

Direction des bibliothèques

AVIS

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

L'enrichissement par la plantation sous couvert : les facteurs qui influencent le développement de plants de feuillus durant la phase d'établissement

Par

Mélanie Lapointe

Département de sciences biologiques
Faculté des arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de M.Sc.
en sciences biologiques

Mai 2008

© Mélanie Lapointe, 2008



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

L'enrichissement par la plantation sous couvert : les facteurs qui influencent le
développement de plants de feuillus durant la phase d'établissement

présenté par :

Mélanie Lapointe

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Luc Brouillet
président-rapporteur

André Bouchard
directeur de recherche

Alain Cogliastro
codirecteur

Christian Messier
membre du jury

Résumé

Les jeunes peuplements forestiers issus de la succession secondaire sur les terres agricoles abandonnées représentent des zones à fort potentiel pour la réhabilitation de forêts productives de feuillus dans le paysage agroforestier de l'est de l'Amérique du Nord. Lorsque la régénération naturelle est insuffisante, l'enrichissement par la plantation sous couvert est présenté comme une alternative plus acceptable et pouvant être plus efficace que l'approche traditionnelle de reboisement après coupe totale. Les arbres plantés sous couvert évoluent dans un environnement où la ressource lumineuse est atténuée à des degrés divers. De plus, les arbres nouvellement plantés ont un accès limité aux ressources du sol qui peut être amplifié par la compétition souterraine.

L'objectif de cette étude était d'analyser la phase initiale d'établissement des plants en fonction de la variation de disponibilité de la lumière et de l'intensité de la compétition de sous bois, sous le couvert d'un peuplement de feuillus intolérants. Au cours des deux premières années d'établissement, la croissance, la répartition de la biomasse et la morphologie foliaire des plants de cinq espèces de feuillus ont été étudiées. La quantité de lumière disponible s'est avérée être le seul facteur étudié ayant affecté la croissance en hauteur et la croissance racinaire des plants. Cet effet n'était pas accompagné d'une modification de la répartition de la biomasse aux différentes parties du plant. D'autres facteurs, comme la taille initiale des plants et l'herbivorie, expliquaient une partie importante de la variation observée en croissance.

Mots-clés : enrichissement ; plantation sous couvert ; lumière ; compétition ; phase d'établissement ; arbres feuillus ; régénération.

Abstract

Early-successional forests that have developed following agriculture abandonment provide opportunities for the rehabilitation of productive deciduous forests in the agroforested landscape of Eastern North America. When natural regeneration is insufficient, enrichment under-planting could be a more acceptable and effective alternative to commonly used techniques such as planting after a clear-cut. Under-planted trees grow in an environment where light is attenuated to some degree. Furthermore, newly planted trees have a limited access to soil resources, which could be amplified by underground competition with the surrounding vegetation.

The aim of this study was to analyze the initial phase of seedling establishment as a function of the variation in light availability and understory competition intensity under the canopy of a young intolerant hardwood stand. After two growing seasons, height and root growth, biomass distribution and leaf morphology of five species of newly planted trees were studied. Our results show that among controlled factors, light availability was the main factor affecting height and root growth of the planted seedlings. This effect was not accompanied by a modification in biomass distribution to the different plant parts. Other factors, like initial size of the seedlings and herbivory, explained an important portion of the variation observed in terms of height growth.

Keywords: enrichment; under-planting; light; competition; establishment; hardwood; regeneration.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	iv
Liste des tableaux	vi
Liste des figures	vii
Liste des sigles et abréviations	viii
Remerciements	ix
Introduction	1
Méthodologie	8
Description du site d'étude.....	8
La plantation.....	10
Mesures de lumière disponible et compétition périphérique basse	11
Dispositif expérimental et répression de la végétation périphérique basse.....	12
Croissance, survie et herbivorie	13
Répartition de la biomasse et morphologie des plants	14
Analyses statistiques.....	16
Résultats	18
Discussion	25
La lumière influence la croissance en hauteur et la croissance racinaire durant la phase d'établissement.....	25
La maîtrise de la végétation compétitrice basse n'influence pas la croissance durant la phase d'établissement.....	29
Les arbres nouvellement plantés montrent peu de plasticité en fonction de leur environnement de croissance.....	32
La multiplicité des facteurs influençant la croissance durant la phase d'établissement d'une plantation sous couvert.....	35
Conclusion et recommandations	37
Bibliographie	39

Liste des tableaux

Tableau I. Résumé (moyenne et écart-type) des caractéristiques du site d'étude	10
Tableau II. Nombre d'arbres plantés et taille initiale (écart-type) au moment de la plantation	11
Tableau III. Effectif total en nombre d'arbre par classe de lumière et par traitement de la compétition de sous bois	13
Tableau IV. Ensemble des variables mesurées pour les saisons 2005 et 2006.	15
Tableau V. Effet de la classe de lumière et du traitement de répression de la compétition de sous-bois sur la surface foliaire spécifique et la surface foliaire par unité de biomasse du plant pour les cinq espèces (moyennes \pm écart-type).	22
Tableau VI. Pourcentage de la biomasse (moyenne \pm écart-type) allouée à chaque partie de l'arbre chez les plants des cinq espèces étudiées.....	23
Tableau VII. Partitionnement de la variance (R^2_a) et analyses canoniques de redondances partielles de l'effet de la taille initiale, de la lumière et de la compétition et de l'herbivorie sur la croissance en hauteur des plants par espèce au cours de la phase d'établissement.	24

Liste des figures

Figure 1. Emplacement du site d'étude.....	8
Figure 2. Relation entre la quantité de lumière disponible et l'accroissement en hauteur des plants des cinq espèces étudiées pour la première saison de croissance.....	18
Figure 3. Effets de la lumière disponible et du traitement herbicide sur la hauteur finale des cinq espèces plantées. Les valeurs accompagnées de lettres différentes (par espèce) sont significativement différentes à $p < 0,05$	19
Figure 4. Effets de la lumière disponible et du traitement herbicide sur l'accroissement en hauteur de la deuxième année de croissance des cinq espèces plantées. Les valeurs accompagnées de lettres différentes (par espèce) sont significativement différentes à $p < 0,05$	20
Figure 5. Effet de la lumière et du traitement de répression de la végétation compétitrice sur l'accroissement en biomasse racinaire (g) des cinq espèces étudiées. <i>L</i> correspond à l'effet de la lumière et <i>T</i> correspond à l'effet du traitement de maîtrise de la végétation compétitrice de sous-bois.	21

Liste des sigles et abréviations

ACR	analyse canonique de redondance
ANOVA	analyse de variance
B/T	ratio <i>masse branches/masse totale</i>
CEC	capacité d'échange cationique
F/T	ratio <i>masse feuille/masse totale</i>
L	% lumière disponible
MRC	Municipalité régionale de comté
R/T	ratio <i>masse racines/masse totale</i>
R^2	coefficient de détermination (proportion de variation expliquée en régression ou ACR)
R^2_a	coefficient de détermination ajusté (voir R^2)
Rf/T	ratio <i>masse racines fines/masse totale</i>
% RPA	% rayonnement photosynthétique actif
SF/T	ratio <i>surface foliaire/masse totale</i>
SFS	surface foliaire spécifique (ratio <i>surface foliaire/masse foliaire</i>)
T	traitement de maîtrise de la végétation compétitrice basse
Ti/T	ratio <i>masse tige/masse totale</i>
%/vol	% teneur en eau du sol (volume)

Remerciements

J'aimerais tout d'abord prendre le temps de remercier mes directeurs de recherche qui ont su m'inspirer et me pousser à donner le meilleur de moi-même. Merci à Alain Cogliastro pour ta passion pour les arbres feuillus, ta grande disponibilité, ta confiance et ton esprit de synthèse qui ont stimulé mon intérêt et ma réflexion du début à la fin. Merci également à André Bouchard qui, grâce à son expérience et à sa vision globale de l'écologie, m'a fourni de précieux conseils qui ont mené à la réussite de ce projet. Ensemble, ils ont toujours su choisir les bons mots pour apaiser mes inquiétudes et m'encourager à persévérer.

Merci aussi à tous mes collègues du laboratoire d'écologie : votre générosité et vos conseils conserveront une valeur inestimable à mes yeux. Je suis également très reconnaissante envers Stéphane Daigle, un statisticien hors-pair, pour son aide et ses suggestions toujours pertinentes.

Tout ce beau travail, je n'aurais jamais pu le faire seule. Je remercie donc mes assistants de terrain, Anne-Marie Bernier, Mélanie Gagné et Léa Bouttier, qui m'ont accompagné au cours de ces longues journées d'été ainsi que mes amis et collègues qui ont accepté de se salir les mains pour planter plus de 3000 arbres : sans vous, je n'y serais pas arrivée ! Merci également aux cinq propriétaires qui ont cru au projet et qui nous ont laissé mettre en terre une partie de la forêt de demain.

Un gros merci également à André-Jean Lalanne que j'ai rencontré au cours de cette aventure. Grâce à son calme légendaire et à ses encouragements, il m'a toujours ramené les deux pieds sur terre en me faisant réaliser que, petit à petit, j'allais y arriver. Je tiens aussi à souligner le support de ma famille et de mes amis qui ont écouté avec intérêt mes péripéties dans les forêts de la Montérégie.

Ce projet a été rendu possible grâce au support financier du FQRNT (bourse Action concertée Fonds forestier accordée à Alain Cogliastro et André Bouchard), du PMVRMF (Volet II Montérégie consenti à Alain Cogliastro et André Bouchard) et du CRSNG (subvention de recherche octroyée à André Bouchard et Bourse du Canada accordée à Mélanie Lapointe).

Introduction

La présence dans le paysage agroforestier de l'Est de l'Amérique du Nord de milieux perturbés, issus de l'abandon des activités agricoles et présentant de nouvelles communautés végétales, nous amène à nous interroger sur les interventions de réhabilitation d'écosystèmes forestiers qui pourraient redonner une valeur écologique et économique à ces milieux. Au vingtième siècle, d'importantes transformations dans le secteur de l'agriculture ont libéré une quantité considérable de terres agricoles marginales (Bouchard et Domon 1997, Brooks 2003, Litvaitis 2003a, Lorimer et White 2003, Lepers et al. 2005). Laisées à l'abandon, ces anciennes terres agricoles ont atteint, aujourd'hui, différents stades successionnels : friches herbacées, arbustives ou jeunes peuplements forestiers de début de succession. La composition en espèces de ces nouvelles communautés végétales est généralement très différente de celle qui caractérise les forêts primaires résiduelles (Simard et Bouchard 1996, Bouchard et Domon 1997, de Blois et al. 2001, Brisson et Bouchard 2003, Litvaitis 2003a, b). La régénération naturelle des friches et des forêts issues de la succession secondaire peut être très lente et même s'avérer problématique surtout lorsque les sources de propagules se font rares (Fredericksen et al. 1998, Kozlowski 2002, Townsend et al. 2002, D'Orangeville et al. 2008). Dans ces conditions, les patrons historiques de succession ne pourront peut-être pas survenir sans une intervention humaine dans le peuplement (Harrington 1999). Les nouvelles communautés forestières pourraient alors représenter des peuplements appauvris en espèces d'arbres.

Les communautés végétales issues de la succession secondaire sur les terres agricoles abandonnées peuvent présenter des contextes environnementaux à fort potentiel pour la réhabilitation de forêts productives de feuillus (Cogliastro et al. 1997, King et Keeland 1999). En absence d'une quantité suffisante de semis en sous-bois dans des jeunes peuplements post-agricoles, l'enrichissement pourrait être une alternative intéressante au reboisement après coupe totale. L'enrichissement suscite beaucoup d'intérêt pour la réhabilitation et la restauration des forêts tant en régions

tempérées qu'en milieu tropical (Ådjers et al. 1995, Montagnini et al. 1997, Paquette et al. 2006b). Montagnini et al. (1997) définissent l'enrichissement comme étant l'introduction de semis dans une forêt dégradée tout en conservant, complètement ou en partie, la végétation existante afin d'assurer la protection des arbres plantés. Cette technique s'avère appropriée lorsque la régénération naturelle est insuffisante (Ådjers et al. 1995), pour réintroduire des espèces de valeur qui ont disparu suite à une surexploitation ou pour introduire des espèces moins appropriées à la plantation en milieux ouverts (Paquette et al. 2006b). Une plantation d'enrichissement peut s'effectuer par bandes, dans des trouées ou sous couvert.

La plantation sous couvert aux fins d'enrichissement s'inspire de la technique du *shelterwood* américain qui consiste à effectuer une coupe d'éclaircie dans un peuplement mature suivie par une plantation d'espèces désirées et finalement à procéder à une coupe totale du couvert deux à trois années suivant la plantation (Johnson et al. 1986, Hannah 1988, Loftis 1990, Paquette et al. 2006a). Plusieurs études sur la technique du *shelterwood* préconisent la maîtrise de la végétation de compétition herbacée et ligneuse au moment de la coupe d'éclaircie (Johnson et al. 1986, Gordon et al. 1995, Kruger et Reich 1997). Dans de jeunes forêts issues de la succession secondaire où les arbres qui forment le couvert ont peu de valeur commerciale, nous pouvons nous interroger sur le degré d'ouverture de la coupe d'éclaircie qui produirait un climat lumineux favorisant l'établissement et la croissance des arbres plantés et limitant le développement de la végétation compétitrice de sous-bois.

