is also verified for the scarified plots. The decrease of productivity along the successional gradient was observed for the scarified

plots during the first two years (1991 & 1992). However, significant differences between control and scarified plots were only observed for the young seral stages. In fact, productivity enhancement, in response to scarification, seems to have disappeared after 120 years, the first year following the cut (1991). Therefore we can assume that young sites have a significant greater response to scarification and that old sites are less affected.

We suggest some hypotheses that may explain the difference observed in young and old scarified plots. First, we can take into consideration the increase of root density in young seral stages, which can be associated with first generation *Populus* following the initial disturbance. Higher root system density would cause higher production, but this pattern was not observed in the control plots. The second hypothesis would be related to the physiology of the root system and its capacity to respond to different stimulations. Therefore, the parameter that needs to be tested is the response capacity of roots to wounds and the effect of temperature on the hormonal system (independantly) in relation to the age of the root system. Schier (1973) reported two kinds of suckers: those originating from dormant buds and those originating from newly initiated meristems (which

can include the production of suckers by wounds). It would be interesting to investigate whether or not an aging root system responds to a stimulation by activating dormant buds or new meristems. These hypotheses need further investigation.

If the scarification process stimulated the production of new suckers it did not affect their growth rate. The growth pattern and the total height reached by the suckers was similar to those in the control plots. Even if many more suckers were produced in the scarified plots, the root system was able to support all the stems the same way as in the controls. The mortality, after three growing seasons, returned the sucker density in the scarified plots to that observed in the control plots. Despite the high mortality, only a few suckers emerged during the following years; the regeneration of *Populus* was thus established one year after the cleacut.

Conclusion

Our hypothesis that sucker production would be lower with increasing age was not substantiated for our control plots. However, litter removal did enhance production mainly for younger sites, which supports our second hypothesis on litter cover and wounds. Therefore, a light scarification after a clearcut would increase the regeneration of *Populus tremuloides* by suckering, in pure or young mixed forest stands. However, mechanical clearcutting could have other impacts on the regeneration that our experiment did not evaluate. Soil compaction, for example, could decrease sucker production (Navratil 1991). Further investigation must be completed to understand properly the mechanisms, leading to an increased sucker production in younger sites following litter removal. These answers will help us to understand the mechanisms of succession.

Bibliography

- Ahlgren, I.F. & Ahlgreen, C.E. 1961. Ecological effects of forest fires. *Bot. Rev.* 26:483-533.
- Anonymous. 1982. Canadian climate normals. Environment Canada, Atmospheric Environment Service, Downsview, Ontario, Canada.
- Barnes, B. V. 1966. The clonal habit of american aspens. *Ecology* 47(3):439-446.
- Bartos, D. L. & Mueggler W.F. 1981. Early succession in aspen communities following fire in western Wyoming. *J. Range Manage.*, 34:315-318.
- Bartos, D. L. & Mueggler, W. F. 1982. Early succession following clearcutting of aspen communities in Northern Utah. *Journal of Range Management* 35(6):764-768.
- Bartos, D. L., Mueggler, W. F. & Campbell, Jr., R. B. 1991. Regeneration of aspen by suckering on burned sites in Western Wyoming. Res. Pap. INT-448. Ogden UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. 10 p.
- Bartos, D. L., Ward, F.R. & Innis, G.S. 1983. Aspen succession in the Intermountain West: a deterministic model. Gen. Tech. Rep. INT-153. Ogden UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station. 60p.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72(6):1980-1992.
- Bergeron, Y. & Dansereau, P.-R. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest at different fire cycles. *JVS*. in press.
- Bergeron, Y. & Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79:51-63.
- Brown, J. K. & DeByle, N. V. 1987. Fire damage, mortality, and suckering in aspen. *Can. J. For. Res.* 17:1100-1109.

