

L'abondance du hêtre à grandes feuilles dans les érablières: le rôle combiné de l'historique des perturbations et de la qualité des sols

Rapport présenté par :

Daniel Bouffard, M.Sc.
Philippe Nolet, M. Sc.
Frédéric Doyon, Ph. D.



Institut Québécois d'Aménagement de la Forêt Feuillue

à



et au

Ministère des Ressources naturelles de la Faune et des Parcs
Direction régionale de l'Outaouais

Juillet 2005

L'abondance du hêtre à grandes feuilles dans les érablières: le rôle combiné de l'historique des perturbations et de la qualité des sols

Par Daniel Bouffard¹, Philippe Nolet², et Frédéric Doyon³

Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue

58 Principale

Ripon, QC

J0V 1V0 Canada

¹ 819-983-6589, fax: 819-983-6588

email: dbouffard@iqaff.qc.ca

² email: pnolet@iqaff.qc.ca

³ email: fdoyon@iqaff.qc.ca

Résumé

La composition forestière des paysages de la forêt de feuillus tolérants du nord-est de l'Amérique du Nord a subi de profondes transformations au cours des deux derniers siècles. Plus récemment, un certain nombre de praticiens et de chercheurs ont signalé la présence accrue de gaules de hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) dans les peuplements de feuillus tolérants du sud du Québec. Dans cette étude, nous avons examiné l'abondance du gaulis de hêtre dans 72 peuplements de structure et d'âge différents composés majoritairement d'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) en fonction d'un spectre de perturbations beaucoup plus grand qu'ordinairement étudié et cela, en combinaison avec le statut nutritif des sols. La probabilité d'observer une forte abondance du hêtre au stade gaulis est davantage associée aux peuplements affectés par des perturbations dites partielles. L'installation du hêtre semble défavorisée sur un horizon de temps relativement long dans les peuplements issus de coupes totales ou de feux, alors que son abondance est négativement liée à des conditions de sites propices, autres que la chimie du sol, à l'obtention de bonnes croissances chez les tiges d'érable mature. Le nombre de gaules de hêtre dans les peuplements inéquennes soumis à un régime de coupes partielle est influencé à la fois par le ratio C/N et la surface terrière en tiges marchandes de la canopée. L'importance du gaulis de hêtre en terme de proportion par rapport à l'érable est également fonction du ratio C/N auquel s'ajoute la surface terrière en hêtre de la canopée. Nos résultats combinés aux connaissances scientifiques actuelles nous permettent d'élaborer pour les érablières situées au nord de leur aire de distribution une hypothèse successionnelle qui sous-tend que la combinaison des perturbations intenses et partielles favoriserait la coexistence de l'érable et du hêtre. Finalement, nous discutons des implications pour l'aménagement.

Introduction

La composition forestière des paysages de la forêt de feuillus nordiques a subi de profondes transformations au cours des deux siècles derniers (Whitney 1987; Bouchard et al. 1989; Foster 1992; Simard et Bouchard 1996; Foster et al. 1998; Nolet et al. 2001). Parmi les changements détectés, plusieurs études basées sur des documents historiques montrent une augmentation de la présence de l'érable à sucre (Siccama 1971; Whitney 1987; Bouchard et al. 1989; Brisson et al. 1994; Abrams et Ruffner 1995; Jackson et al. 2000; Dyer 2001; Nolet et al. 2001; Bouffard et al. 2003). Bien que déjà observé par Bouliane en 1962, un autre changement au niveau de la composition forestière semble actuellement prendre place dans la forêt feuillue du Québec. En effet, plusieurs praticiens ont remarqué une abondance plus grande de la régénération du hêtre à grandes feuilles dans les peuplements de feuillus tolérants depuis une vingtaine d'années. À partir d'une approche par vecteurs de succession, Doyon et al. (2003) sont arrivés à la conclusion que l'abondance du hêtre serait à la hausse sur plus de 600 000 ha dans la seule région de l'Outaouais. Les travaux récents de Duchesne et al. (2005) font état que le gaulis de hêtre ($d_{hp} < 9,1$ cm) aurait plus que doublé en 10 ans dans certains peuplements de feuillus tolérants du Québec, alors que la fréquence des tiges d'érable à sucre de moins de 20 cm diminuait de près de 20 % durant la même période. Cette augmentation du hêtre aux dépens de l'érable inquiète car la valeur économique de cette essence est considérée, pour le moment du moins, comme étant beaucoup moins intéressante.

Il existe plusieurs facteurs qui peuvent favoriser le hêtre aux dépens de l'érable. En situation de très faible luminosité, c'est-à-dire en l'absence d'ouvertures (Forcier 1975; Woods 1979) ou encore en présence de très petites trouées (Poulson et Platt 1996), la forte tolérance du hêtre à l'ombre lui procure un net avantage. Par ailleurs, le hêtre semble également mieux adapté que

l'érable à des conditions de sols moins riches (Kobe et al. 2002) ou encore plus acides (Bouliane 1969). Ainsi, une faible teneur en calcium ou encore une forte concentration en aluminium des sols n'influence pas la mortalité et la croissance en diamètre des gaules de hêtre (Kobe et al. 2002). À l'opposé, la mortalité chez l'érable augmente de façon significative avec la diminution dans le sol de la concentration en cations de calcium (Kobe et al. 1995; Kobe 1996; Kobe et al. 2002). La forte capacité du hêtre à drageonner (Ward 1961; Forcier 1973; Bormann et Likens 1979; Held 1980) représente une autre stratégie intéressante qui permet à la fois à cet espèce de s'établir sous couvert fermé et de mieux compétitionner contre des essences à croissance plus rapide advenant la venue d'une perturbation, les gaules issues de drageons présentant une meilleure croissance que celles issues de graines (Gardner et Mangel 1999). Une fois installée, l'architecture particulière des gaules de hêtre de par leur grand étalement (Beaudet et Messier 1998), combinée à une profondeur de cime plus élevée que celle observée chez l'érable (Canham et al. 1994; Beaudet et al. 1999), permettent à cette essence de contrôler la compétition environnante en générant un ombrage très important (Horn 1971; Canham et al. 1994).

Ces mécanismes sont tous directement affectés par les perturbations; c'est pourquoi nombre d'études ont cherché à comprendre le succès du hêtre et/ou de l'érable à sucre en fonction de la dimension des trouées (Runkle 1989) ou de perturbations d'envergure limitée (Batista et al. 1998; Krasny et DiGregorio 2001; Arie et Lechowicz 2002). Poulson et Platt (1996) ont proposé un modèle simple de remplacement du hêtre et de l'érable en fonctions des perturbations. Ce modèle, comme la plupart des études sur le sujet, est basé sur la dynamique successionnelle après micro-perturbations. Cela s'explique probablement par le fait que les écosystèmes de feuillus tolérants sont reconnus pour être touchés prioritairement par ce type de perturbation (Forcier 1975; Canham 1989; Runkle 1990; Kupfer et Runkle 1996; Poulson et Platt 1996). À partir d'une base de donnée spatiale et historique, Nolet et al. (2001) ont toutefois démontré qu'une quantité

importante de peuplements de feuillus tolérants en Outaouais proviennent de perturbations majeures tels le feu et la coupe totale. Dans le cadre de cette étude, nous avons étudié l'abondance du hêtre au niveau du gaulis de peuplements de feuillus tolérants en fonction d'un spectre de perturbations beaucoup plus grand qu'ordinairement étudié, et cela, en combinaison avec le statut nutritif des sols.