Comparée aux méthodes plus traditionnelles de reboisement après coupe totale, l'enrichissement des jeunes peuplements forestiers de début de succession par la plantation sous couvert est présenté comme une avenue comportant de nombreux avantages. Elle permettrait de limiter les effets négatifs de la compétition herbacée et arbustive sur la survie et la croissance des plants en réduisant la quantité de lumière disponible dans le sous-bois et les perturbations du sol qui favorisent l'établissement des espèces compétitrices (Kolb et al. 1990, Putz et Canham 1992, Lieffers et Stadt 1993, Truax et al. 2000, Carnevale et Montagnini 2002, Agestam et al. 2003, Schütz

2004, Balandier et al. 2006). De plus, certains soulignent que la rétention d'un couvert forestier diminuerait l'herbivorie par les cerfs pouvant affecter la survie et la croissance des plants en les rendant moins visibles (Morgan 1991, Teclaw et Isebrands 1993, Gordon et al. 1995, Buckley et al. 1998, Truax et al. 2000, Zaczek 2002). L'ambiance forestière créée par le maintien de la végétation peut mener à la diminution des dommages associés au gel et aux températures extrêmes (Langvall et Orlander 2001, Agestam et al. 2003, Pommerening et Murphy 2004) et à la production de tiges de meilleure qualité (Pommerening et Murphy 2004, Schütz 2004, Balandier et al. 2006). La plantation sous couvert permet aussi de maintenir la diversité biologique du site et d'augmenter la diversité structurelle des peuplements contenant peu d'espèces (Maas-Hebner 2005, Balandier et al. 2006).

En plantation sous couvert tout comme en forêt naturelle, les interactions avec la végétation en place influencent la survie et la croissance des arbres plantés (Coll et al. 2003, Paquette et al. 2006b). La végétation en place agit à deux niveaux. Premièrement, les arbres et les arbustes de grande taille sont responsables de la diminution de la quantité de lumière disponible dans le sous-bois. Sous le couvert d'une forêt tempérée, la quantité de lumière disponible est souvent la ressource la plus limitée (Ricard et al. 2003, Curt et al. 2005) devenant, par le fait même, le facteur abiotique qui influence le plus la survie et la croissance des arbres plantés. La compétition entre le plant et la végétation pour les ressources du sol, comme l'eau et les éléments nutritifs, joue aussi un rôle important (Nambiar et Sands 1993, Balandier et al. 2006). Il est reconnu que certaines conditions de sol et de lumière favorisent une compétition souterraine importante (Putz et Canham 1992, Casper et Jackson 1997, Coomes 2000, Ricard et al. 2003). Toutefois, les arbres nouvellement plantés peuvent être particulièrement sensibles à ce type de compétition puisque le contact n'est pas encore bien établi entre leur système racinaire et le sol (Kolb et al. 1990, Willoughby et McDonald 1999, Grossnickle 2005).

Plusieurs chercheurs se sont intéressés aux effets de la lumière disponible et de la compétition sur la survie à long-terme et la croissance des parties aériennes des arbres

plantés sous couvert de peuplement mature (Johnson 1984, Johnson et al. 1986, Tworokski et al. 1986, Gemmel et al. 1996, Dey et Parker 1997b, Smidt et Puettmann 1998). Par contre, le développement du système racinaire durant l'établissement d'un tel type de plantation a été peu étudié. La phase d'établissement, définie ici comme étant les deux premières années suivant la plantation d'un arbre, est une phase critique pour la survie des arbres plantés et détermine souvent le succès ou l'échec d'une plantation (Brand 1991, Jacobs et al. 2004). Le contact entre les racines et le sol n'étant pas encore bien établi, les arbres plantés subissent un stress important dû à un accès limité à l'eau (Larson 1980, Margolis et Brand 1990, Grossnickle 2005, Jacobs et al. 2005). Par conséquent, l'accès aux ressources hydriques du sol est critique durant cette période et une végétation compétitrice qui capture une portion importante de l'eau disponible dans le sol pourrait amplifier le stress de plantation et affecter négativement la croissance des plants. La compétition racinaire est reconnue comme étant un facteur potentiellement limitant pour l'établissement de semis en forêt (Casper et Jackson 1997). Durant la phase d'établissement, la croissance racinaire influence directement la survie et la croissance des arbres nouvellement plantés (Grossnickle 2005). Le développement de nouvelles racines est favorisé par un taux élevé de photosynthèse (Van Den Driessche 1987). Par contre, un environnement très lumineux peut favoriser l'apparition d'une strate herbacée et arbustive dense qui entrera en compétition pour les ressources avec les arbres plantés affectant ainsi la survie et la croissance de ces derniers (Balandier et al. 2006).

Parmi les communautés végétales issues de terres agricoles abandonnées du sud du Québec et de l'Est de l'Amérique du Nord, on trouve de nombreux peuplements de début de succession composés principalement d'espèces intolérantes (peuplement de feuillus intolérants) (Delage et al. 2005), dont la composition et la distribution ne sont pas toujours expliquées par les caractéristiques abiotiques du milieu (Meilleur et al. 1994, de Blois et al. 2001). Il n'est pas garanti que ces forêts résiduelles évolueront vers des écosystèmes forestiers durables dans un avenir proche ou qu'elles pourront répondre à la demande en bois dur de l'industrie puisque la régénération naturelle en espèces tolérantes et semi-tolérantes d'intérêt économique n'est souvent pas présente en

quantité suffisante, est mal répartie ou n'est pas composée des espèces désirées (Harmer et al. 1997, D'Orangeville et al. 2008). Comme le sud du Québec possède des conditions climatiques favorables à la croissance de nombreuses espèces d'arbres et affiche un potentiel important pour la production de bois de valeur ainsi que pour l'intensification des activités sylvicoles (Bouchard et Domon 1997), les communautés végétales de succession secondaire, fréquentes dans le paysage agroforestier, présentent une opportunité intéressante pour mettre en œuvre différentes techniques de réhabilitation des écosystèmes forestiers. D'ailleurs, la commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise soulignait, dans son rapport déposé en décembre 2004 (Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise 2004), l'urgence d'agir pour réhabiliter et revaloriser les forêts de feuillus du sud du Québec qui se trouvent dans un « état avancé d'écrémage » et qui sont trop souvent reboisées avec des espèces résineuses. Quelques études récentes ont démontré que l'enrichissement par la plantation sous couvert pouvait s'appliquer aux peuplements de feuillus intolérants du sud du Québec (Truax et al. 2000, Cogliastro et al. 2004, Paquette et al. 2006a). Les arbres plantés ont conservé un bon taux de survie et de croissance plusieurs années après la plantation sous couvert.

Certaines questions demeurent en ce qui concerne les conditions de lumière et de compétition qui favorisent une croissance optimale des plants suite à la plantation sous le couvert de jeunes communautés post-agricoles à des fins de réhabilitation. Dans cette étude, les réponses en termes de croissance, de répartition de la biomasse et de morphologie foliaire de cinq espèces de feuillus plantées sous le couvert d'un peuplement de feuillus intolérants seront évaluées en fonction du gradient naturel de lumière disponible et d'un traitement de maîtrise de la végétation compétitrice basse. L'objectif général de ce mémoire de maîtrise est de comprendre les relations entre les conditions environnementales à la phase initiale d'établissement des deux premières années et la croissance de cinq espèces d'arbres feuillus en plantation sous le couvert d'un peuplement de feuillus intolérants. Nous aborderons les objectifs spécifiques suivants:

- 1) Analyser l'effet du gradient naturel de lumière disponible et de la compétition de sous-bois sur la croissance aérienne et racinaire des arbres plantés ainsi que sur la répartition de la biomasse et la morphologie foliaire des plants.
- 2) Déterminer l'influence relative de la taille initiale, de l'herbivorie et des conditions environnementales sur la croissance durant la phase d'établissement.

Les cinq espèces d'arbres étudiées varient au niveau de leur tolérance à l'ombre, de leur statut successional et de leur valeur sur le marché du bois d'oeuvre. L'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) a une grande amplitude écologique et est considéré comme étant très tolérant à l'ombre; il nécessite tout de même plusieurs trouées durant son cycle de vie pour atteindre la canopée (Canham 1988). Le chêne rouge (*Quercus rubra* L.) et le chêne à gros fruits (*Quercus macrocarpa* Michx.) ont plutôt un niveau intermédiaire de tolérance à l'ombre. Les semis de chêne rouge sont en général peu compétitifs (Sander 1990), mais ils tolèrent plus facilement les sols plus pauvres et plus secs. Pouvant s'établir autant sur des sols très secs qu'en zones plus humides, le chêne à gros fruits est généralement associé aux communautés végétales de début de succession (Johnson 1990). Le cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) et le noyer noir (*Juglans nigra* L.) sont considérés comme étant intolérants à l'ombre. Toutefois, le cerisier tardif peut survivre et croître en conditions de basse lumière pendant quelques années (Marquis 1990). Plusieurs études ont montré qu'en l'absence de perturbations, le cerisier et le chêne rouge se régénèrent difficilement de façon naturelle (Johnson 1984, Walters et al. 1993b, Pacala et Canham 1994, Kobe et al. 1995). Le noyer noir n'est pas présent de façon naturelle au Québec, mais, à cause de sa valeur commerciale, on le retrouve souvent en plantation. Il nécessite des sols riches et bien drainés et bénéficie d'une maîtrise de la végétation compétitrice lorsqu'il est établi en champ (von Althen 1990, Williams 1990).

Nous faisons les hypothèses suivantes : en phase d'établissement, les croissances épigée et racinaire des plants évoluant à moins de 10% de lumière disponible seront

plus faibles que celles des arbres plantés dans des zones plus lumineuses représentées jusqu'à un maximum de 25%; les espèces intolérantes répondront de façon plus marquée à la diminution de la ressource lumineuse; le traitement de répression de la végétation compétitrice améliorera la croissance des plants et ce, principalement en conditions de lumière plus fortes où nous anticipons que la végétation compétitrice sera plus importante; les conditions lumineuses et de compétition affecteront la répartition de la biomasse des plants pour faciliter la capture de la ressource la plus limitée : plus grande allocation aux feuilles en milieu très ombragé et plus grande allocation aux racines en présence de compétition. Les réponses envisagées des plants à leur environnement de croissance pourront être supplantées par d'autres facteurs importants, comme l'herbivorie qui peut limiter la croissance en hauteur et la taille initiale des plants, dont l'influence pourrait être conservée à la fin des deux saisons de croissance.

Méthodologie

Description du site d'étude

L'étude a été réalisée dans la Municipalité Régionale de Comté (MRC) d'Acton, une région de transition entre les Appalaches et les basses-terres du St-Laurent située dans la zone tempérée nordique de l'Est de l'Amérique du Nord (Figure 1). Le site se trouve dans la région forestière des Grands-Lacs et du Saint-Laurent (Rowe 1972). Le relief de ce secteur est légèrement vallonné et les dépôts de surface sont composés principalement de till franc sableux provenant de matériaux schisteux (Cann et al. 1948). Le sol est un brun podzolique modérément à fortement acide caractérisé par un drainage bon à imparfait (Cann et al. 1948).