- Dansereau, P.-R. & Bergeron, Y. 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Québec. *Can. J. For. Res.* 23:25-32.
- De Grandpré, L., Gagnon, D. & Bergeron, Y. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *JVS*. in press.
- Farmer, Jr., R. E. 1963. Effect of light intensity on growth of *Populus tremuloides* cuttings under two temperature regimes. *Ecology* 44(2):409-411.
- Fowells, H.A. 1965. *Silvics of forest trees of the United States*. USDA, Agric. Handb. No. 271 pp.523-534.
- Harvey, B. D. & Bergeron, Y. 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Québec. *Can. J. For. Res.* 19:1458-1469.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In: West, D. C., Shuggart, H. H. & Botkin, D. B. (eds), *Forest succession: concepts and application*, pp. 374-406. Springer-Verlag, New-York.
- Hinds, T. E. & Shepperd, W. D. 1987. Aspen sucker damage and defect in Colorado clearcut areas. U.S.D.A. Forest Service, Research Paper RM-278. :1-12.
- Hosie, R.C. 1979. *Arbres indigènes du Canada*. Fitzhenry and Whiteside, Don Mills, Ontario. 380 p.
- Hungerford, R. D. 1988. Soil temperatures and suckering in burned and unburned aspen stands in Idaho. U.S. Forest Service, Ogden, UT, PB88-19 6506. :1-7.
- Kemperman, J.A. 1976. Scarification: A key to aspen management? *Ont. Min. Natur. Resourc., North. For. Res. Unit*, Paper presented at ThunderBay Dist. Meeting. Dec. 3p.

- Kemperman, J. A. 1978. Sucker-root relationships in aspen. Forest research note, Ontario, Ministry of Natural Resources. (12):1-4.
- Maini, J. S. & Horton, K. W. 1966a. Reproductive response of *Populus* and associated pteridium to cutting, burning and scarification. Canada Department of forestry and rural development, Forestry Branch, Departmental publication No. 1155 :1-20.
- Maini, J. S. & Horton, K. W. 1966b. Vegetative propagation of *Populus* spp. I. Influence of temperature on formation and initial growth of aspen suckers. Can. J. Bot. 44:1183-1189.
- Mitton, J. B. & Grant, M. C. 1980. Observations on the ecology and evolution of Quaking aspen, *Populus tremuloides*, in the Colorado front range. Amer. J. Bot. 67(2):202-209.
- Morley, P. M. 1986. Management and use of aspen poplar in North America. The Forestry Chronicle (April):104-107. Navratil, S. 1991. Regeneration challenges. In: Navratil, S. & Chapman, P.B. (ed.) Aspen management for the 21st century. Proceedings of a symposium held in November 20-21. 1990. Edmonton, Alberta, For. Can., Northwest Reg., North. For. Cent. and Poplar Counc. Can., Edmonton, Alberta pp. 15-27.
- Perala, D.A. 1990. *Populus tremuloides* Michx. in *Silvics of North America*, vol. 2. Hardwoods. USDA Forest Service. Agric. Handb. No. 654 pp. 555-569.
- Perala, D. A. 1984. How endemic injuries affect early growth of aspen suckers. Can. J. For. Res. 14:755-762.
- Rowe, J.S. 1972. Forest regions of Canada. Environment Canada, Ottawa, Canada.
- Rowe, J.S. 1983. Concepts of fire effects on plant individual and species. In: Wein, R. W. & Maclean, D.A. (eds), The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Scope* 18:135-154.

- Rowe, J.S. & Scotter, G.W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* 3:444-464.
- Schier, G.A. 1973. Origin and development of aspen root suckers. *Can. J. For. Res.* 3: 45-53.
- Schier, G.A. 1982. Sucker regeneration in some deteriorating Utah aspen stands: development of independant root systems. *Can. J. For. Res.* 12:1032-1035.
- Schier, G.A., Jones, J.R. & Winokur, R.P. 1985. Vegetative regeneration. In *Aspen: Ecology and management in the Western United States.* pp. 29-33.
- Steneker, G. A. 1974. Factors affecting the suckering of trembling Aspen. *The Forestry Chronicle* (February):32-34.
- Strain, B. R. & Johnson, P. L. 1963. Corticular photosynthesis and growth in *Populus tremuloides*. *Ecology* 44(3):581-584.
- Tappeiner, J. C. 1982. Aspen root systems and suckering in red pine stands. *The American Midland Naturalist* 107(2):408-410.
- Vincent, J.S. & Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie Physique et Quatemaire* 31:357-372.
- Weber, M. G. 1990. Response of immature aspen ecosystems to cutting and burning in relation to vernal leaf-flush. *For. Ecol., Manage.*, 31:15-33.
- Weber, M. G. 1991. Aspen management option using fire or cutting. Petawawa National Forestry Institute, Forestry Canada, Information Report PI-X-100.
- Zahner, R., & Crawford, N. A. 1965. The clonal concept in aspen site relations. In: *Forest-soil relationships in North America*, 2nd North American forest soil conference. Oregon State University Press. Corvallis, Oregon. pp.229-243.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre première hypothèse stipulait que la régénération du peuplier faux-tremble devait diminuer avec l'augmentation de l'âge successional. Cette hypothèse fut infirmée puisque les résultats démontrent que le potentiel de régénération ne varie pas au cours de la succession forestière. Celui-ci demeure élevé dans les sites très âgés et de faible densité en peupliers faux-trembles, contrairement à ce qu'avançaient Maini et Horton (1966) qui mentionnaient que le drageonnement était relié au nombre de trembles présents au départ et aux conditions du milieu.