Matériel et méthodes

Territoires d'étude

a) Dispositif principal

Le principal secteur d'étude, localisé dans la réserve faunique Papineau-Labelle à 94 km au nord-ouest de Hull (Québec, Canada) et à 34 km au sud de Mont Laurier (46°28'N, 75°35'W), englobe une portion importante de l'unité de paysage du Lac du Poisson Blanc définie par Robitaille et Saucier (1998). Cette unité de paysage, comprise dans une sous-région méridionale du domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune (Saucier et al. 1998), est caractérisée principalement par des tills minces qui recouvrent près de la moitié de la superficie totale, et sur lesquels des sols bruniques dystriques sableux se sont généralement développés (Agriculture Canada 1990). Le relief, accidenté, est caractérisé par une multitude de petits sommets dépassant rarement les 450 m, avec une altitude moyenne avoisinant les 300 m. La température et les précipitations moyennes annuelles sont respectivement de 2,5 à 5,0 °C et de 1000 mm (25% sous forme de neige), alors que la longueur de la saison de croissance oscille entre 150 et 175 jours (Robitaille et Saucier 1998). La végétation potentielle des sites mésiques de milieu de pente est l'érablière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) ou l'érablière à tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.). L'érablière à ostryer de Virginie (*Ostrya virginiana* (Mill.) K. Kock) et l'érablière à tilleul et

hêtre apprécie respectivement les hauts de pente bien drainés et les sommets, alors que la bétulaie jaune à sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) se retrouve sur les bas de pente. Certaines caractéristiques des peuplements étudiés sont présentées au tableau 1 selon leur historique de perturbations. Bien que les données sur la surface terrière en hêtre présente dans la canopée soit passablement similaires entre les différents régimes de perturbations, elles s'avèrent en réalité plus faibles chez les peuplements fortement perturbés. Cette situation est attribuable au fait que nous nous sommes assurés dans la mesure du possible, même si les hêtres matures étaient généralement peu nombreux dans certains des peuplements visités, d'avoir au moins un semencier présent en périphérie ou encore à l'intérieur de la parcelle inventoriée. Cette procédure avait pour but d'éviter qu'un faible nombre de gaules de hêtre soit implicitement associé à l'absence de semenciers plutôt qu'à l'historique du régime de perturbations.

b) Dispositif secondaire

Le dispositif expérimental secondaire est, quant à lui, situé dans la forêt expérimentale de Gatineau à 65 km au nord d'Ottawa (45°55'N, 76°05'W). D'une superficie de 36 km², ce secteur fortement forestier est bien décrit par Doyon et al. (2005). D'après Robitaille et Saucier (1998), les conditions climatiques se distinguent de celles observées au niveau du dispositif expérimental principal uniquement par la longueur de la saison de croissance (180 jours). De plus, l'amplitude altitudinale moyenne y est également plus modeste, alors que l'élévation du boulier précambrien oscille entre 200 et 350 m. On retrouve sur les dépôts acides de tills glaciaires des sols bruniques dystriques loameux (Agriculture Canada 1990) majoritairement colonisés par des peuplements de feuillus tolérants composés d'érable à sucre, de hêtre, de bouleau jaune, de tilleul, de frêne blanc (*Fraxinus americana* L.) et de pruche de l'est (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.).

Échantillonnage

a) Dispositif principal

À partir des travaux de Nolet et al. (2001) sur la reconstitution historique du dynamisme du paysage forestier du bassin de La Lièvre au cours du 20^{ième} siècle, 48 peuplements composés majoritairement d'érable et de hêtre ont été sélectionnés en fonction de quatre types de régime de perturbations: a) coupe totale (Ct); b) feu (Fe); c) coupe partielle unique (1Cp); et d) au moins deux coupes partielles (2Cp). Une validation croisée de la nature du régime de perturbations attribuée à chaque peuplement a été effectuée à l'aide de cartes éco-forestières et de rapports de coupes provenant d'anciens plans d'aménagement, d'analyses dendrochronologiques (datation et identification des périodes de détente) et/ou encore par repérage de charbons de bois et de souches.

Un inventaire au prisme de facteur 2 a été réalisé dans trois parcelles au niveau de chaque peuplement pour obtenir la surface terrière totale (STPeu), ainsi que la surface terrière en hêtre dans la canopée (STHegCan). Les tiges marchandes (> 9,1 cm au dhp - 1,3 m) ont été comptabilisées par classes de diamètre de 10 cm et par essences. Dans le but d'évaluer la qualité intégrée du site (Crois), une carotte a été extraite au dhp chez une tige d'érable de belle venue dans chacune des parcelles pour en évaluer la croissance. Les arbres sélectionnés étaient dominants ou co-dominants et devaient avoir préférentiellement un dhp compris entre 30 et 40 cm. Afin de caractériser le statut nutritif du sol, deux échantillons ont été prélevés à l'intérieur de chaque parcelle au niveau de l'horizon B. Les six échantillons d'un même peuplement ont par la suite été mis en commun avant d'effectuer les analyses chimiques.

À l'intérieur de chacune des parcelles, cinq micro-parcelles circulaires de 1,8 m de rayon (10 m²) ont été mises en place afin de faire le suivi de la strate de gaulis. L'inventaire des gaules a été

réalisé en considérant quatre classes de dhp (1-3, 3-5, 5-7, et 7-9 cm) et les essences suivantes: érable à sucre, hêtre à grandes feuilles et autres espèces.

Dispositif secondaire

La visite préliminaire des sites du dispositif principal nous ayant indiqué que l'abondance du hêtre dans les coupes totales et les feux était très faible, nous nous sommes demandés si ce constat était imputable à l'absence de hêtre avant la perturbation autant au niveau du gaulis que dans la canopée. Cette information pré-perturbation étant inexistante, et afin de nous assurer qu'il était plausible que l'érable ait délogé le hêtre suite à une perturbation intense, nous avons besoin d'un dispositif comparant des sites à la fois récents et intensément perturbés à des sites non perturbés et ayant une certaine abondance en hêtre. Nous avons donc mesuré la régénération suivant la même méthodologie que pour le dispositif principal dans 12 bandes (30 à 90 mètres de largeur) récoltées entre 1983 et 1985 et 12 interbandes pairées contenant une quantité notable de hêtre au stade gaulis. Des échantillons de sols ont été récoltés de la même façon que dans le dispositif principal.

Analyses chimiques

Dans un premier temps, les échantillons de sol ont été séchés et tamisés avec un treillis de 2 mm. Le carbone a été dosé par combustion à l'aide d'un analyseur de carbone Leco (modèle CR-412), alors que le niveau de matière organique était évalué par la méthode dite de perte au feu. La teneur en azote du sol a été déterminée par digestion Kjeldahl (Kjeltec Tecator 1030) suivi d'un dosage par spectrophotométrie à flux continu (Lachat, Quikchem 8000). Les cations échangeables K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe et S ont été extraits à partir d'une solution non tamponnée de NH₄Cl (1N, 12 heures) et mesurés par spectrométrie d'émission atomique au plasma. Quant à

la capacité d'échange cationique (CEC), elle correspond à la sommation des cations échangeables précédemment cités. Enfin, le pH provient de l'évaluation à l'aide d'une sonde de la concentration en ions hydrogène.