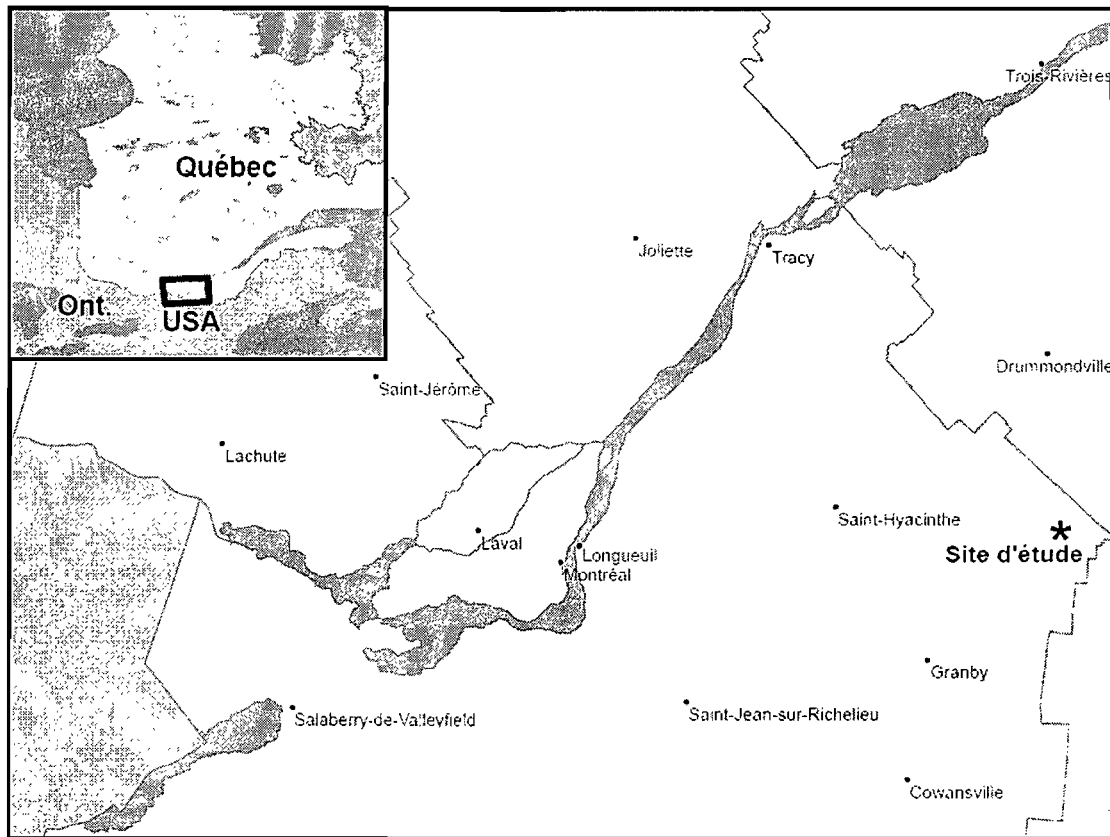


Figure 1. Emplacement du site d'étude

Les températures annuelles moyennes sont de 6,2 °C avec des moyennes mensuelles de 21,1°C en juillet et -10,5 °C en janvier (Service météorologique du Canada 2007). La moyenne des précipitations totales annuelles se situe autour de 1230 mm. Les températures moyennes des années 2005 et 2006 ont été beaucoup plus élevées que les normales calculées entre 1971 et 2000. De plus, la région a reçu plus de précipitations sous forme de pluie (150 à 450 mm de plus) que la normale au cours des années 2005 et 2006.

La MRC d'Acton a une vocation agro-forestière et environ 40% de son territoire est composé de forêt (Soucy-Gonthier et al. 2003). Le site se trouve dans le domaine bioclimatique de l'érablière à tilleul dont la végétation climacique est dominée, sur site mésique, par l'érable à sucre, accompagné du hêtre, de l'ostryer, du frêne d'Amérique, de la pruche, du cerisier tardif et du tilleul (Grandtner 1966, Bouchard et Maycock 1978). Toutefois, ayant subi plusieurs perturbations au cours du dernier siècle, la composition en espèces des forêts de cette région diffère généralement de celle de l'érablière à tilleul.

La plantation a été établie dans un jeune peuplement de bouleaux gris (*Betula populifolia* Marsh.), un type de végétation de début de succession qui peut apparaître suite à une perturbation dans cette région (Bouchard et Maycock 1978). Les principales caractéristiques du site sont présentées au tableau I. Sur le site, l'âge des arbres dominants a été estimé à 20 ans par comptage des anneaux de croissance de quatre arbres dominants échantillonnés à l'aide d'une sonde de Pressler. La strate arborescente était composée à plus de 97% de bouleau gris avec quelques peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides* Michx.). Les espèces dominantes de la strate arbustive et herbacée étaient, par ordre d'importance, la spirée (*Spiraea latifolia* (Aiton) Borkh.), la verge d'or rugueuse (*Solidago rugosa* Mill.), l'onoclée sensible (*Onoclea sensibilis* L.) et le mûrier (*Rubus allegheniensis* Porter). La régénération naturelle en espèces tolérantes et semi-tolérantes d'intérêt économique n'était pas présente en quantité suffisante sur le site choisi (D'Orangeville 2007, D'Orangeville et al. 2008). Sous le couvert de ce

peuplement bas et dense, il y avait en moyenne 13% de lumière disponible à un mètre au-dessus du sol, l'étendue de la distribution variant entre 5% et 27%. Le sol est un loam sableux présentant un drainage imparfait et un pH acide. Il possède une capacité d'échange cationique (CEC) modérée et un contenu en éléments nutritifs plutôt faible.

Tableau I. Résumé (moyenne et écart-type) des caractéristiques du site d'étude

Dimension (ha)	1,2
Âge	20
Surface terrière (m ² /ha)*	18,9 (1,84)
Densité (tiges/ha)*	7456 (1230)
Hauteur du peuplement (m)	9,6 (2,3)
Lumière disponible à 1 m (%)	13 (4,9)
Drainage	Imparfait
Texture du sol	Loam-sableux
Humidité du sol (%)**	24,5 (6,1)
pH du sol	4,75
CEC (cmole+)/kg	16,6
Ca (kg/ha)	< 100
K (kg/ha)	51,7
Mg (kg/ha)	< 15
P (kg/ha)	18
K/Mg	6,9
(Ca+Mg)/K	2,3
Mg/Ca	0,12
Composition-strate arborescente	<i>Betula populifolia</i> (97%), <i>Populus tremuloides</i> (2%)
Composition-strate herbacée et arbustive	<i>Spiraea latifolia</i> (25,8%), <i>Solidago rugosa</i> (19,1%), <i>Onoclea sensibilis</i> (14,9%), <i>Rubus allegheniensis</i> (6,3%)

* Tous les arbres et arbustes ayant un DHP de plus de 1cm.

** Moyenne de deux mesures (voir méthodologie)

La plantation

En mai 2005, 243 plants de chêne à gros fruits (*Quercus macrocarpa*), 239 plants de cerisier tardif (*Prunus serotina*), 240 plants d'érable à sucre (*Acer saccharum*), 235 plants de noyer noir (*Juglans nigra*) et 53 plants de chêne rouge (*Quercus rubra*) ont été plantés, pour un total de 1010 plants (Tableau II). Le chêne rouge a été planté en plus petite proportion parce qu'il était peu disponible au printemps 2005. Tous les plants provenaient de la pépinière de Berthier (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec). Il s'agissait de plants à racines nues de deux ans pour les chênes et les érables et d'un an pour les cerisiers et les noyers. Les arbres ont

été plantés en rangées parallèles distantes de trois mètres selon un espacement de trois mètres entre les plants, en évitant les sites de plantation inadéquats, ce qui équivaut à une densité d'environ 900 plants à l'hectare. Les espèces ont été installées par triplets (trois arbres successifs de chaque espèce sur le rang) distribués aléatoirement et selon leur proportion dans six secteurs du site d'étude. Tous les plants ont reçu au moins trois applications de répulsif au cours de chaque saison de croissance (PlantSkydd, Tree World, Sechelt, BC, Canada en 2005 et Deer-Away, IntAgra Inc., Minneapolis, MN, USA en 2006).

Tableau II. Nombre d'arbres plantés et taille initiale (écart-type) au moment de la plantation

	<i>P. serotina</i>	<i>Q. macrocarpa</i>	<i>Q. rubra</i>	<i>A. saccharum</i>	<i>J. nigra</i>	Total
Plantés en 2005	239	243	53	240	235	1010
Diamètre initial (mm)	6,9 (1,0)	10,4 (2,0)	10,6 (1,3)	10,0 (1,3)	7,7 (1,3)	8,8 (1,9)
Hauteur initiale (cm)	61 (10)	65 (17)	82 (17)	67 (13)	62 (13)	65 (15)

Mesures de lumière disponible et compétition périphérique basse

En juillet 2005, la proportion de lumière à 1 m, à 2 m et à la cime des plants a été mesurée pour un plant par triplet (30% des arbres plantés). La lumière disponible a été évaluée pour 332 plants au total. Nous avons obtenu une évaluation directe de la lumière diffuse (% rayonnement photosynthétique actif, %RPA) à l'aide de la sonde à fractionnement lumineux BF2 Sunshine Sensor (Δ -T, Burwell, Cambridge, U.K.) branchée à un ordinateur portable (PSION Workabout, Singapore). Une autre sonde, installée dans un endroit ouvert à proximité, a servi de référence. Le pourcentage de lumière disponible a été calculé en divisant la quantité de lumière diffuse perçue par l'appareil sous le peuplement par la quantité de lumière diffuse mesurée à la référence. Paquette et al. (2007) ont démontré que cette technique représente une bonne estimation du pourcentage moyen journalier de la densité du flux de lumière photosynthétique. La quantité de lumière disponible a été mesurée à nouveau à 50 cm, à 1 m, et à la cime

pour un arbre par triplet en suivant la méthodologie décrite précédemment au cours de la deuxième saison de croissance afin de déterminer si le traitement de maîtrise de la végétation compétitrice basse avait eu un effet sur cette valeur. De plus, des mesures d'humidité du sol (% vol.) ont été réalisées sur ce même sous-échantillon à deux reprises au cours de la saison 2006 (juillet et août) à l'aide d'une sonde de réflectométrie du domaine temporel (modèle ML2X, Δ -T Devices, Cambridge, Royaume-Uni) insérée à une profondeur de 10 cm dans le sol minéral. La première mesure a été prise deux jours suivants de fortes précipitations et la deuxième, après une période plus sèche, soit cinq jours sans pluie.

La végétation à la périphérie d'un plant par triplet a également été échantillonnée. Sur les mêmes plants sélectionnés pour les mesures de lumière, nous avons effectué une évaluation de la compétition herbacée et arbustive à l'aide de quadrat de 1 m² centré sur un plant pour 332 plants au total. Le recouvrement des herbacées et arbustes, la hauteur moyenne ainsi que le recouvrement et la hauteur des espèces dominantes, ont été ainsi évalués. Selon Wagner et Radosevich (1998), le recouvrement total des herbacées et des arbustes est un bon indice de la compétition influençant la croissance des plants.

Dispositif expérimental et répression de la végétation périphérique basse

Un traitement de répression de la compétition herbacée et arbustive à la périphérie du plant fut intégré au projet dès le début de l'été 2006, c'est-à-dire au début de la deuxième saison de croissance. Alors qu'il aurait été intéressant d'étudier la relation continue entre la lumière, le traitement et les variables de croissance, la distribution aléatoire dans le peuplement des triplets d'espèces plantées ne nous permettait pas de disposer d'échantillons convenant à la réalisation de telles analyses. Par conséquent, des blocs de six arbres (formés de deux triplets) de la même espèce évoluant en conditions de lumière similaire ont été délimités à l'intérieur de chacun des six secteurs du site d'étude. Les blocs étaient caractérisés par un niveau de lumière

appartenant à l'une des trois classes suivantes selon les mesures obtenues à l'été 2005: entre 5 à 10% de lumière disponible ($8,4\% \pm 1,4\%$), entre 10 et 15% de lumière disponible ($12,7\% \pm 2,1\%$) et entre 15 et 25 % de lumière disponible ($18,4\% \pm 3,1\%$) (Tableau III). Les blocs se distinguent donc en termes de lumière et nous assumons que les autres paramètres ou « conditions » sont identiques. Un des deux triplets de chaque bloc, choisi aléatoirement, a reçu un traitement de répression de la végétation compétitrice de sous-bois, l'autre a servi de témoin. Nous avons utilisé une solution (1:5) de glyphosate (Roundup, Monsanto Inc., Montréal, Qc., Canada) pour maîtriser la végétation compétitrice à la périphérie du plant. L'application a été faite directement sur le feuillage à l'aide d'un applicateur-éponge. Une première application de glyphosate a eu lieu au début juin puis une seconde application a été réalisée au début juillet.

Tableau III. Effectif total en nombre d'arbre par classe de lumière et par traitement de la compétition de sous bois

	<i>P. serotina</i>		<i>Q. macrocarpa</i>		<i>Q. rubra</i>		<i>A. saccharum</i>		<i>J. nigra</i>	
	Sans compétition	Avec compétition	Sans compétition	Avec compétition	Sans compétition	Avec compétition	Sans compétition	Avec compétition	Sans compétition	Avec compétition
5-10%	32 (4)	27 (4)	32 (3)	33 (3)	6 (2)	6 (2)	20 (3)	15 (3)	32 (5)	28 (5)
10-15%	36 (5)	38 (5)	39 (5)	37 (5)	11 (4)	12 (4)	36 (6)	44 (6)	35 (5)	34 (5)
15-25%	31 (4)	32 (4)	31 (5)	32 (5)	7 (2)	5 (2)	13 (3)	12 (3)	37 (4)	36 (4)

Le chiffre entre parenthèses correspond à l'effectif utilisé pour les analyses morphométriques et l'accroissement racinaire. L'effectif total est moindre que celui prévu puisque les arbres broutés par le cerf de Virginie n'ont pas été inclus dans les analyses.