La régénération est estimée entre 21 875 et 37 541 drageons par hectare après 2 ans et cette densité serait plus que suffisante pour assurer la recolonisation des sites en peupliers faux-trembles selon Bartos *et al.* (1983). Ceci démontre que le système racinaire de cette espèce pionnière se maintient dans le milieu et demeure étendu malgré la transition de la forêt feuillue vers une forêt coniférienne.

D'autre part lorsque l'humus est retiré nous assistons à une augmentation significative de la production de drageons pour les sites les plus jeunes. Cette augmentation, en réponse au traitement, confirme en partie notre deuxième hypothèse qui stipulait que l'humus faisait obstacle à une forte régénération. La chaleur plus intense qui atteint les racines mises à nues et les blessures occasionnées par la scarification stimulent

davantage le système racinaire et permettent l'émergence d'un plus grand nombre de tiges. Cette capacité semble s'altérer avec l'âge puisque les sites de fin de succession ne présentent pas une augmentation significative de la régénération suite au traitement de scarification.

La croissance des drageons en longueur et en diamètre est semblable pour chacun des sites successionels. L'âge successional et les conditions de chacun des sites n'ont pas eu d'impact sur la croissance et le développement des drageons. Après 2 ans, la hauteur des plus longs drageons dépasse 2 mètres. La mortalité après deux ans de croissance n'est pas significativement différente entre les sites ou entre les traitements et se situe autour de 50 %.

La scarification légère, après une coupe à blanc, provoquerait une augmentation de la production de drageons de peupliers faux-trembles dans des peuplements purs de trembles ou de jeunes peuplements mixtes. Par contre la machinerie utilisée lors de la coupe forestière pourrait avoir d'autres impacts que notre étude ne permet pas d'évaluer.

Nos résultats semblent démontrer que la modification des intervalles de feux n'empêcherait pas le tremble de dominer la régénération après les

feux de forêts. Notre plus vieux site était âgé de 232 ans et le cycle de feux étant de 100 ans pour la région (Bergeron 1991) la chance d'avoir des intervalles de plus de 232 ans entre deux feux est très faible. Le tremble ne pourrait alors être délogé que par un feu dont l'intensité serait telle qu'il détruirait le système racinaire. Si cette situation survenait il resterait toujours la possibilité d'un établissement du tremble par les graines et le cycle de dominance du tremble comme espèce pionnière pourrait de nouveau recommencer.

Références

- Ahlgren, I.F. et C.E. Ahlgreen, 1961, Ecological effects of forest fires, *Bot. Rev.*, 26:483-533.
- Anonyme, 1982, Canadian climate normals. Environment Canada, Service de l'environnement atmosphérique, Downsview, Ontario, Canada.
- Barnes, B. V., 1966, The clonal habit of american aspens, *Ecology*, 47(3):439-446.
- Bartos, D. L. et W.F. Mueggler, 1981, Early succession in aspen communities following fire in western Wyoming, *J. Range Manage.*, 34:315-318.
- Bartos, D. L. et W.F. Mueggler, 1982, Early succession following clearcutting of aspen communities in Northern Utah, *Journal of Range Management*, 35(6):764-768.
- Bartos, D. L., W.F. Mueggler et R.B. Campbell, Jr., 1991, Regeneration of aspen by suckering on burned sites in Western Wyoming, *Res. Pap. INT-448*, Ogden UT: U.S., Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, 10 p.
- Bartos, D. L., F.R. Ward et G.S. Innis, 1983, Aspen succession in the Intermountain West: a deterministic model, *Gen. Tech. Rep. INT-153*, Ogden UT: U.S., Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, 60p.
- Bergeron, Y., 1991, The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes, *Ecology*, 72(6):1980-1992.
- Bergeron, Y. et Dansereau, R.-P., 1993, Predicting the composition of Canadian southern boreal forest at different fire cycles, *JVS*, in press.
- Bergeron, Y. et M. Dubuc, 1989, Succession in the southern part of the Canadian boreal forest, *Vegetatio*, 79:51-63.