Analyses des cernes de croissance

Les carottes prélevées sur les tiges d'érable ont d'abord été séchées à l'air libre, puis collées à des languettes de bois avant d'être sablées, en trois étapes, avec du papier abrasif aux dimensions suivantes: 150 grains/po², 400 grains/po² et 600 grains/po². L'évaluation de la largeur des cernes des dix dernières années de croissance a été effectuée à l'aide d'un stéréomicroscope Leica MZ125 (40 x) couplé à une table de numérisation électronique Velmex d'une précision de 10 microns. Un facteur de correction de l'ordre de + 4,8% (Haygreen et al. 1982) a été ajouté aux valeurs obtenues afin de corriger le rétrécissement des carottes lors du séchage. Les valeurs de croissance radiale ont par la suite été multipliées par deux pour obtenir une croissance diamétrale.

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont toutes été réalisées à l'aide du logiciel NCSS 2001 (Hintze 2002). Dans un premier temps, un test de Chi carré a été utilisé pour vérifier si un groupe de perturbations avait une plus forte probabilité qu'un autre groupe de présenter des abondances élevées de hêtre au stade gaulis (> 1500 gaules/ha). L'analyse du Chi carré nous est apparue plus appropriée qu'une ANOVA pour faire ressortir des différences biologiquement significatives étant donné que la variance observée dans la régénération en hêtre était très différente selon les types de perturbations. Les coefficients de corrélation de rang de Spearman ont été utilisés pour déterminer, par types de régimes de perturbations, le degré de liaison existant entre l'abondance du hêtre au stade gaulis (en nombre et en proportion par rapport à l'érable) et les variables

dépendantes suivantes: *i*) le statut nutritif du sol (C/N, K, Ca, Mg, Al, CEC et le pH); *ii*) la qualité intégrée du site (croissance des érables, Crois); *iii*) la surface terrière en hêtre dans la canopée (STHegCan); et *iv*) la surface terrière du peuplement (STPeu). La corrélation de Spearman a été préférée à la corrélation de Pearson en raison de l'impossibilité de normaliser les données pour certaines variables. Les procédures "Toutes les régressions" et "Régressions linéaires multiples avec sélection pas à pas" du logiciel NCSS ont été utilisées pour élaborer des modèles de prédiction de l'abondance du hêtre au stade gaulis selon les types de régime de perturbations. La première procédure identifie le meilleur modèle avec une variable, puis 2 variables et ainsi de suite. La seconde procédure vise à s'assurer que toutes les variables entrées dans le modèle ont un apport statistiquement significatif. Un test *t* pairé a été employé pour comparer, en terme de proportion, le niveau d'abondance du hêtre au stade gaulis entre les bandes et les interbandes.

Résultats

Un examen exploratoire des données d'abondance du hêtre au stade gaulis révèle la présence d'une certaine variabilité entre les différents régimes de perturbations, mais également à l'intérieur même de chacun de ces régimes (Figure 1a). En fait, on constate que la variabilité au niveau de l'abondance du hêtre est plus importante chez les peuplements perturbés partiellement comparativement à ceux issus de perturbations sévères. De plus, le nombre de peuplements avec une forte abondance de hêtre (plus de 1 500 gaules/ha) est beaucoup plus important sur sites partiellement perturbés (Figure 1b; Chi carré avec $p = 0.022$). Ces observations nous amènent à conclure que nous avons affaire à deux grands systèmes passablement différents en terme de dynamique des gaules. À l'exception du potassium dans les peuplements issus d'une coupe totale,

l'examen du statut nutritif de l'horizon B en fonction de l'historique du régime de perturbations ne révèle aucune différence notable chez la plupart des paramètres examinés (Figure 2). À la lumière de ces premiers résultats, nous avons donc décidé de regrouper les données et d'effectuer les analyses statistiques subséquentes en fonction uniquement de deux régimes d'intensité de perturbations dont un qualifié de sévère (Ct-Fe) et l'autre de partiel (1Cp-2Cp).

Les analyses de corrélation de rang de Spearman montrent que l'abondance du hêtre au stade gaulis, exprimée aussi bien en terme de nombre que de proportion par rapport à l'érable, est influencée par des variables différentes selon l'historique du régime de perturbations (Tableau 2). De 50 à 80 ans après une perturbation sévère, l'importance de la strate de gaulis de hêtre est négativement influencée par la qualité intégrée du site, mais pas du tout par l'importance du hêtre dans la canopée, la surface terrière du peuplement et le statut nutritif du sol. Dans les peuplements soumis uniquement à des coupes partielles au cours du siècle dernier, le scénario est fort différent puisque l'abondance du hêtre au stade gaulis est influencée soit positivement (ratio C/N) ou négativement (Ca, Mg et la CEC) par certains éléments de la chimie du sol (statut nutritif), ou encore négativement par l'ouverture du couvert (STPeu), et enfin positivement par l'importance du hêtre dans la canopée. Par ailleurs, on remarque au tableau 2 que les relations entre certains cations et l'importance du hêtre au stade gaulis sont plus fortes lorsque le niveau d'abondance est exprimé en terme de nombre plutôt qu'en proportion.

Les résultats des analyses de régressions linéaires multiples prédisant l'abondance du hêtre au stade gaulis, autant en nombre qu'en proportion par rapport à l'érable, sont présentés au tableau 3. Les modèles linéaires prédictifs construits pour les peuplements issus de perturbations sévères sont constitués d'une seule et même variable représentant la qualité intégrée du site. Ainsi, 25% (nombre) et 47% (proportion) de la variabilité observée au niveau de l'abondance du hêtre au stade gaulis est expliquée par ce paramètre. En ce qui a trait aux perturbations partielles,

le ratio C/N entre dans la composition des deux modèles. Le modèle pour expliquer le nombre de hêtre est complété par le niveau d'ouverture du peuplement ($R^2 = 0.48$), alors que celui qui prédit la proportion de hêtre est complété par l'abondance du hêtre dans la canopée ($R^2 = 0.53$).

Les résultats du dispositif expérimental secondaire installé dans des peuplements coupés par bandes voilà 20 ans démontrent que les coupes totales, contrairement aux perturbations partielles, semblent favoriser l'érable à sucre au détriment du hêtre (Tableau 4). Il est donc probable que la faible abondance du hêtre dans la canopée dans les peuplements issus de perturbation sévères s'explique par le succès de l'érable à sucre suite à ce type de perturbation et non par l'absence de hêtre avant perturbation.