Croissance, survie et herbivorie

Immédiatement après la plantation, le diamètre au sol et la hauteur totale de tous les arbres plantés ont été mesurés (Tableau II). À la fin de chacune des deux saisons de croissance étudiées, ces mesures ont été répétées et la survie des plants a été évaluée. Le diamètre au sol fut toujours mesuré dans l'axe parallèle au rang afin d'assurer une prise de mesure homogène. Des accroissements en hauteur et en diamètre ont été calculés pour chacune des saisons de croissance et pour les deux années de l'étude. Le dommage

fait par les cerfs de Virginie a été quantifié à la fin de chaque saison de croissance, pour chaque plant, en utilisant l'échelle semi-quantitative suivante : aucun broutage (0), faible broutage sur les branches latérales (1) et broutage fort sur la pousse terminale et les branches latérales (2). De plus, le recul, induit par le lapin à queue blanche au cours de l'hiver 2005-2006, a été estimé tôt au printemps 2006 en mesurant la longueur de tige perdue (cm).

Répartition de la biomasse et morphologie des plants

La biomasse initiale (épigée et racinaire) des arbres plantés a été calculée par régression allométrique à l'aide des données prises sur vingt chênes rouges et cinquante arbres de chacune des autres espèces, choisis de façon aléatoire avant la plantation. Le diamètre au collet et la longueur totale de la tige des plants ont été mesurés. Après le nettoyage des racines, les plants ont été séchés à l'air libre et mis à l'étuve à 50°C pendant trois jours. Les racines et les tiges de tous les plants ont été pesées. Des équations qui permettaient d'estimer la biomasse en fonction du diamètre et de la longueur de la tige ont été construites. Les régressions allométriques ainsi obtenues se sont avérées hautement significatives ($p \leq 0.001$) et prédisaient bien les biomasses épigées (R^2 entre 0,79 et 0,88 selon l'espèce) et relativement bien les biomasses racinaires (R^2 entre 0,32 et 0,45 selon l'espèce) des différentes espèces plantées.

Les analyses morphométriques sur les plants ont été réalisées sur un sous-échantillon aléatoire parmi les blocs expérimentaux représentant les trois différentes classes de lumière (voir note au bas du tableau III). Trois feuilles pleinement développées par plant (une au sommet de la cime, une au milieu et une à la base) ont été récoltées, pressées, séchées et pesées individuellement. La surface foliaire (MK2 Area meter, Δ -T Devices, Cambridge, Royaume-Uni) et la masse de chacune des feuilles ont été mesurées afin de calculer leur surface foliaire spécifique (cm^2/g). Deux arbres par blocs (un traité et un non-traité) ont été récoltés en août 2006, à la fin de la seconde saison de croissance. Nous avons récolté 146 plants : récolte de deux à cinq arbres par

classe de lumière disponible (trois classes) et par traitement de maîtrise de la compétition (avec ou sans compétition), pour un total de 16 à 34 plants par espèce (Tableau III). Les plants ont été excavés à la main en prenant un très grand soin de conserver le maximum de racines fines possibles. En moyenne, près de deux heures ont été consacrés à l'excavation de chacun des plants. Les plants récoltés ont été divisés en cinq parties : les feuilles, les branches, la tige, le pivot, les racines grossières et les racines fines (< 2 mm). Après séchage en sac de papier à l'air libre dans une serre ventilée pendant deux semaines et à l'étuve à 50°C pendant trois jours, la masse de chaque partie a été déterminée.

Tableau IV. Ensemble des variables mesurées pour les saisons 2005 et 2006.

Variables mesurées sur tous les plants	
Survie	Accroissement en hauteur (cm)
Hauteur finale (cm) et diamètre au sol (mm)	Herbivorie (cerf et lapin)
Variables mesurées sur deux plants par bloc (tous les blocs par espèce)	
Lumière disponible à 50 cm, 1 m, à 2 m, à 4 m et à la cime (%)	Humidité du sol (% vol.)
Recouvrement herbacées et arbustes (%)	
Variables mesurées sur deux plants par bloc (2 à 7 blocs par condition de lumière par espèce)	
Surface foliaire spécifique (SFS) (cm ² /g)	Ratio masse des racines : masse totale (R/T) (%)
Ratio surface foliaire totale : masse totale (SF/T) (cm ² /g)	Ratio masse des racines fines : masse totale (Rf/T) (%)
Ratio masse des branches : masse totale (B/T) (%)	Ratio masse de feuilles : masse totale (F/T) (%)
Ratio masse de la tige : masse totale (Ti/T) (%)	Accroissement en biomasse racinaire (g)

Afin d'analyser la répartition de la biomasse et la morphologie des plants, les ratios suivants ont été calculés : masse totale des feuilles : masse totale (F/T), masse totale des branches : masse totale (B/T), masse totale de la tige : masse totale (Ti/T), masse totale des racines : masse totale (R/T), masse totale des racines fines : masse totale (Rf/T). De plus, le ratio surface foliaire totale : masse totale du plant (SF/T) a été calculé puisqu'il joue un rôle important dans la variation du taux relatif de croissance d'une plante (Lambers et Poorter 1992). Finalement, l'accroissement en biomasse racinaire a été calculé en soustrayant la biomasse racinaire finale à l'estimation de la

biomasse racinaire initiale obtenue par régression allométrique. Une liste de l'ensemble des variables mesurées sur les plants est disponible au tableau IV.

Analyses statistiques

Des corrélations de Pearson ont été réalisées afin de mesurer l'intensité de la relation linéaire entre le recouvrement et la hauteur de la compétition et la quantité de lumière disponible. La régression linéaire a été utilisée pour déterminer la relation entre la lumière disponible et la croissance en hauteur au cours de la première saison de croissance. Des analyses de variance (ANOVA) ont été effectuées pour détecter les effets de la lumière et de la compétition sur les variables de croissance et de morphométrie de chacune des cinq espèces d'arbre étudiées. Les cinq espèces ont été analysées séparément afin de faciliter l'interprétation de leurs résultats respectifs. Seuls les plants qui n'avaient pas été broutés par le cerf au cours de la deuxième saison de croissance ont été inclus dans ces analyses (Tableau 3). Le modèle d'ANOVA comportait les facteurs bloc, lumière (classes 5-10%, 10-15% et 15-25% de lumière disponible) et traitement (avec ou sans compétition) ainsi que les interactions entre ces facteurs. Des ANOVAs ont aussi été effectuées pour déterminer l'effet du traitement de maîtrise de la compétition sur la quantité de lumière disponible à la cime du plant et pour déterminer l'effet de la lumière disponible et de la répression de la compétition sur l'humidité du sol. De plus, l'effet du traitement herbicide sur l'importance de l'herbivorie sur les plants d'arbres a été analysé à l'aide d'une analyse de contingence. Les valeurs de p associées aux facteurs étaient considérées significatives quand elles se trouvaient sous le seuil $\alpha = 0,05$. Les valeurs de p situées entre 0,1 et 0,05 ont aussi été considérées pour l'interprétation des résultats. Le test de comparaison multiple des moyennes de Tukey a été appliqué pour déterminer où se trouvaient les différences significatives. Les ANOVAs ont été effectuées à l'aide du logiciel SAS (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) alors que le logiciel JMP 5.1 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) a été utilisé pour les corrélations, les régressions et l'analyse de contingence. Des

transformations par rang ont été effectuées pour les variables qui ne répondaient pas au critère de normalité et d'homogénéité de la variance.

Une analyse de partitionnement de la variance a aussi été effectuée afin d'estimer la proportion de la variance des variables de croissance (croissance en hauteur et pousse annuelle des deux années) attribuable exclusivement aux conditions environnementales (lumière et compétition), à l'herbivorie (cerf de Virginie et lapin à queue blanche) et à la taille initiale (hauteur et diamètre) des plants. La technique emploie l'analyse canonique de redondance (ACR) partielle afin de contrôler l'effet des autres groupes de facteurs (Borcard et al. 1992). Les ACRs partielles qui pouvaient être testées l'ont été par permutation (9999) des résidus sous modèle réduit. La contribution non-biaisée des différents groupes de variables à l'explication de la variation a été calculée a posteriori par R^2 -ajusté (Legendre et Legendre 1998). Seuls les arbres encore vivants à la fin des deux saisons de croissance ont été considérés pour cette analyse. Les analyses par espèce ont été réalisées à l'aide de la fonction *varpart* de la librairie *vegan* (Oksanen et al. 2005) dans l'environnement R (R Development Core Team 2005).

Résultats

Sur le site d'étude, le recouvrement et la hauteur de la végétation compétitrice du sous-bois étaient relativement homogènes : les corrélations entre ces valeurs et la quantité de lumière disponible n'étaient pas significatives au cours des deux saisons de croissance étudiées. Par contre, la composition floristique de cette végétation compétitrice pouvait varier en fonction de la quantité de lumière disponible. Aucune relation significative n'a été observée entre la quantité de lumière disponible et la croissance en hauteur pour la première saison de croissance (Figure 2). Plus de 90% des plants de *Prunus serotina* ont montré un accroissement en hauteur positif pour la première saison de croissance alors que chez les autres espèces, entre 20% et 65% des plants ont eu un accroissement en hauteur négatif causé par le broutage ou par la mort d'une partie de tige principale.

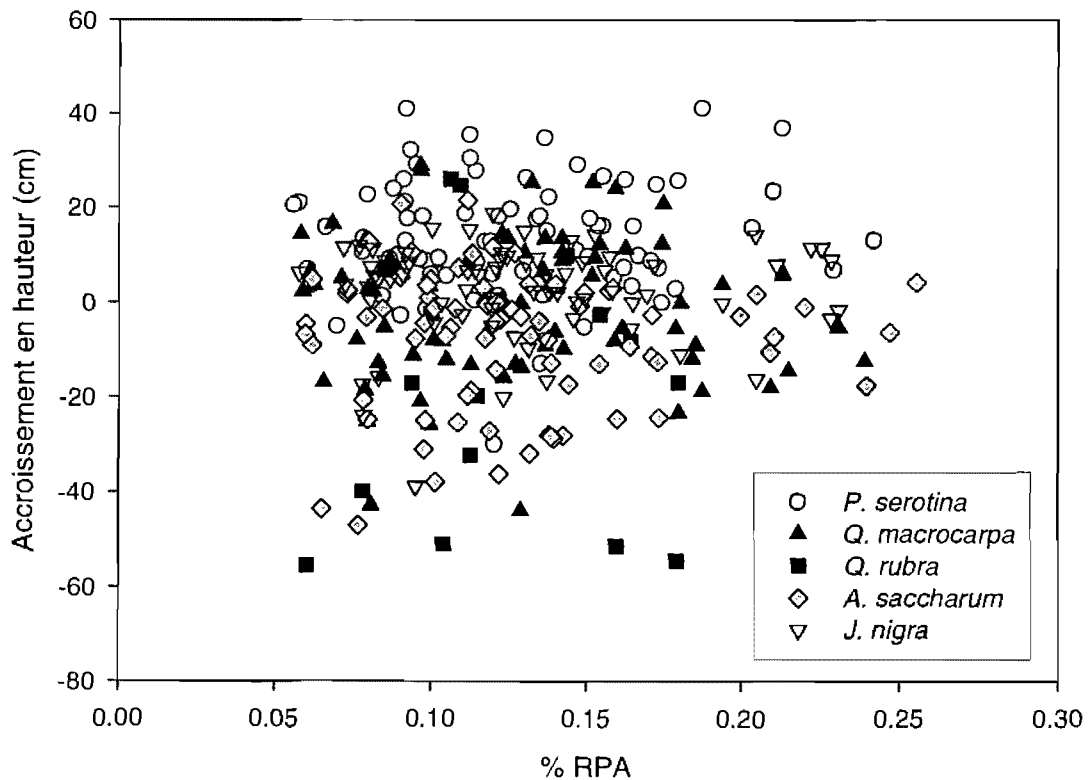


Figure 2. Relation entre la quantité de lumière disponible et l'accroissement en hauteur des plants de cinq espèces étudiées pour la première saison de croissance

Après deux saisons de croissance, le taux de survie moyen des plants était de 97,7%. Les résultats de la deuxième saison de croissance indiquent que la quantité de lumière disponible et le traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice de sous-bois ont eu des effets significatifs sur la hauteur finale et l'accroissement des plants de certaines espèces (Figure 3 et 4). Les plants d'*Acer saccharum* poussant à plus de 15% de lumière disponible ont une hauteur finale plus importante que dans les conditions plus sombres ($F=5,61$; $p = 0,008$) (Figure 3). Chez *Quercus rubra*, une tendance similaire non significative peut être observée ($p=0,07$) (Figure 3). Le traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice a eu un effet négatif sur la hauteur finale des plants de *Quercus macrocarpa* ($F=5,40$; $p=0,03$) et de *Juglans nigra* ($F=5,05$; $p=0,03$) (Figure 3).