- Brown, J.K. et N.V. DeByle, 1987, Fire damage, mortality, and suckering in aspen, *Can. J. For. Res.*, 17:1100-1109.
- Dansereau, P.-R. et Y. Bergeron, 1993, Fire history in the southern boreal forest of northwestern Québec, *Can. J. For. Res.*, 23:25-32.
- Church, T.W., 1960, Factors affecting the development and survival of sugar maple sprouts, *Proc. Soc. Am. Forest*, Washington, p.32-35.
- De Grandpré, L., D. Gagnon et Y. Bergeron, 1993, Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire, *JVS*, in press.
- Ellstrand, N.C., et M.L. Rouse, 1987, Patterns of genotypic diversity in clonal plant species, *Am. J.Bot.*, 74:123-131.
- Farmer, Jr., R.E., 1963, Effect of light intensity on growth of *Populus tremuloides* cuttings under two temperature regimes, *Ecology*, 44(2):409-411.
- Fenner, M., 1985, *Seed ecology*, Chapman and Hall ed. London, 151p.
- Fowells, H.A., 1965, *Silvics of forest trees of the United States*, USDA, Agric. Handb., No. 271, pp.523-534.
- Harper, J.L., 1977, *Population biology of plants*, Academic Press inc., New York, New York, 892 p.
- Harvey, B. D. et Y. Bergeron, 1989, Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Québec, *Can. J. For. Res.*, 19:1458-1469.
- Heinselman, M.L., 1981, Fire and succession in the conifer forests of northern North America, *in: Forest succession: concepts and application*, D.C. West, H.H. Shuggart et D.B. Botkin (eds), Springer-Verlag, New-York, pp. 374-406.

- Hinds, T.E. et W.D. Shepperd, 1987, Aspen sucker damage and defect in Colorado clearcut areas, U.S.D.A. Forest Service, Research Paper RM-278, pp. 1-12.
- Hosie, R.C., 1979, Arbres indigènes du Canada, Fitzhenry and Whiteside, Don Mills, Ontario, 380 p.
- Hungerford, R.D., 1988, Soil temperatures and suckering in burned and unburned aspen stands in Idaho, U.S. Forest Service, Ogden, UT, PB88-19 6506:1-7.
- Kemperman, J.A., 1976, Scarification: A key to aspen management?, Ont. Min. Natur. Resourc., North. For. Res. Unit, Paper presented at Thunder Bay Dist. Meeting, Dec., 3p.
- Kemperman, J.A., 1978, Sucker-root relationships in aspen, Forest research note, Ontario, Ministry of Natural Resources, (12):1-4.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer et S.G. Pallardy, 1991, Physiological ecology of woody plants, Academic Press, CA, 856 p.
- Maini, J.S. et K.W. Horton, 1966a, Reproductive response of *Populus* and associated *Pteridium* to cutting, burning and scarification, Canada Department of forestry and rural development, Forestry Branch, Departmental publication, No. 1155 :1-20.
- Maini, J.S. et K.W. Horton, 1966b, Vegetative propagation of *Populus* spp. I. Influence of temperature on formation and initial growth of aspen suckers, Can. J. Bot., 44:1183-1189.
- Marks, P.L., 1974, The role of pin cherry (*P. pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystem, Ecol. Monogr., 44:73-88.
- Mitton, J.B. et M.C. Grant, 1980, Observations on the ecology and evolution of Quaking aspen, *Populus tremuloides*, in the Colorado front range, Amer. J. Bot., 67(2):202-209.