Discussion

Les mécanismes de coexistence érable-hêtre ont la plupart du temps été examinés dans le cadre de travaux portant sur la dynamique des trouées dans des peuplements inéquiennes de feuillus tolérants (Forcier 1975; Canham 1989; Runkle 1990; Brisson *et al.* 1994; Kupfer et Runkle 1996; Poulson et Platt 1996; Beaudet *et al.* 1999; Loehle 2000; Arie et Lechowicz 2002). L'originalité de cette étude réside dans le fait qu'elle permet d'examiner la dynamique du hêtre au stade gaulis dans des érablières de structure et d'âge variées ayant des historiques différents de perturbations. À partir de nos travaux, deux constats importants permettent d'associer l'abondance des gaules de hêtre dans les peuplements de feuillus tolérants du sud-ouest du Québec à l'historique du régime de perturbations de ces mêmes peuplements. Ainsi, il a été constaté que la probabilité d'observer une forte abondance du hêtre au stade gaulis est davantage associée aux peuplements affectés par des perturbations dites partielles que sévères. Certains chercheurs ont observés des résultats comparables en présence de perturbations partielles d'origine naturelle (Houston 1975;

Batista *et al.* 1998; Krasny *et DiGregorio* 2001; Ariei *et Lechowicz* 2002; Rhoads *et al.* 2002; Duchesne *et al.* 2005). De 50 à 80 ans après perturbation sévère, la faible présence du hêtre en sous-étage ne correspond pas à ce qui est généralement observé en milieu fermé (Brisson *et al.* 1994; Leak *et Smith* 1996; Beaudet *et al.* 1999). Cette situation s'explique probablement par la différence d'âge entre nos peuplements équiennes inventoriés, plus ou moins jeunes, et les forêts inéquiennes plus âgées généralement étudiées. Une surface terrière élevée, combinée à un faible DHP moyen ainsi qu'à une présence peu abondante de tiges mortes (dressées ou encore renversées), indiquent que nos peuplements issus de perturbations sévères n'en sont qu'au tout début de la phase dite d'auto-éclaircie; c'est-à-dire de la mise en place du régime naturel de régénération par trouées caractéristique des forêts de feuillus tolérants du nord-est de l'Amérique du Nord (Runkle 1985). La faible disponibilité de la lumière sous la canopée de ces peuplements peut expliquer à elle seule la présence peu abondante du hêtre au stade gaulis, et ce, même si cette essence est considérée comme étant très tolérante à l'ombre (Baker 1949). Bien que plus nombreuses qu'ailleurs dans les peuplements, le nombre peu élevé de gaules sous les semenciers met en relief le rôle limitant de la lumière 50 à 80 ans après perturbations sévères. En fait, l'intensité lumineuse sous la canopée est comparable ou inférieure mais surtout plus homogène que ce qui est normalement observé en forêt feuillue mature inéquienne (Poulson *et Platt* 1989; Runkle 1989).

Le second constat de nos travaux met en relief l'aspect temporel puisqu'on note que les perturbations sévères semblent également défavoriser le hêtre sur un horizon de temps relativement long. De fait, immédiatement après perturbation anthropique sévère, comme le démontre la comparaison des bandes aux interbandes, le hêtre est rapidement dominé par l'érable. Cette dominance se maintient pour une certaine période de temps comme le démontre la forte abondance de l'érable dans la canopée des peuplements fortement perturbés voilà 50 à 80 ans.

Finalement, tel que précédemment exposé, même le stade gaulis sous cette canopée est caractérisé par une moins grande abondance en hêtre comparativement aux peuplements ayant été affectés par des perturbations partielles. Le succès de l'érable par rapport au hêtre, immédiatement après perturbation sévère, s'explique probablement par le bon potentiel de croissance en hauteur de cette essence dans une situation de bonne luminosité (Bellefleur et Larocque 1983; Canham 1985, 1990; Kupfer et Runkle 1996; Poulson et Platt 1996; McClure et al. 2000).

Un autre constat de notre étude met en évidence le fait que les facteurs qui régissent l'abondance de la régénération en hêtre au niveau de la strate arbustive varient en fonction de l'historique du régime de perturbations des peuplements. En présence de peuplements denses issus de perturbations sévères plus ou moins récentes, l'abondance du gaulis de hêtre semble défavorisée par des conditions de sites propices à l'obtention de bonnes croissances chez les tiges d'érable mature (épaisseur des dépôts, humidité du sol, exposition, etc.), à l'exception de la chimie du sol. L'absence de facteurs autres que la qualité intégrée de site pour expliquer l'abondance des gaules de hêtre dans ces peuplements est liée à la très faible disponibilité lumineuse sous couvert 50 à 80 ans après coupes totales ou feux. En fait, certains chercheurs considèrent que la lumière représente la ressource qui influence le plus la croissance en hauteur des gaules d'érable et de hêtre (Pacala et al. 1993; Bigelow et Canham 2002). Par ailleurs, Facelli (1994) souligne que l'influence de certaines ressources sur la croissance des plantes, tel que le statut nutritif du sol, ne peut s'exprimer sous des conditions lumineuses jugées trop limitantes. L'absence de relation entre l'abondance du hêtre au stade gaulis avec soit la surface terrière de la canopée, ou encore soit avec le nombre de semenciers présent dans celle-ci, va également dans ce sens.

Chez des peuplements inéquiennes de feuillus tolérants soumis à un régime de coupes partielles, le nombre de gaules de hêtre semble influencé à la fois par le statut nutritif du sol et la surface

terrière en tiges marchandes de la canopée. Cette relation entre la composition chimique du sol et la performance physiologique de certaines essences feuillues tolérantes à l'ombre et ce, en fonction de la disponibilité de la lumière, a été également rapportée par d'autres chercheurs (Kobe et al. 1995; Kobe 1996; Bigelow et Canham 2002; Duchesne et al. 2002; Kobe et al. 2002). Le fait que le développement du gaulis de hêtre soit favorisé par un ratio C/N élevé est associé à la plus grande sensibilité de l'érable à sucre à des niveaux de pH bas ou encore à une teneur réduite en calcium du sol (Bernier et al. 1989; Kobe et al. 1995; Moore et al. 2000; Arii et Lechowicz 2002; Bigelow et Canham 2002; Duchesne et al. 2002; Kobe et al. 2002). L'effet positif de l'augmentation du ratio C/N du sol sur le nombre de gaules de hêtre est toutefois tempéré par l'augmentation de la surface terrière. La surface terrière en hêtre de la canopée semble influencer de trois façons l'abondance du gaulis de hêtre en terme de proportion par rapport à l'érable. Il y a d'abord un effet direct lié à l'augmentation de la capacité reproductive du peuplement associée à une disponibilité accrue en semences et à un meilleur potentiel de production de drageons. Il existe également deux effets indirects potentiels dont le premier découle de la modification progressive de la composition de la litière. La représentativité accrue au niveau de la litière des feuilles de hêtre, caractérisé par un ratio C/N élevé et un pH bas (Bouliane 1962), ainsi que par un taux de décomposition très lent (Mellilo et al. 1982), est susceptible de modifier la composition chimique du sol, particulièrement sous les hêtres matures, suite à un déplacement des cations basiques des sites d'échanges et à la libération d'acides organiques (Dijkstra et al. 2001). Cet appauvrissement des sites a pour conséquence d'induire une mortalité plus élevée chez les gaules d'érable à sucre (Kobe et al. 1995; Kobe 1996) tout en favorisant, potentiellement, un drageonnement accru des hêtres composant la canopée suite au développement d'un système racinaire plus superficiel sur sol acide (Badibanga et al. 1992). Le second effet indirect de l'augmentation de la présence du hêtre dans la canopée sur l'abondance

relative de cette essence au stade gaulis est lié à l'assombrissement du sous-couvert, phénomène imputable à une profondeur de la cime marquée chez cette espèce (Canham *et al.* 1994; Beaudet *et al.* 2002). Avec l'augmentation de la représentativité du hêtre dans la canopée et dans la strate de gaulis, les conditions de luminosité deviennent alors de moins en moins favorables à l'établissement de l'érable comparativement (Poulson et Platt 1996; Beaudet *et al.* 1999; Hane 2003).