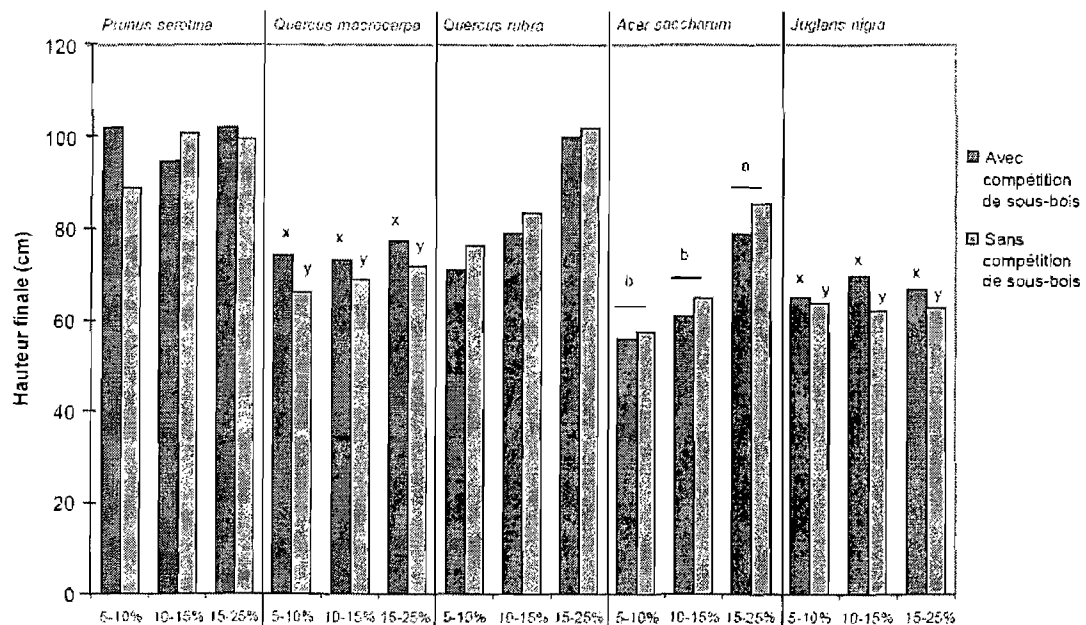


Figure 3. Effets de la lumière disponible et du traitement herbicide sur la hauteur finale des cinq espèces plantées. Les valeurs accompagnées de lettres différentes (par espèce) sont significativement différentes à $p<0,05$.

L'accroissement en hauteur du *Quercus rubra* au cours de la deuxième saison de croissance a été significativement plus élevé dans les conditions de plus de 15% de lumière ($F=13,87$; $p=0,01$) (Figure 4). La moyenne d'accroissement en hauteur d'*Acer*

saccharum augmente en fonction de la lumière disponible, mais l'effet n'est pas significatif ($p=0,07$) (Figure 4). Le traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice a eu un effet négatif sur l'accroissement en hauteur des plants de *Quercus macrocarpa* ($F=4,03$; $p=0,05$) et de *Juglans nigra* ($F=5,45$; $p=0,03$) (Figure 4). On ne discerne aucun effet significatif de la lumière et de la répression de la compétition sur la hauteur finale et l'accroissement en hauteur du *Prunus serotina*. De plus, l'interaction lumière-traitement ne s'est pas avérée significative pour aucune des variables de croissance mesurées.

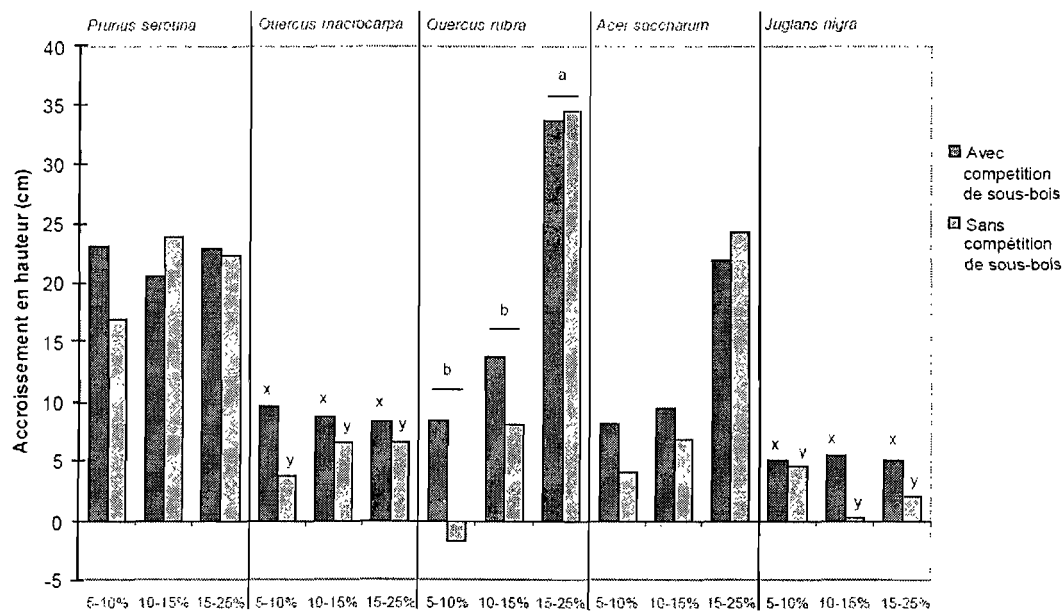


Figure 4. Effets de la lumière disponible et du traitement herbicide sur l'accroissement en hauteur de la deuxième année de croissance des cinq espèces plantées. Les valeurs accompagnées de lettres différentes (par espèce) sont significativement différentes à $p < 0,05$.

Les résultats indiquent que la quantité de lumière disponible et le traitement de répression de la végétation compétitrice ont eu des effets significatifs sur l'accroissement en biomasse racinaire (Figure 5). L'accroissement en biomasse racinaire d'*Acer saccharum* a été significativement influencé par la quantité de lumière disponible ($p=0,05$) (Figure 5). Des tendances similaires ont pu être observées chez *Prunus serotina*, *Quercus macrocarpa* et *Juglans nigra*, mais les différences entre les classes de lumière ne sont pas significatives. La répression de la compétition périphérique aux plants a permis une plus grande croissance de la biomasse racinaire

chez les deux espèces de *Quercus* ($F=5,09$ et $p=0,05$ pour *Q. macrocarpa* et $F=55,26$ et $p=0,0007$ pour *Q. rubra*) (Figure 5).

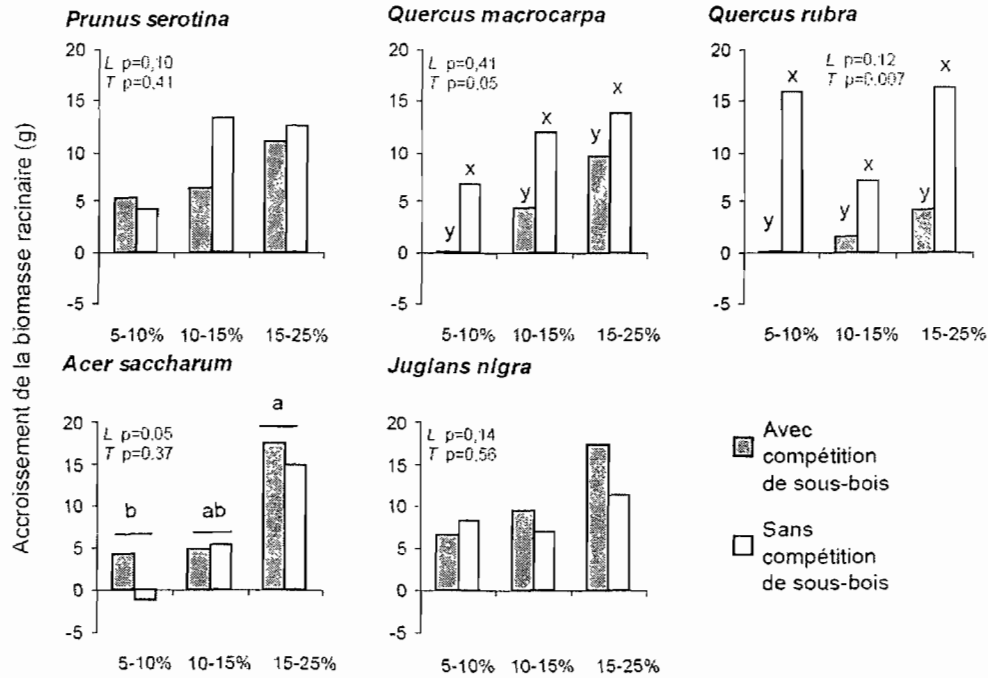


Figure 5. Effet de la lumière et du traitement de répression de la végétation compétitrice sur l'accroissement en biomasse racinaire (g) des cinq espèces étudiées. *L* correspond à l'effet de la lumière et *T* correspond à l'effet du traitement de maîtrise de la végétation compétitrice de sous-bois.

Tableau V. Effet de la classe de lumière et du traitement de répression de la compétition de sous-bois sur la surface foliaire spécifique et la surface foliaire par unité de biomasse du plant pour les cinq espèces (moyennes \pm écart-type)

	<i>Prunus serotina</i>		<i>Q. macrocarpa</i>		<i>Quercus rubra</i>		<i>Acer saccharum</i>		<i>Juglans nigra</i>	
	Sans compétition	Avec compétition	Sans compétition	Avec compétition	Sans compétition	Avec compétition	Sans compétition	Avec compétition	Sans compétition	Avec compétition
SFS (cm²/g)										
5-10%	261,8 \pm 37,4	286,4 \pm 29,9	249,2 \pm 15,1	248,1 \pm 19,7	173,8 \pm 6,2	215,2 \pm 6,7	260,4 \pm 29,3	264,3 \pm 26,2	360,9 \pm 47,3	376,0 \pm 54,2
10-15%	266,1 \pm 16,2	250,1 \pm 12,5	217,4 \pm 34,5	227,8 \pm 22,9	214,6 \pm 13,3	201,2 \pm 22,5	239,1 \pm 18,1	236,5 \pm 18,0	341,8 \pm 60,7	325,5 \pm 71,4
15-25%	238,6 \pm 10,7	291,6 \pm 44,1	231,8 \pm 29,1	226,4 \pm 39,5	211,3 \pm 9,8	204,4 \pm 33,1	259,5 \pm 31,1	288,3 \pm 30,0	326,2 \pm 26,6	309,8 \pm 45,0
Moyenne	256,3 \pm 21,4_y	274,3 \pm 25,8_x	230,2 \pm 26,2	231,9 \pm 27,4	203,6 \pm 9,8	205,5 \pm 20,8	247,5 \pm 26,2	250,0 \pm 24,7	344,2 \pm 44,9	339,1 \pm 56,9
SF/T (cm²/g)										
5-10%	40,2 \pm 5,5	47,6 \pm 4,0	33,6 \pm 11,7	28,6 \pm 5,3	18,3 \pm 1,5_b	37,0 \pm 6,9_b	20,7 \pm 5,8	31,4 \pm 9,0	32,1 \pm 10,7	28,9 \pm 4,0
10-15%	43,1 \pm 11,6	37,9 \pm 8,3	27,2 \pm 16,3	31,5 \pm 10,4	29,7 \pm 4,0_b	28,5 \pm 8,2_b	26,5 \pm 7,8	27,8 \pm 7,8	27,1 \pm 11,8	21,6 \pm 11,3
15-25%	40,1 \pm 9,4	46,7 \pm 13,7	30,8 \pm 5,0	23,3 \pm 6,5	43,2 \pm 5,0_a	42,7 \pm 12,5_a	30,6 \pm 3,3	22,7 \pm 9,6	28,2 \pm 9,2	19,7 \pm 9,9
Moyenne	41,3 \pm 8,8	43,4 \pm 8,7	30,0 \pm 11,0	27,7 \pm 7,4	30,2 \pm 3,5	34,2 \pm 9,2	25,2 \pm 7,7	28,4 \pm 8,8	29,2 \pm 10,6	23,7 \pm 8,4

SFS = surface foliaire spécifique (cm²/g), SF/T = ratio surface foliaire totale : masse totale (cm²/g). Pour chaque espèce, les valeurs d'une même ligne accompagnées de lettres différentes (a, b), ainsi que les valeurs d'une même colonne accompagnées de lettres différentes (x, y) sont significativement différentes à p<0,05.

La quantité de lumière disponible et la répression de la végétation compétitrice de sous-bois ont eu des effets significatifs sur quelques variables morphométriques chez certaines espèces. Chez *Quercus rubra*, le ratio surface foliaire : masse totale du plant (SF/T) et la proportion de biomasse allouée aux feuilles (F/T, résultats non-présentés) étaient significativement plus élevés à plus de 15% de lumière qu'à moins de 15% de lumière (F=10,14 et p=0,02 pour SF/T et F=11,44 et p=0,01 pour F/T) (Tableau V). Avec le traitement de répression de la compétition, la surface foliaire spécifique (SFS) du *Prunus serotina* était plus faible chez les plants sans compétition que chez les plants avec compétition (F=6,79 ; p=0,03) (Tableau V). Les pourcentages moyens de biomasse allouée à chacune des parties du plant à la fin des deux saisons de croissances sont disponibles pour chacune des espèces étudiées au tableau VI. La répartition de la biomasse à la tige et aux racines du *Quercus macrocarpa* a été affectée par la maîtrise de la végétation compétitrice avec un ratio racine:tige 24% plus élevé (F=5,68 ; p=0,04) et une biomasse allouée à la tige (F=8,82 ; p=0,01) 18% plus faible pour les plants sans compétition que pour les plants avec compétition (résultats non-présentés). Pour ce qui est de la proportion de biomasse allouée aux racines et aux racines fines, nous n'avons pas mesuré d'effets significatifs de la lumière et du traitement de répression de la compétition et ce pour les cinq espèces étudiées (Tableau VI). Due à la difficulté inhérente associée à la récolte des racines en milieu naturel et malgré un sol sablonneux facilitant l'extraction du système racinaire des plants, les données concernant la proportion de racines fines demeurent imprécises puisqu'il nous a été impossible de récolter avec certitude la totalité de celles-ci.