- Morley, P.M., 1986, Management and use of aspen poplar in North America, *The Forestry Chronicle*, (April):104-107.
- Navratil, S., 1991, Regeneration challenges, *in*: S. Navratil et P.B. Chapman (eds), *Aspen management for the 21st century. Proceedings of a symposium held in November 20-21, 1990, Edmonton, Alberta, For. Can., Northwest Reg., North. For. Cent. and Poplar Council. Can., Edmonton, Alberta*, pp. 15-27.
- Oechel, W.C. et W.T. Lawrence, 1985, Taiga, *in*: *Physiological ecology of North American plant communities*, B.F. Chabot et H.A. Mooney eds, New York, London, pp.66-94.
- Perala, D.A. 1990. *Populus tremuloides* Michx. *in* *Silvics of North America*, vol. 2. Hardwoods. USDA Forest Service. Agric. Handb. No. 654 pp. 555-569.
- Perala, D.A., 1984, How endemic injuries affect early growth of aspen suckers, *Can. J. For. Res.*, 14:755-762.
- Rowe, J.S., 1972, *Forest regions of Canada*, Environment Canada, Ottawa, Canada.
- Rowe, J.S., 1983, Concepts of fire effects on plant individual and species, *in*: R.W. Wein, et D.A. Maclean (eds), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*, *Scope*, 18:135-154.
- Rowe, J.S. et G.W. Scotter, 1973, Fire in the boreal forest. *Quat. Res.*, 3:444-464.
- Schier, G.A., 1973, Origin and development of aspen root suckers, *Can. J. For. Res.*, 3: 45-53.
- Schier, G.A., 1982, Sucker regeneration in some deteriorating Utah aspen stands: development of independent root systems, *Can. J. For. Res.*, 12:1032-1035.

- Schier, G.A. et R.B. Campbell, 1978, Aspen sucker regeneration following burning and clearcutting on two sites in the Rocky Mountains, *For. Sci.*, 24:303-308.
- Schier, G.A., J.R. Jones et R.P. Winokur, 1985, Vegetative regeneration. *in*: Aspen: Ecology and management in the Western United States, p.29-33.
- Smith, D.M., 1986, The practice of silviculture, 8th edition, John Wiley and sons, New-York, 527 p.
- Stenecker, G.A., 1974, Factors affecting the suckering of trembling aspen, *The Forestry Chronicle*, (February): 32-34.
- Strain, B.R. et P.L. Johnson, 1963, Corticular photosynthesis and growth in *Populus tremuloides*, *Ecology*, 44(3):581-584.
- Tappeiner, J.C., 1982, Aspen root systems and suckering in red pine stands, *The American Midland Naturalist*, 107(2):408-410.
- Van Wagner, C.E., 1983, Fire behaviour in northern conifer forest and shrublands, *in* R.W. Wein et D.A. MacLean (eds), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*, *Scope*, 18:65-80, Wiley, New York.
- Vincent, J.S. et L. Hardy, 1977, L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois, *Géographie Physique et Quatenaire*, 31:357-372.
- Weber, M. G., 1990, Response of immature aspen ecosystems to cutting and burning in relation to vernal leaf-flush, *For. Ecol., Manage.*, 31:15-33.
- Weber, M. G., 1991, Aspen management option using fire or cutting, Petawawa National Forestry Institute, Forestry Canada, Information Report PI-X-100.
- Zahner, R. et A. Crawford, 1965, The clonal concept in Aspen site relations, *in*: Forest-soil relationships in North America, C.T. Younger ed., Oregon State Univ. Press., Corvallis, Or, 532 p.

Annexe 1

Durant la première année de l'étude nous avons tenté d'évaluer la quantité de biomasse produite par les parcelles. Nous avons récolté un échantillon de 100 drageons, à l'extérieur des parcelles, afin d'établir une relation entre la longueur des rejets et leur biomasse sèche. Une analyse de régression nous a permis l'équation suivante:

$$\text{Log}_{10} B = 2,3584\text{Log}_{10} L - 3.7811 \quad r^2=0,92 \quad p<0,0001$$

où "B" représente la biomasse sèche des drageons et "L" représente la longueur des drageons exprimée en centimètre. Un facteur de correction doit être multiplié à la biomasse, obtenue par cette équation, à cause de la transformation logarithmique.

Le tableau suivant présente la biomasse moyenne, avec l'écart-type, par traitement et par stade successional. Les lettres différentes, pour un même stade, indique une différence significative entre le control et la scarification. Nous n'avons trouvé aucune relation entre la biomasse et le gradient successional.

Site age	Control			Scarified		
	biomass (g)			biomass (g)		
46	151.53	(161.58)	A	535.45	(146.56)	B
74	136.27	(104.31)	A	335.32	(103.53)	B
120	73.13	(35.75)	A	262.46	(66.81)	B
143	333.57	(253.54)	A	352.04	(88.38)	A
167	254.79	(133.40)	A	208.38	(238.35)	A
230	180.96	(180.81)	A	192.36	(182.55)	A