En considérant les résultats de cette étude et les connaissances scientifiques actuelles, il est possible d'élaborer une hypothèse successioneuse pour les érablières situées au nord de leur aire de distribution. Ainsi, immédiatement après perturbations sévères, l'érable devrait rapidement prendre le dessus sur le hêtre, et ce, en fonction de la qualité de site et de l'abondance du hêtre avant perturbation. Ce changement directionnel de la composition en faveur de l'érable au dépend du hêtre est associé à la meilleure performance physiologique de l'érable lorsque la lumière est plus accessible (Bellefleur et Larocque 1983; Canham 1985, 1990; Beaudet *et al.* 1999; McClure *et al.* 2000). L'érable devrait ainsi composer la majeure partie de la canopée du jeune peuplement équienne, alors que l'abondance du hêtre au stade gaulis sera aussi contrôlée par la qualité du site. À partir du moment où les érablières entrent en régime de perturbations partielles (naturelles et/ou anthropiques), l'ouverture du couvert favorisera alors l'accession de cette essence à la canopée. Plus le site est pauvre et le hêtre présent dans la canopée, plus l'ouverture partielle le favorisera au stade gaulis. Puisque le hêtre semble tirer profit des sols chimiquement plus pauvres et comme, à son tour, il semble exercer une certaine influence négative sur la fertilité du sol, le hêtre devrait prendre de plus en plus d'importance avec le temps à la fois au stade gaulis et dans la canopée. Ainsi, nous croyons qu'en absence de perturbations intenses la représentativité du hêtre au niveau de la canopée aura tendance à augmenter et ce, peu importe la qualité de site. En fait, la qualité de site ne fera qu'influencer la vitesse avec laquelle la

dominance passera de l'érable à sucre vers le hêtre. Cette hypothèse successionnelle est très semblable à celle proposée par Ariei et Lechowicz (2002), mais elle s'en distingue à deux égards. D'abord, nous croyons que suite à une perturbation majeure le hêtre, et surtout l'érable à sucre, prennent place dans le peuplement immédiatement après la perturbation. Ariei et Lechowicz suggèrent plutôt que ces espèces vont s'installer peu à peu à l'intérieur d'essences pionnières. D'autre part, Ariei et Lechowicz sont d'avis que l'établissement du hêtre (du stade semis/gaulis à la canopée) dans les sites favorables à l'érable est une question de chance. Nous croyons plutôt que c'est un phénomène irrémédiable sans l'avènement de perturbations majeures. C'est d'ailleurs ce qu'observe Brisson *et al.* (1994) dans une forêt ancienne située dans un milieu relativement riche. Enfin, nous ne pouvons confirmer que le modèle de coexistence allogénique de Poulson et Platt (1996) s'applique aux forêts étudiées, et ce, en fonction de la grandeur et de la fréquence des trouées, puisque nous ne nous sommes pas attardés dans le cadre de cette étude à la dynamique de remplacement des gaules. Par contre, le modèle de Poulson et Platt semble s'appliquer à une plus vaste étendue d'intensité de perturbation étant donnée que les perturbations sévères donne l'impression de favoriser l'érable à sucre, et les perturbations partielles le hêtre. Ainsi, la combinaison sous nos latitudes des perturbations intenses et partielles favoriserait la coexistence de l'érable et du hêtre.

Implication pour l'aménagement

Pour les gestionnaires du territoire, les résultats de cette étude peuvent être utiles à différents égards. À partir d'une information spatiale sur la qualité de site, la structure et l'historique des perturbations (coupes), il peut être relativement aisé de localiser les secteurs à plus haut risque d'envahissement par le hêtre en identifiant les sols moins riches et les peuplements inéquiennes

ayant subi des coupes partielles. Pour le sylviculteur, il est utile de savoir que les coupes sévères, comparativement aux coupes partielles, peuvent être considérées comme un outil efficace pour contrer l'augmentation du hêtre dans la strate de gaulis. Selon cette étude, nous ne pouvons cependant conclure que cet outil serait efficace dans toutes les situations. Par exemple, nous ne pouvons confirmer qu'une perturbation sévère dans un peuplement pauvre déjà fortement envahi défavoriserait le hêtre puisque nous ne connaissons pas le niveau d'abondance du hêtre des peuplements issus de perturbations intenses voilà 50 à 80 ans. Sur les sites riches, les coupes sévères semble constituer un bon outil pour freiner l'augmentation du hêtre au stade gaulis d'après la comparaison bandes-interbandes que nous avons effectuée. Des amendements sur sols pauvres pourraient également contribuer à freiner le phénomène d'envahissement puisque l'augmentation du gaulis de hêtre semble liée à la chimie du sol. Toutefois, d'autres recherches seront nécessaires pour identifier la pertinence de l'utilisation de la fertilisation à cette fin et de déterminer les bons dosages des amendements.

Remerciements

Les auteurs tiennent à souligner l'apport essentiel des personnes suivantes à la bonne conduite de ce projet: Régis Pouliot Denis F. Doyon, Benoît Lafleur et Mario Lajeunesse pour la collecte des données sur le terrain; Lise Brine pour les analyses dendrochronologiques; et l'équipe de Carol De Blois du Laboratoire de chimie organique et inorganique du MRNFP pour les analyses de laboratoire. Nous ne pouvons également passer sous silence les précieux conseils de Dominique Gravel du GREFi et de Louis Duschene de la DRF lors de l'élaboration du protocole de recherche, ainsi que Stephen Yamasaki pour les analyses statistiques. Cette étude a été financée

par le Programme de mise en valeur du milieu forestier (Volet 1) du ministère des Ressources naturelles, de la faune et des parcs en association avec Les Entreprises Lauzon Ltée.

Bibliographie

Abrams, M.D., et Ruffner, C.M. 1995. Physiographic analysis of witness-tree distribution (1765-1798) and present forest cover through north central Pennsylvania. *Can. J. For. Res.* 25 : 659-668.

Agriculture Canada. 1990. Pêdo-paysages du Canada: Sud-ouest du Québec. Unité de cartographie et des systèmes d'information, Centre de recherches sur les terres, Direction générale de la recherche.

Arii, K, et Lechowicz, M.J. 2002. The influence of overstory trees and abiotic factors on the sapling community in an old-growth *Fagus-Acer* forest. *Écoscience*, 9: 386-396.

Badibanga, B., Pagé, F., Sauvesty, A. et Anseau, C. 1992. Le système racinaire dans les érablières du Québec. II. Le développement racinaire en relation avec le microrelief et la roche-mère. *Can. J. For. Res.* 22 : 1568-1574.

Baker, F.S. 1949. A revised tolerance table. *J. For.* 47: 179-181.

Batista, W.B., Platt, W.J., et Macchiavelli, R.E. 1998. Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology*, 79: 38-53.