Tableau VI. Pourcentage de la biomasse (moyenne \pm écart-type) allouée à chaque partie de l'arbre chez les plants des cinq espèces étudiées

	F/T	B/T	Ti/T	R/T	Rf/T
<i>Prunus serotina</i>	16 \pm 3	8 \pm 4	33 \pm 5	42 \pm 6	13 \pm 3
<i>Quercus macrocarpa</i>	12 \pm 4	4 \pm 2	33 \pm 6	51 \pm 6	8 \pm 2
<i>Quercus rubra</i>	16 \pm 4	7 \pm 5	33 \pm 6	44 \pm 8	6 \pm 2
<i>Acer saccharum</i>	11 \pm 3	4 \pm 3	37 \pm 7	47 \pm 7	15 \pm 4
<i>Juglans nigra</i>	7 \pm 3	1 \pm 1	32 \pm 6	58 \pm 7	10 \pm 3

F/T = ratio masse de feuilles : masse totale, B/T = ratio masse de branches : masse totale, Ti/T = ratio masse de tige : masse totale, R/T = ratio masse de racines : masse totale, Rf/T = ratio masse de racines fines : masse totale.

La quantité de lumière disponible et le traitement de répression de la végétation compétitrice n'ont pas eu d'influence significative sur l'humidité du sol au cours de la

deuxième saison de croissance. La répression de la compétition a eu pour effet d'augmenter légèrement le pourcentage moyen de lumière disponible à la cime des plants et à 50 cm du sol, mais cette augmentation de 2% n'est pas significative ($p=0,13$). De plus, aucune différence significative n'a été observée en ce qui concerne l'herbivorie par le cerf de Virginie entre les plants traités et non traités par herbicide des cinq espèces étudiées.

Les résultats de l'analyse du partitionnement de la variance montrent que la taille initiale, la lumière et la compétition ainsi que l'herbivorie expliquent une partie significative de la variation de croissance en hauteur observée au cours de la phase d'établissement d'une plantation sous couvert (Tableau VII). Même après deux ans en sous couvert, la taille initiale des plants continue d'expliquer la plus importante partie de la variation en croissance chez les cinq espèces étudiées. La hauteur et le diamètre initial des plants ont influencé positivement l'accroissement au cours des deux saisons de croissance analysées ainsi que la hauteur finale des arbres plantés à la fin de l'étude. Bien que l'effet de la lumière et de la compétition explique une faible proportion de la variation observée, cette proportion s'avère significative chez toutes les espèces sauf chez *Quercus macrocarpa* (Tableau VII). Les résultats nous indiquent que *Quercus rubra* est l'espèce dont la croissance est la mieux expliquée par les variables environnementales de lumière et de compétition. L'herbivorie par le cerf de Virginie et le lapin à queue blanche demeure un facteur important qui a influencé négativement la croissance des cinq espèces étudiées à des degrés divers. Notons que, pour toutes les espèces, la fraction non-expliquée par le modèle demeure importante (Tableau VII).

Tableau VII. Partitionnement de la variance (R^2_a) et analyses canoniques de redondances partielles de l'effet de la taille initiale, de la lumière et de la compétition et de l'herbivorie sur la croissance en hauteur des plants par espèce au cours de la phase d'établissement.

	Toutes les fractions	Taille initiale	Lumière et compétition	Herbivorie
<i>Prunus serotina</i>	0,10***	0,07***	0,01*	0,02**
<i>Quercus macrocarpa</i>	0,37***	0,27***	0,00	0,08***
<i>Quercus rubra</i>	0,41***	0,18***	0,11***	0,12***
<i>Acer saccharum</i>	0,21***	0,16***	0,02**	0,04***
<i>Juglans nigra</i>	0,38***	0,32***	0,01**	0,03***

*** $p<0.001$, ** $p<0.01$, * $p<0.05$.

Discussion

Les résultats obtenus pour les deux premières années d'établissement en plantation sous couvert montrent d'importantes différences interspécifiques quant à l'effet de la lumière et de la maîtrise de la végétation compétitrice basse sur la croissance, la morphologie foliaire et la répartition de la biomasse des espèces. Les résultats ne correspondent pas toujours à nos hypothèses de départ ou aux théories généralement acceptées concernant l'adaptation des espèces aux conditions de lumière et de compétition. D'autres facteurs, comme l'herbivorie ou la taille initiale des plants, permettront d'expliquer une part de ces divergences.

La lumière influence la croissance en hauteur et la croissance racinaire durant la phase d'établissement

Dès la fin de la deuxième saison de croissance sous couvert, l'accroissement en hauteur ou la hauteur finale du chêne rouge et de l'érable à sucre se sont avérés plus élevés quand la disponibilité de la lumière était supérieure à 15%. Il est reconnu que chez les plantes et les semis, une augmentation de l'intensité lumineuse entraîne des taux de photosynthèse plus importants et donc, de meilleurs gains en carbone et une croissance plus importante (Bazzaz 1979, Canham 1988, Ellsworth et Reich 1992). Par contre, certains chercheurs ont montré que la croissance en hauteur des arbres nouvellement plantés est souvent faible et limitée parce que le plant n'est pas adapté aux conditions environnementales du site de plantation et parce que sa croissance en hauteur dépend préalablement d'une bonne croissance du système racinaire pour capter efficacement les ressources du sol auxquelles il a un accès limité (Burdett 1990, Brand 1991, Grossnickle 2005, Watson 2005). D'ailleurs, parmi les facteurs qui indiquent qu'un plant s'est remis du choc de transplantation, on reconnaît le retour à un taux de croissance comparable à celui d'un arbre non transplanté (Gilman et Beeson 1996) et un effet de la variation des conditions environnementales du site sur le développement des plants (Rietveld 1989). Chez le chêne rouge et l'érable à sucre, on note que, dès la deuxième saison de croissance, les plants sont bien établis puisque les parties aériennes

réagissent aux conditions environnementales du site, plus particulièrement à une augmentation de l'intensité lumineuse.

L'accroissement en hauteur du chêne rouge a été environ cinq fois plus important à plus de 15% de lumière disponible (34 cm) que dans les deux autres classes de lumière (7 cm) alors qu'il était trois fois plus élevé chez l'érable à sucre (23 cm à plus de 15% de lumière et 7 cm dans les deux autres classes de lumière). Les espèces tolérantes à l'ombre, comme l'érable à sucre, peuvent croître sous divers régimes lumineux, mais elles répondent généralement de manière moins prononcée à une augmentation de la disponibilité de cette ressource (Beaudet et Messier 1998, Beaudet et al. 2000, Messier et Nikinmaa 2000). Ceci est en accord avec les résultats comparés d'accroissement en hauteur de l'érable à sucre et du chêne rouge de notre étude. Gottschalk (1985) et Paquette et al. (2006a) avaient aussi démontré que les plants de chêne rouge obtenaient une meilleure croissance à près de 20% de lumière disponible qu'en conditions de lumière plus faible, mais ces résultats étaient obtenus à la 6^{ième} saison de croissance après la plantation sous couvert. L'accroissement en hauteur plus important des chênes rouges évoluant à plus de 15% de lumière était associé à une biomasse de feuilles et à une surface foliaire plus élevées permettant aux plants de réaliser plus de photosynthèse et de meilleurs gains en carbone. Alors que la biomasse totale moyenne des plants de chêne rouge est 33% plus élevée à plus de 15% de lumière disponible, la biomasse de feuilles et la surface foliaire sont deux fois plus importantes. Lors d'une étude en conditions de lumière très contrastées, Walters et al. (1993a) ont mesuré que le pourcentage de biomasse allouée aux feuilles tend à être plus élevé chez les plants qui se développent sous un régime de lumière faible qu'en lumière forte. Dans les conditions de lumière étudiées, nous avons observé une tendance différente à la fin de la deuxième saison de croissance : le chêne rouge a alloué plus de biomasse à ses feuilles dans la classe de lumière la plus élevée (15 à 25%) qu'en conditions de lumière inférieures à 15%. Une augmentation de l'allocation aux feuilles avec l'augmentation de la taille du plant a déjà été observée chez le bouleau jaune (Messier et Nikinmaa 2000), une espèce de tolérance intermédiaire à l'ombre tout comme le chêne rouge. D'autre part, le chêne rouge a doublé sa surface foliaire par unité de biomasse à

plus de 15% de lumière sans modifier sa surface foliaire spécifique. Une surface foliaire élevée par unité de biomasse du plant diminue le coût respiratoire par unité de surface foliaire (Lambers et Poorter 1992). Cela permet au plant de faire des gains en carbone plus importants qui pourront être alloués à la croissance en hauteur. Les espèces de tolérance intermédiaire à l'ombre démontrent fréquemment des adaptations morphologiques rapides à leur environnement de croissance (Beaudet et Messier 1998, Messier et Nikinmaa 2000). De plus, une importante plasticité des traits morphologiques des feuilles coïncide avec une croissance relative importante (Reich et al. 1998).

Ellsworth et Reich (1992) ont constaté que l'acclimatation photosynthétique de l'érable à sucre à des conditions de lumière forte se faisait à faible intensité lumineuse, soit environ à 15% de lumière. Chez cette espèce, la plus forte croissance observée dans la classe supérieure de lumière n'est pas associée à une modification de la surface foliaire spécifique ou de la répartition de la biomasse. Elle pourrait simplement s'expliquer par le fait que les plants d'érable à sucre ont réalisé une plus grande activité photosynthétique dans la classe de lumière la plus élevée ou qu'ils ont disposé leur appareil foliaire de façon plus efficace en zones plus lumineuses qu'en zones plus ombragées leur permettant ainsi de capter plus efficacement la lumière (Canham 1988, Beaudet et Messier 1998). Une plus grande quantité de lumière a aussi favorisé un développement plus important du système racinaire des plants d'érable à sucre favorisant ainsi un meilleur établissement et une meilleure croissance en hauteur (Grossnickle 2005). D'autres chercheurs ont aussi observé que l'augmentation de l'intensité lumineuse avait un effet positif sur la masse racinaire (Van Den Driessche 1987, Fitter et al. 1998) et sur la croissance de nouvelles racines (Noland et al. 1997) chez des conifères nouvellement plantés. Cheng (2005) précise que les effets positifs de la lumière sur la masse du système racinaire sont probablement indirects et dus à une augmentation de la taille de l'arbre en fonction des conditions lumineuses.

Chez les trois autres espèces étudiées, nous aurions pu nous attendre à observer des différences marquées de croissance en fonction de l'augmentation de l'intensité

lumineuse, notamment chez le cerisier tardif et le noyer noir, deux espèces intolérantes à l'ombre. Pour ces deux espèces, il est probable que la quantité de lumière disponible dans la classe la plus élevée (18% en moyenne) ne soit pas suffisante pour maximiser leur gain en carbone et croître de façon plus importante au stade d'établissement. Dans une étude sur les effets de l'intensité lumineuse sur la croissance de plusieurs espèces de feuillus, Gottschalk (1985) avait observé que la croissance des semis de cerisier était plus importante lorsque la quantité de lumière disponible était supérieure à 20%. Une faible réponse du cerisier à une augmentation de la ressource lumineuse dans une plantation sous couvert de six ans a aussi été observée par Paquette et al. (2006a). Malgré le stress associé à la transplantation, les plants de cerisier ont eu une croissance initiale relativement élevée dans les trois classes de lumière étudiée ici. Plusieurs études ont montré que les espèces intolérantes à l'ombre maintiennent un taux de croissance élevé en conditions de faible lumière, contrairement aux espèces tolérantes à l'ombre qui adaptent leur taux de croissance afin de maximiser leur survie à long terme (Givnish 1988, Kitajima 1994, Kobe et al. 1995, Walters et Reich 1996, Beaudet et Messier 1998). Chez le noyer noir, la croissance initiale en hauteur s'est avérée faible dans toutes les conditions lumineuses. Dans une plantation en arbustaie, le noyer noir a connu une meilleure croissance en hauteur lors d'un dégagement complet de la végétation qui a eu pour effet d'augmenter la quantité de lumière disponible à la cime du plant à 70% (Fournier et al. 2007). Il est donc probable que l'accroissement en hauteur du noyer ait aussi été limité par la faiblesse de l'intensité lumineuse sous le couvert du site d'étude. Bien que la croissance épigée ne fût pas influencée par les conditions de lumière auxquelles le cerisier tardif et le noyer noir ont été soumis, l'accroissement du système racinaire avait tendance à être supérieur à plus de 15% de lumière (tendance non-significative). Cet effet laisse présager qu'une disponibilité de lumière supérieure à celle analysée pourrait favoriser davantage l'établissement du cerisier et du noyer sous couvert.