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

Beaudet, M., Messier, M. et Canham, C.D. 2002. Predictions of understory light conditions in northern hardwood forest following parametrization, sensitivity analysis, and tests of the SORTIE light model. *For. Ecol. Manage.* 165: 231-234.

- Beaudet, M., Messier, C., Paré, D., Brisson, J. et Bergeron, Y. 1999. Possible mechanisms of sugar maple regeneration failure and replacement by beech in th Boisé-des-Muir old-growth forest, Québec. *Écoscience*, 6: 264-271.
- Bellefleur, P. et Larocque, G. 1983. Comparaison de la croissance d'espèces ligneuses en milieu ouvert et sous couvert forestier. *Can. J. For. Res.* 13: 508-513.
- Bernier, B., Paré, D. et Brazeau, M. 1989. Natural stresses, nutrient imbalances and forest decline in southeastern Quebec. *Water, Air, Soil Poll.* 48: 239-250.
- Bigelow, S. et Canham, C.D. 2002. Community organization of tree species along soil gradients in a north-eastern USA forest. *J. Ecol.* 90: 188-200.
- Bormann, F.H., et Likens, G.E. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem.* Springer-Verlag, Hew York.
- Bouchard, A., Dyrda, S., Bergeron, Y., et Meilleur, A. 1989. The use of notary deeds to estimate the changes in the composition of 19th century forests, in Haut-Saint-Laurent, Quebec. *Can. J. For. Res.* 19 : 1146-1150.
- Bouffard, D., Doyon, F., et Forget, E. 2003. Historique et dynamisme écologique de la végétation forestière de la réserve faunique Rouge-Matawin de 1930 à nos jours. Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue, Ripon, Québec. 123 p.
- Bouliane, A. 1962. Étude de la transformation de l'érablière à sucre en hêtraie. Mémoire de maîtrise. Fac. for. et géod., Univ. Laval, Québec. 77 p.
- Bouliane, A. 1969. Étude de la transformation de l'érablière à sucre en hêtraie. Mémoire de maîtrise, Faculté de foresterie et de géodésie de l'Université Laval, Québec. 77 p.
- Brisson, J. Y. Bergeron, A. Bouchard et A. Leduc. 1994. Beech-maple dynamics in an old-growth forest in southern Quebec, Canada. *Écoscience* 1: 40-46.

- Canham, C.D. 1985. Suppression and release during canopy recruitment of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia*. B. Torrey Bot. Club, 112: 134-145.
- Canham, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. Ecology, 70: 548-550.
- Canham, C.D. 1990. Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus grandifolia*. B. Torrey Bot. Club, 117: 1-7.
- Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W., et Burbank, D.H. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests : interspecific variation in light transmission by canopy trees. Can. J. For. Res. 24 : 337-339.
- Dijkstra, F.A., Geibe, C., Holmström, S., Lunström, U.S. et van Breeman, N. 2001. The effect of organic acids on base cation leaching from the forest floor under six North American species. Eur. J. Soil Sci. 52: 205-214.
- Doyon, F., Gagnon, D., et Giroux, J-F. 2005. Effects of strip and single-tree selection cutting on birds and their habitat in a southwestern Quebec northern hardwood forest. For. Ecol. Manag. 209: 101-115.
- Doyon, F., Gravel, D., Nolet, P., Bouillon, D., Majeau, L., Messier, C., et Beaudet, M. 2003. L'envahissement par le hêtre dans les érablières de l'Outaouais: phénomène fantôme ou glissement de balancier? Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue, Ripon, Québec. 16 p.
- Duchesne, L., Ouimet, R., et Houle, D. 2002. Basal area growth of sugar maple in relation to acid deposition, stand health, and soil nutrients. J. Environ. Qual. 31 : 1676-1683.
- Duchesne, L., Ouimet, R., Moore, J-D., et Paquin, R. 2005. Changes in structure and composition of maple-beech stands following sugar maple decline in Québec, Canada. For. Ecol. Manag. 208: 223-236.

- Dyer, J.M. 2001. Using witness trees to assess forest change in southeastern Ohio. *Can. J. For. Res.* 31: 1708-1718.
- Facelli, J.M. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology*, 75: 1727-1735.
- Forcier, L.K. 1973. Seedling pattern and population dynamics, and the reproductive strategies of sugar maple, beech, and yellow birch at Hubbard Brook. Thèse (Ph.D.), Yale University, New Haven, CT. 162 p.
- Forcier, L.K. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science* 808-810.
- Foster, D.R. 1992. Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, U.S.A. *J. Ecol.* 80: 753-772.
- Foster, D.R., Motzkin, G., et Slater, B. 1998. Land-use history as long-termed broad-scale disturbance: regional forest dynamics in central New England. *Ecosystems* 1: 96-119.
- Garner, S.N., et Mangel, M. 1999. Modeling investments in seeds, clonal offspring, and translocation in a clonal plant. *Ecology* 80: 1202-1220.
- Hane, E.N. 2003. Indirect effects of beech bark disease on sugar maple seedling survival. *Can. J. For. Res.* 33: 807-813.
- Haygreenm J.G., Bower, J.L. et Lilly, K. 1982. Forest products and wood science – an introduction. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. 484 p.
- Held, M.E. 1980. An analysis of factors related to sprouting and seeding in the occurrence of *Fagus grandifolia* Ehrh. In the eastern deciduous forest of North America. Thèse (Ph.D.), Ohio University, Athens. 112 p.
- Hintze, J.L. 2002. NCSS 2001. User's guide-1. Number cruncher statistical systems. Kaysville, Utah. 570 p.

- Horn, H.S. 1971. The adaptive geometry of trees. Monogr. Popul. Biol. 3. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Houston, D.R. 1975. Beech bark disease: the aftermath forests are structures for a new outbreak. *J. For.* 73: 660-663.
- Jackson, M., Pinto, F., Malcolm, J.R., et Wilson, E.R. 2000. A comparison of pre-European settlement (1857) and current (1981-1995) forest composition in central Ontario. *Can. J. For. Res.* 30 : 605-612.
- Kobe, R.K. 1996. Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. *Ecol. Monogr.* 66 : 181-201.
- Kobe, R.K., Likens, G.E., et Eagar, C. 2002. Tree seedling growth and mortality responses to manipulations of calcium and aluminium in a northern hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 32 : 954-966.
- Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A., et Canham, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecol. Appl.* 5 : 517-532.
- Krasny, M.E., DiGregorio, L.M. 2001. Gap dynamics in Alleghany northern hardwood forests in the presence of beech bark disease and gypsy moth disturbance. *For. Ecol. and Manag.* 144: 265-274.
- Kupfer, J.A. et Runkle, J.R. 1996. Early gap successional pathways in a *Fagus-Acer* forest preserve: pattern and determinants. *J. Veg. Sci.* 7: 247-256.
- Leak, W.B., et Smith, M.L. 1996. Sixty years of management and natural disturbance in a New England forested landscape. *For. Ecol. Manage.* 81 : 63-73.
- Loehle, C. 2000. Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. *Am. Nat.* 156: 14-33.

- McClure, J.W., Lee, T.D., et Leak, W.B. 2000. Gap capture in northern hardwoods: patterns of establishment and height growth in four species. *For. Ecol. Manage.* 127 : 181-189.
- Melillo, J.M., Aber, J.D. et Muratore, J.M. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63: 621-626.
- Moore, J.D., Camiré, C. et Ouimet, R. 2000. Effects of liming on the nutrition, vigor, and growth of sugar maple at Lake Clair Watershed, Québec, Canada. *Can. J. For. Res.* 30: 725-732.
- Nolet, P., Forget, É., Bouffard, D., et Doyon, F. 2001. Reconstitution historique du dynamisme du paysage forestier du bassin de La Lièvre au cours du 20^{ième} siècle. Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue, Ripon, Québec. 114 p.
- Pacala, S.W., Canham, C.D. et Silander, J.A. 1993. Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Can. J. For. Res.* 23: 1980-1988.
- Poulson, T.L., et Platt, W.J. 1996. Replacement patterns of beech and sugar maple in Warren Woods, Michigan. *Ecology* 77 : 1234-1253.
- Poulson, T.L. et Platt, W.J. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, 70: 553-555.
- Rhoads, A.G., Hamburg, S.P., Fahey, T.J., Siccama, T.G., Hane, E.N., Battles, C., Randall, J. et Wilson, G. 2002. Effects of an intense ice storm on the structure of a northern hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 32: 1763-1775.
- Robitaille, A., et Saucier, J-P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Publications du Québec, Sainte-Foy, Québec.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. Pp. 17-33 *In* The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. *Ed.* S.T.A. Pickett et P.S. White. Academic Press, New York.
- Runkle, J.R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology* 70 : 546-547.

Runkle, J.R. 1990. Gap dynamics in an Ohio Acer-Fagus forest and speculations on the geography of disturbance. *Can. J. For. Res.* 20 : 632-641.

Saucier, J.-P., Bergeron, J-F., Grondin, P., et Robitaille, P. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3e version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. *L'Aubelle* 124: 1-12.

Siccama, T.S. 1971. Presslement and present forest vegetation in northern Vermont with special reference to Chittenden County. *Amer. Midl. Natur.* 85 : 153-172.

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

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

Whitney, G.G. 1987. An ecological history of the Great Lakes forest of Michigan. *J. Ecol.* 78 : 443-458.

Woods, K.D. 1979. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. *Oikos* 33 : 31-39.

Tableau 1. Caractéristiques des peuplements étudiés selon l'historique de perturbations ($n = 12$).

Historique de perturbations	Âge des peuplements (ans)	Surface terrière (m ² /ha)	DHP [†] moyen (cm)	Densité en gaules (nombre/ha)	Composition des peuplements			
					ERS [§] (m ² /ha)	HEG [§] (m ² /ha)	FEU [§] (m ² /ha)	RES [§] (m ² /ha)
Ct	50-70	27.67 (1.41) ^{††}	21.42 (0.41)	544 (120)	21.50 (1.69)	3.11 (0.48)	2.78 (1.31)	0.28 (0.13)
Fe	70-80	26.33 (1.21)	21.03 (0.76)	3 050 (311)	13.72 (2.04)	3.22 (0.84)	8.94 (1.28)	0.45 (0.24)
1Cp	Inéquienne	22.06 (1.11)	26.69 (1.30)	6 056 (745)	13.33 (1.26)	3.61 (1.06)	3.56 (1.07)	1.56 (0.63)
2Cp	Inéquienne	21.61 (1.26)	23.84 (0.88)	3 400 (537)	14.55 (1.51)	4.17 (0.92)	2.06 (0.50)	0.83 (0.39)

[§]ERS = Érable à sucre; HEG = Hêtre à grandes feuilles; FEU = Autres essences feuillues; et RES = Essences résineuses.

[†]DHP, diamètre à hauteur de poitrine des arbres marchands (> 9.1 cm).

^{††}Erreur-type entre les parenthèses.

Tableau 2. Coefficients de corrélation de rang de Spearman entre l'abondance du hêtre à grandes feuilles au stade gaulis et la structure du peuplement, le potentiel de croissance du site et le statut nutritif de l'horizon B ($n = 24$).

	Abondance du hêtre à grandes feuilles au stade de gaulis	
	(nombre)	(porportion [†])
Perturbations sévères (Ct-Fe)		
Structure du peuplement		
STPeu ^{††}	-0.25	-0.18
STHegCan ^{††}	0.05	0.04
Potentiel du site		
CroisOpt ^{††}	-0.69***	-0.51*
Statut nutritif du site (horizon minéral B)		
C/N	0.13	0.13
K	0.23	-0.11
Ca	-0.03	-0.13
Mg	0.01	-0.12
Al	-0.16	-0.12
CEC	-0.07	-0.22
pH	0.27	0.11
Perturbations partielles (1Cp-2Cp)		
Structure du peuplement		
STPeu	-0.68***	-0.48*
STHegCan	0.58**	0.67***
Potentiel du site		
CroisOpt	0.05	0.08
Statut nutritif du site (horizon minéral B)		
C/N	0.63**	0.69***
K	-0.11	-0.10
Ca	-0.58**	-0.38
Mg	-0.61**	-0.44*
Al	0.24	0.21
CEC	-0.53**	-0.31
pH	-0.21	-0.17

[†]Nombre de gaules de hêtre à grandes feuilles sur la sommation des gaules de hêtre et d'érable à sucre.

^{††}STPeu = Surface terrière du peuplement; STHegCan = Surface terrière en hêtre de la canopée;
CroisOpt = croissance de tiges de belle venue d'érable à sucre dominante et co-dominante.

Tableau 3. Modèles de régressions linéaires multiples.

Types de perturbations	Variables dépendantes	Modèles	R^2	(ajusté)	
				R^2	Valeur de p
Perturbations sévères (Ct-Fe)	Nombre de gaules de hêtre	$1890.73 - 592.46 \times \text{CroisOpt}^\dagger$	0.49	0.47	<0.001
	Proportion de gaules de hêtre	$110.77 - 26.05 \times \text{CroisOpt}$	0.29	0.25	0.007
Perturbations partielles (1Cp-2Cp)	Nombre de gaules de hêtre	$1386.46 + 205.68 \times \text{C/N} - 179.23 \times \text{STPeup}^\dagger$	0.57	0.53	<0.001
	Proportion de gaules de hêtre	$-94.71 + 6.28 \times \text{C/N} + 4.60 \times \text{STHegCanop}^\dagger$	0.53	0.48	<0.001

[†]STPeu = Surface terrière du peuplement; STHegCan = Surface terrière en hêtre de la canopée; CroisOpt = croissance de tiges de belle venue dominante et co-dominante d'érable à sucre.

Tableau 4. Test de t pairé entre bandes et inter-bandes pour la proportion en gaules de hêtre à grandes feuilles par rapport à l'érable à sucre.

	Bandes	Inter-bandes	Valeur de p
Proportion en gaules de hêtre	0.142 (0.046) [†]	0.509 (0.085)	0.0005

[†]Valeur moyenne avec erreur-type entre les parenthèses.