Chez le chêne à gros fruits, une espèce de tolérance intermédiaire à l'ombre comme le chêne rouge, la quantité de lumière disponible n'a pas influencé la croissance en hauteur des arbres plantés. Le chêne à gros fruits atteint sa capacité

photosynthétique maximale à $400 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Hamerlynck et Knapp 1994) ce qui correspond à environ 25% de lumière dans notre région ($1600 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Routhier et Lapointe 2002). Même dans les zones les plus lumineuses de notre site, le chêne à gros fruits n'a probablement pas pu atteindre sa capacité photosynthétique maximale, ce qui a limité ses gains en carbone et sa croissance en hauteur. Il est également possible que les résultats de croissance peu différenciés de l'espèce soient liés à sa stratégie d'établissement particulière: le chêne à gros fruits investirait une importante partie de ses ressources en carbone dans le développement d'un système racinaire étendu et profond (Bragg et al. 1993). Cette espèce présentait d'ailleurs un ratio racine : tige élevé au moment de la plantation ($1,6 \pm 0,4$) et à la fin de la deuxième saison de croissance ($1,4 \pm 0,4$), mais cette variable n'était pas influencée par la quantité de lumière disponible sur le site.

La maîtrise de la végétation compétitrice basse n'influence pas la croissance durant la phase d'établissement

Les effets de la maîtrise de la végétation compétitrice sur l'accroissement des arbres plantés ont été nuls ou négatifs selon l'espèce. Ces résultats sont contraires à nos hypothèses de départ qui associaient une meilleure croissance des plants à une diminution de la compétition pour les ressources du sol, notamment dans les zones les plus lumineuses. Comme nous n'avons pas détecté d'effet de l'intensité lumineuse sur le recouvrement et la hauteur de la végétation compétitrice, les interactions entre les facteurs lumière et compétition basse ne se sont pas avérées significatives. La relative faiblesse de la ressource lumineuse sur notre site d'étude a limité la hauteur et le recouvrement moyens de la végétation herbacée et arbustive à la périphérie du plant à 36 cm et à 67%. D'ailleurs, la répression de la végétation compétitrice n'a augmenté que de 2% la quantité de lumière disponible à la cime du plant et à 50 cm du sol et elle n'a pas influencé l'humidité du sol. Même après plusieurs jours sans pluie au cours de la deuxième saison de croissance, les taux d'humidité du sol mesurés étaient rarement inférieurs à 20%/vol, indiquant que l'eau n'était probablement pas une ressource limitante pour les plants. Bien que le traitement ait éliminé la compétition arbustive et

herbacée à la périphérie des plants, la compétition racinaire entre les plants et les arbres dominants du peuplement est demeurée présente tout au long de l'étude. Cependant, tel que mentionné par Ricard et al. (2003), les effets de la compétition racinaire des arbres dominants sur la croissance des semis en sous-bois sont faibles sur les sites riches et la quantité de lumière disponible demeure le facteur ayant le plus d'influence sur la croissance des semis.

Les effets négatifs du traitement de répression de la végétation compétitrice sur la croissance du chêne à gros fruits et du noyer noir auraient pu être attribués à un effet d'étiollement des plants témoins gainés par une végétation compétitrice. Toutefois, nous n'avons pas mesuré de différences entre les rapports hauteur/diamètre des plants traités ou non par herbicide chez ces deux espèces. Notons que chez le noyer noir, une importante proportion de la variance en croissance observée est attribuable à la taille initiale des plants. Nous avons estimé que les plants de noyer avec compétition avaient une biomasse racinaire initiale moyenne légèrement plus élevée (+13%) au moment de la plantation que les arbres traités par herbicide. Ceci pourrait expliquer l'effet positif apparent de la végétation compétitrice basse sur l'accroissement en hauteur du noyer noir, une espèce pourtant reconnue pour être sensible à la compétition (Williams 1990). Dans le cas du chêne à gros fruits, les plants qui allaient recevoir le traitement de répression de la compétition ont subi plus de dommages par le lapin à queue blanche au cours de l'hiver précédent le traitement. Bien que les différences entre les longueurs de tige perdues chez les arbres traités (12 ± 2 cm) et témoins (8 ± 2 cm) ne soient pas significatives, elles pourraient tout de même expliquer la supériorité de la croissance épigée et racinaire des plants témoins et la supériorité de la croissance racinaire des plants sans compétition à la fin de la deuxième saison de croissance. L'herbivorie a également influencé la répartition de la biomasse du chêne à gros fruits en augmentant le ratio racine/tige et en diminuant la proportion de biomasse allouée à la tige (résultats non présentés). Gill (1992) et Drexhage (2003) ont montré que le broutage augmentait le ratio racine:tige de plusieurs espèces. Une accumulation importante de biomasse dans le système racinaire des plants qui ont subi les effets récurrents du broutage permet d'emmagasiner des réserves d'amidon qui peuvent s'avérer essentielles pour la

production de rejets et la croissance (Crow 1988). Chez le chêne rouge, la biomasse racinaire initiale estimée des plants sans compétition de sous-bois était légèrement supérieure (+6%) à ceux avec compétition au moment de la plantation. Cette différence initiale, cumulée aux dommages causés par le lapin à queue blanche, serait responsable de l'accroissement en biomasse racinaire accru du chêne rouge en l'absence de végétation compétitrice.

L'absence d'effets positifs du traitement de maîtrise de la végétation compétitrice nous indique que la compétition entre les plants et la végétation herbacée et arbustive était relativement faible sur notre site d'étude. En conditions de faible lumière, plusieurs études n'ont pas réussi à déceler un effet important de la diminution de la compétition souterraine suite à la répression de la compétition de sous bois (Teclaw et Isebrands 1993, Gordon et al. 1995, Buckley et al. 1998, George et Bazzaz 1999, Ricard et al. 2003, Curt et al. 2005) ou à l'utilisation de tranchées (Casper et Jackson 1997, Ricard et al. 2003), sur la croissance de semis ou d'arbres plantés. En plantation sous couvert d'un peuplement mature de chênes rouges, Lorimer et al. (1994) ont montré que l'enlèvement de la végétation périphérique d'une hauteur supérieure à 1,5 mètre augmentait la croissance en hauteur des plants de chênes rouges et de chênes blancs, mais que la maîtrise de la végétation compétitrice basse avait peu d'influence sur la croissance. L'effet positif observé fut attribué à une augmentation de la lumière disponible pour les arbres plantés et non pas à une diminution de la compétition pour les ressources du sol. D'autres chercheurs ont, par ailleurs, démontré que la lumière n'était pas la seule ressource limitant la croissance des plants sous couvert et que la compétition souterraine pour l'eau ou les éléments nutritifs avait aussi un rôle important à jouer, mais seulement quand les ressources du sol sont limitées (Kolb et Steiner 1990, Smidt et Puettmann 1998, Coomes 2000, Spetich et al. 2002, Beckage et Clark 2003, Lindh et al. 2003). Bien que l'accès aux ressources du sol soit limité au cours de la phase d'établissement, la répression de la compétition de sous-bois n'a pas accru la croissance des arbres plantés dans notre étude, nous laissant croire que les herbacées et les arbustes à la périphérie des plants n'entraient pas en compétition directe pour les ressources du sol avec les plants. Dans de jeunes peuplements post-agricoles, il est

possible que la faible abondance d'espèces arbustives tolérantes à l'ombre en sous-bois permette de limiter les interventions de répression de la végétation compétitrice, en comparaison aux peuplements matures présentant une strate importante d'arbustes tolérants à l'ombre abordés par Lorimer et al. (1994).

Les arbres nouvellement plantés montrent peu de plasticité en fonction de leur environnement de croissance

La morphologie foliaire et la répartition de la biomasse ont été peu influencées par le gradient de lumière et le traitement de maîtrise de la végétation compétitrice chez les espèces étudiées. Une des réponses les plus fréquemment observées suite à une augmentation de la quantité de lumière disponible est la diminution de la surface foliaire spécifique (Björkman 1981, Jurik 1986, Lambers et Poorter 1992). Nous n'avons pas observé une tendance marquée quant à cet effet chez les cinq espèces étudiées. Seul le cerisier tardif présentait une surface foliaire spécifique plus faible chez les plants sans compétition de sous bois que chez les plants avec compétition. La maîtrise de la végétation de sous-bois a eu pour effet d'augmenter légèrement la quantité de lumière disponible à 50 cm et à la cime des plants pour toutes les espèces. Les espèces intolérantes à l'ombre, comme le cerisier, montrent souvent une plus grande plasticité de leur surface foliaire spécifique en fonction d'un gradient de lumière que les espèces tolérantes (Latham 1992, Walters et al. 1993a, Abrams et Mostoller 1995, Kaelke et al. 2001).

La plupart des études sur l'adaptation morphologique des végétaux aux conditions lumineuses proposent des gradients de lumière très larges ou des conditions lumineuses très contrastées (Goulet et Bellefleur 1986, Lambers et Poorter 1992, Bonser et Aarssen 1994, Abrams et Mostoller 1995, Beaudet et Messier 1998, Montgomery 2004). Les moyennes de classe du gradient de lumière exploité dans notre étude passaient de 8% à 18%. Il est possible qu'une augmentation de 10% de lumière ne parvienne pas à induire les adaptations morphologiques typiquement observées chez les espèces étudiées dans des conditions lumineuses beaucoup plus contrastées. Par contre,

en forêt naturelle, il n'est pas rare d'observer des adaptations morphologiques chez les semis évoluant dans des conditions lumineuses semblables (Canham 1988, Ellsworth et Reich 1992). Bien que nous ayons observé peu de modifications au niveau de la morphologie foliaire chez les arbres plantés, l'augmentation de la productivité en fonction de la lumière observée chez certaines des espèces pourrait avoir été causée par des adaptations physiologiques ou architecturales, deux aspects importants de l'adaptation au milieu de croissance qui influencent les gains en carbone, mais qui n'ont pas été abordés dans notre étude. De plus, le choc de transplantation que subissent les plants suite à la plantation affecte la croissance (Burdett et al. 1984, Watson 2005) et probablement la capacité à s'adapter à un nouvel environnement. Ce choc est causé par une réduction importante du système racinaire qui résulte en un déséquilibre entre la tige et le système racinaire du plant. Struve et Joly (1992) ont observé que, pour survivre au choc de transplantation, les chênes rouges transplantés réduisent leur surface foliaire afin de diminuer leurs besoins et leurs pertes en eau. Les arbres nouvellement plantés ne sont donc peut-être pas en mesure de s'adapter à leurs nouvelles conditions de croissance puisqu'ils doivent, au même moment, mettre en place certaines adaptations morphologiques afin de diminuer le stress hydrique découlant de la plantation.

Le modèle du partitionnement optimal stipule que les plantes répondent aux variations dans leur environnement de croissance en répartissant la biomasse entre les différentes structures de façon à optimiser la capture de la ressource la plus limitante afin de maximiser sa croissance (Garnier 1991, Bonser et Aarssen 1994, Pearcy et Sims 1994). Par exemple, quand la lumière est limitante, plus de biomasse est allouée à la tige et aux feuilles et moins de biomasse est allouée aux racines (Walters et al. 1993a, Pearcy et Sims 1994, Shipley et Meziane 2002). Toutefois, la quantité de lumière disponible et la compétition n'ont pas eu les effets escomptés sur la répartition de la biomasse mesurée à la seconde année de croissance sous couvert. Seuls les plants de chêne rouge ont montré une certaine plasticité (F/T, SF/T) en fonction des conditions environnementales auxquelles ils ont été soumis. Plusieurs études n'ont pas décelé de différences significatives dans la répartition de la biomasse en fonction de la lumière

(Kolb et Steiner 1990, Reich et al. 1998, Kaelke et al. 2001) ou de la compétition herbacée (Kaelke et al. 2001, Machado et al. 2003) chez des arbres feuillus soumis à différentes conditions de croissance. Dans le cas des arbres plantés, deux saisons de croissance ne sont peut-être pas suffisantes pour que se réalisent des modifications significatives de répartition de la biomasse spécifiquement associées au nouveau milieu de croissance. La répartition de la biomasse aux différentes structures de l'arbre serait beaucoup moins plastique que la morphologie foliaire et racinaire, la disposition de l'appareil foliaire ou la physiologie (Aerts et al. 1991, Beaudet et Messier 1998, Curt et al. 2005). De plus, plusieurs études ont signalé l'importance de considérer le développement ontogénique lors de l'étude de la répartition de la biomasse en fonction d'un gradient de ressource puisque la majorité des différences de répartition observées peuvent être expliquées par les variations de la taille du plant (Gedroc et al. 1996, McConnaughay et Coleman 1999, Van Hees et Clerkx 2003, Curt et al. 2005, Coll et al. 2007).