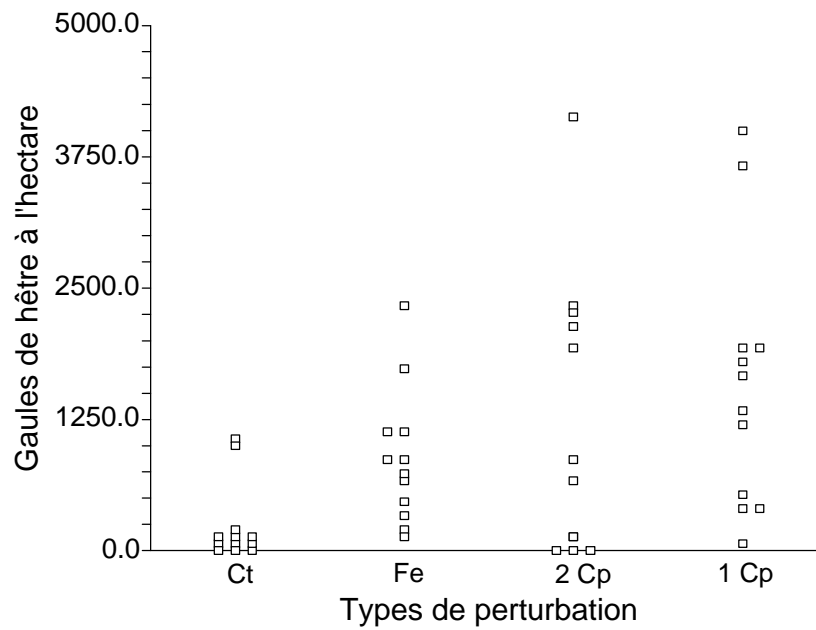


Figure 1a. Importance du gaulis de hêtre à grandes feuilles chez les peuplements inventoriés en fonction des types de perturbation (Ct = coupe totale; Fe = feu; 1 Cp = une coupe partielle; 2 Cp = deux coupes partielles).

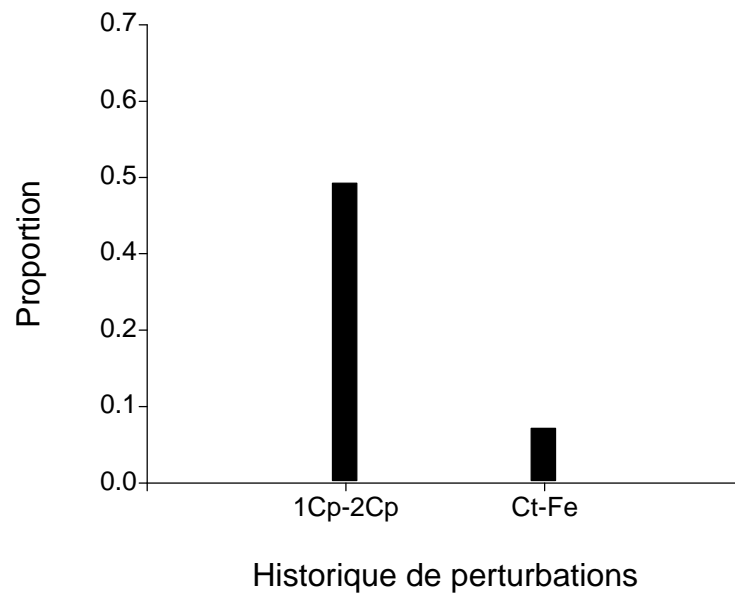


Figure 1b. Proportion des peuplements avec moins de 1 500 gaules de hêtre à grandes feuilles à l'hectare en fonction de l'historique de perturbations.

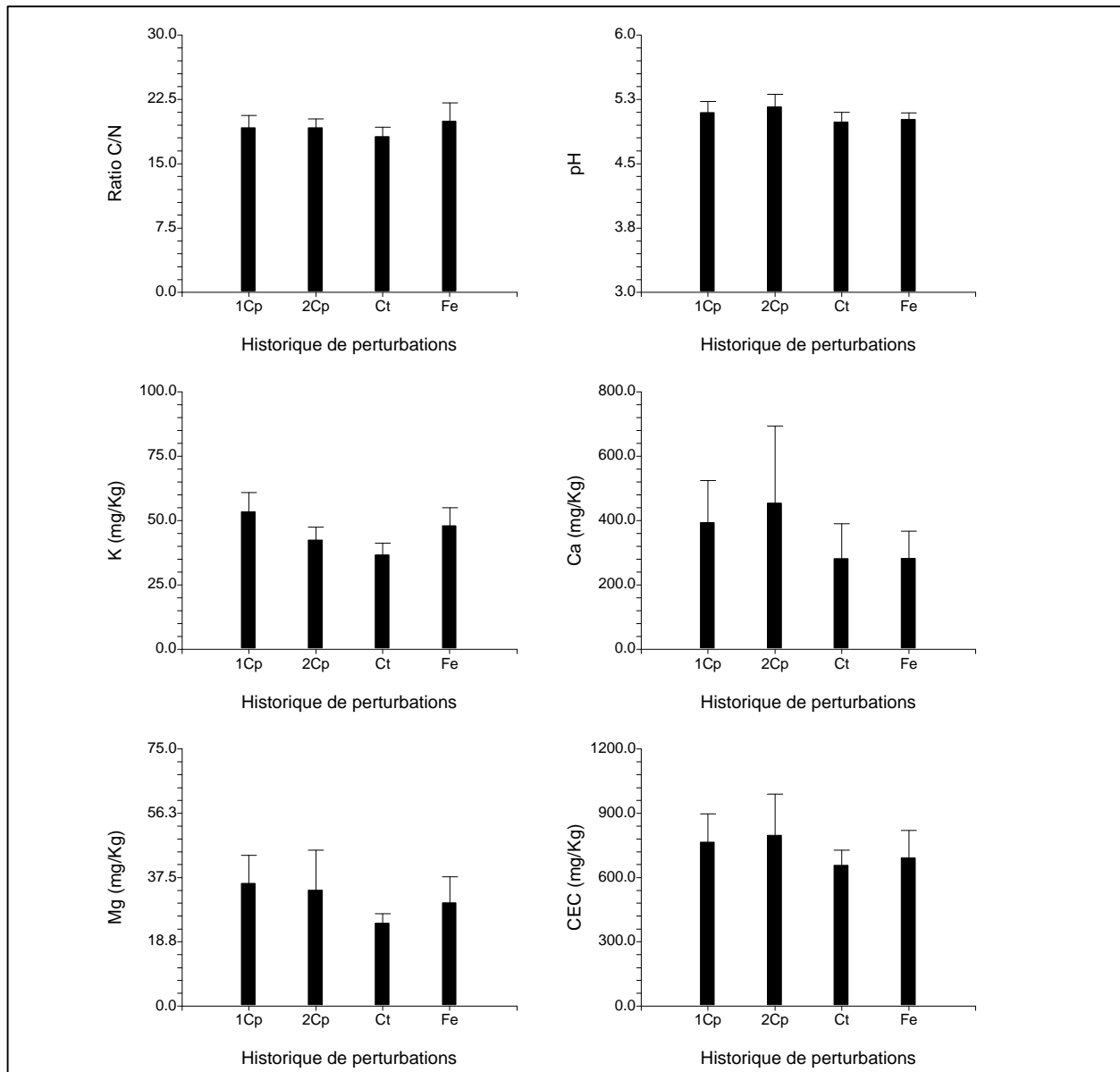


Figure 2. Principales caractéristiques du statut nutritif de l'horizon B des peuplements inventoriés en fonction de leur historique de perturbations.