La croissance du système racinaire au cours des premières saisons de croissance est extrêmement importante pour la survie des plants puisqu'elle permet d'éviter le stress hydrique qui peut survenir lors de l'établissement des arbres nouvellement plantés (Burdett et al. 1983, Burdett 1990, Grossnickle 2005). Le carbone utilisé dans la formation de nouvelles racines au cours de la première saison de croissance provient en majeure partie des produits de la photosynthèse réalisée au cours de cette même période (Van Den Driessche 1987, Noland et al. 1997) d'où l'importance de mettre en place des conditions environnementales qui permettront aux arbres nouvellement plantés de maximiser leur croissance racinaire. Sur notre site d'étude, maintenir les conditions lumineuses à près de 18% favorisait de meilleurs accroissements racinaires et épigés chez plusieurs espèces de feuillus tout en ne nécessitant pas l'usage de techniques de maîtrise de la végétation compétitrice basse.

La multiplicité des facteurs influençant la croissance durant la phase d'établissement d'une plantation sous couvert

Une plus grande intensité lumineuse a contribué à un meilleur établissement des arbres plantés sous le couvert d'un peuplement de feuillus intolérants en favorisant une meilleure croissance du système racinaire. Par contre, plusieurs autres facteurs ont affecté la croissance au cours de cette période. Ce sont les interactions complexes entre les caractéristiques environnementales du site, les herbivores, la taille initiale des arbres plantés et l'espèce considérée, qui influencent la croissance des plants au cours de la phase d'établissement.

Certaines études ont montré que la taille initiale permet de prédire efficacement la performance des plants durant la phase d'établissement (Johnson 1992, Dey et Parker 1997a, Jacobs 2005). D'autres chercheurs se sont intéressés au volume racinaire et à la morphologie initiale du système racinaire comme indicateur de la qualité des plants et de la croissance après la plantation (Rose et al. 1991, Teclaw et Isebrands 1993, Dey et Parker 1997a, Jacobs 2005). Comme la taille de l'arbre influence la grosseur du système racinaire et sa morphologie (Cheng 2005) et que l'accroissement en biomasse racinaire est positivement corrélé à la croissance en hauteur des espèces étudiées, il est donc normal que la taille initiale des plants demeure le facteur qui influence la plus la croissance des plants durant la phase d'établissement.

Les plants ont subi des dommages causés par le cerf de Virginie et le lapin à queue blanche malgré l'application fréquente d'un répulsif au cours des deux saisons de croissance. Chez les cinq espèces étudiées et lorsque les analyses incluent les plants broutés, l'herbivorie explique une proportion de la variance en croissance observée plus importante que les conditions de lumière et de compétition. L'herbivorie est un facteur reconnu pour réduire les succès d'établissement d'une plantation (Gordon et al. 1995, Gillespie et al. 1996). L'intensité des dommages infligés à la régénération naturelle et artificielle varie en fonction de la densité des herbivores, des espèces d'arbre présentes et de l'existence d'autres sources de nourriture (Harmer et Gill 2000, Côté et al. 2004).

De plus, Gordon et al. (1995) et Buckley et al. (1998) soupçonnent que la maîtrise de la végétation périphérique puisse rendre les plants plus susceptibles aux dommages liés à l'herbivorie surtout en présence d'une forte densité de cerfs de virginie (*Odocoileus virginianus* Zimmerman). D'ailleurs, Paquette et al. (2006a) ont montré que la présence d'une strate dense de végétation arbustive autour des plants permettait de protéger ceux-ci des effets négatifs du broutage par le cerf. Par contre, nous n'avons pas observé de résultats similaires dans notre étude. Bien que les plants témoins aient conservé une végétation à leur périphérie, aucune différence significative dans les dommages causés par le cerf a été observée entre les plants avec ou sans compétition. Dans une jeune communauté forestière issue de l'abandon agricole, la végétation à la périphérie du plant ne formait probablement pas une masse assez dense pour décourager le broutage par le cerf. Compte tenu de l'effet important que l'herbivorie a sur la croissance des arbres plantés sous le couvert d'un peuplement de feuillus intolérants, des mesures devront être prises pour s'assurer de limiter les effets du broutage et de l'herbivorie afin de garantir le succès à long terme d'un tel type de plantation.

Conclusion et recommandations

Cette étude démontre que les jeunes communautés forestières qui se sont développées suite à l'abandon de terres agricoles marginales présentent des conditions qui peuvent être favorables à l'enrichissement par la plantation sous couvert. La disponibilité de la lumière et le niveau de compétition de ces jeunes forêts assurent la survie et la croissance au cours des deux premières années de développement d'une régénération artificielle d'arbres feuillus. Ces conditions permettent un développement du système racinaire qui fait suite au choc de transplantation, ce qui permettrait aux plants de bien répondre à une prochaine ouverture du couvert forestier.

Durant la première saison de croissance, les arbres plantés répondent peu à leur environnement de croissance. Dès la deuxième saison de croissance, certaines espèces, comme le chêne rouge et l'érable à sucre, profitent d'une augmentation de la ressource lumineuse à des niveaux de 15% à 25% où ils obtiennent de meilleures croissances épigée et racinaire. Cet effet de la lumière n'est pas nécessairement accompagné d'adaptations marquées au niveau de la morphologie foliaire et de la répartition de la biomasse aux différentes parties du plant.

Puisque le chêne rouge et l'érable à sucre ont répondu à une augmentation de l'intensité lumineuse dès la deuxième saison de croissance et que, chez les autres espèces étudiées, la quantité de lumière présente dans le peuplement était probablement insuffisante pour favoriser de meilleurs gains en croissance, des interventions sylvicoles pourraient être mises en place dès la phase d'établissement pour accroître la croissance initiale d'arbres plantés. Dans de jeunes communautés forestières post-agricoles où la compétition de sous-bois potentielle est faible, les arbres plantés pourraient bénéficier d'ouvertures plus importantes de la canopée dès la plantation. Ces pratiques devraient viser l'obtention d'un climat lumineux moyen supérieur à 15%, mais inférieur à 50% puisque des niveaux de lumière plus élevés n'améliorent généralement pas la croissance et la survie des arbres plantés en forêts tempérées comme dans d'autres biomes

(Paquette et al. 2006b). Toutefois, il faudra surveiller la croissance de la végétation compétitrice de sous-bois qui profitera elle aussi de l'augmentation de la ressource lumineuse pour se développer.

Les résultats obtenus ont fait ressortir qu'à moins de 25% de lumière disponible et en l'absence d'une strate dominante arbustive tolérante à l'ombre, le gradient de lumière naturel des jeunes communautés forestières post-agricoles peut favoriser l'établissement des plants sans avoir recours à l'utilisation de méthodes de répression de la végétation compétitrice. Cependant, il est important de souligner que plusieurs autres facteurs ont un impact sur la croissance des plants au cours des deux premières saisons de croissance et qu'il faut en tenir compte pour s'assurer du succès à long terme de l'enrichissement par la plantation sous couvert de peuplements de feuillus intolérants. La taille initiale du plant et de son système racinaire ainsi que l'herbivorie peuvent avoir relativement plus d'influence sur la croissance des arbres plantés que la lumière et la compétition qui sont maîtrisées par les interventions d'aménagement. La protection des plants, l'utilisation de plants de plus forte dimension et des niveaux de lumière adéquats conditionneraient le succès de la plantation sous couvert.

En plus de mener à la production à long terme de bois de qualité, l'enrichissement de jeunes peuplements forestiers pauvres en régénération naturelle aurait aussi pour effet de diminuer les risques de conversion de ces communautés à un usage non-forestier en leur redonnant une valeur économique et écologique. Compte tenu des importantes pertes de superficie qu'ont subi les forêts tempérées de l'Est de l'Amérique du Nord et de la concurrence accrue dans l'industrie forestière mondiale, il demeure important de mettre en place ce type de stratégies de réhabilitation qui permet de répondre à nos objectifs de production future tout en maintenant des structures et des processus naturels dans des écosystèmes forestiers perturbés par l'activité humaine.

Bibliographie

- Abrams, M. D., et S. A. Mostoller. 1995. Gas-exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology* **15**(6):361-370.
- Ådjers, G., S. Hadenggan, J. Kuusipalo, K. Nuryanto, et L. Vesa. 1995. Enrichment planting of dipterocarps in logged-over secondary forests: effect of width, direction and maintenance method of planting line on selected *Shorea* species. *Forest Ecology and Management* **73**(1-3):259-270.
- Aerts, R., R. G. A. Boot, et P. J. M. van der Aart. 1991. The relation between above- and below ground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* **87**:551-559.
- Agestam, E., P.-M. Ekö, U. Nilsson, et N. T. Welander. 2003. The effect of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of *Fagus sylvatica* in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* **176**:61-73.
- Balandier, P., C. Collet, J. H. Miller, P. E. Reynolds, et S. M. Zedaker. 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* **79**(1):3-27.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecological Systematics* **10**:351-371.
- Beaudet, M., et C. Messier. 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* **28**:1007-1015.
- Beaudet, M., C. Messier, D. W. Hilbert, E. Lo, Z. M. Wang, et M. J. Lechowicz. 2000. Leaf- and plant-level carbon gain in yellow birch, sugar maple and beech seedlings from contrasting forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research* **30**:390-404.
- Beckage, B., et J. S. Clark. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* **84**(7):1849-1861.
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. Pages 57-108 in O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, et H. Ziegler, editors. *Physiological Plant Ecology I*, Encyclopedia of Plant Physiology. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 57-108.
- Bonser, S. P., et L. W. Aarssen. 1994. Plastic allometry in young sugar maple (*Acer saccharum*): adaptive response to light availability. *American Journal of Botany* **81**(4):400-406.
- Borcard, D., P. Legendre, et P. Drapeau. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* **73**(3):1045-1055.
- Bouchard, A., et G. Domon. 1997. The transformation of the natural landscapes of the Haut-St-Laurent (Québec) and their implication on future resource management. *Landscape and Urban Planning* **37**:99-107.
- Bouchard, A., et P. F. Maycock. 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. *Le Naturaliste Canadien* **105**:383-415.

- Bragg, W. K., A. K. Knapp, et J. M. Briggs. 1993. Comparative water relations of seedling and adult *Quercus* species during gallery forest expansion in tallgrass prairie. *Forest Ecology & Management* **56**(1-4):29-41.
- Brand, D. G. 1991. The establishment of boreal and sub-boreal conifer plantations - an integrated analysis of environmental-conditions and seedling growth. *Forest Science* **37**(1):68-100.
- Brisson, J., et A. Bouchard. 2003. In the past two centuries, human activities have caused major changes in the tree species composition of southern Québec, Canada. *Ecoscience* **10**(2):236-246.
- Brooks, R. T. 2003. Abundance, distribution, trends, and ownership patterns of early-successional forests in the northeastern United States. *Forest Ecology and Management* **185**(1-2):65-74.
- Buckley, D. S., T. L. Sharik, et J. G. Isebrands. 1998. Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology* **79**(1):65-78.
- Burdett, A. N. 1990. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Canadian Journal of Forest Research* **20**(4):415-427.
- Burdett, A. N., L. J. Herring, et C. F. Thompson. 1984. Early growth of planted spruce. *Canadian Journal of Forest Research* **14**:644-651.
- Burdett, A. N., D. G. Simpson, et C. F. Thompson. 1983. Root development and plantation establishment success. *Plant and Soil* **71**(1-3):103-110.
- Canham, C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* **69**(3):786-795.
- Cann, D. B., P. Lajoie, et P. C. Stobbe. 1948. Étude des sols des Comtés de Shefford, Brome et Missisquoi dans la Province de Québec. Ottawa. 98 pages.
- Carnevale, N. J., et F. Montagnini. 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management* **163**:217-227.
- Casper, B. B., et R. B. Jackson. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecological Systematics* **28**:545-570.
- Cheng, S. 2005. Light and tree size influence belowground development in yellow birch and sugar maple. *Plant and Soil* **270**(1-2):321-330.
- Cogliastro, A., D. Gagnon, et A. Bouchard. 1997. Experimental determination of soil characteristics optimal for the growth of ten hardwoods planted on abandoned farmland. *Forest Ecology and Management* **96**:49-63.
- Cogliastro, A., A. Paquette, M.-A. Vaillancourt, et A. Bouchard. 2004. Enrichissement des peuplements de feuillus intolérants et dégradés: succès de la régénération artificielle en feuillus nobles en fonction de la lumière disponible suite aux travaux d'éclaircie et de dégagement. Institut de Recherche en Biologie Végétale, Montréal. 103 pages.
- Coll, L., P. Balandier, C. Picon-Cochard, B. Prévosto, et T. Curt. 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation differing in light availability and vegetation composition. *Annals of Forest Science* **60**:1-8.
- Coll, L., C. Messier, S. Delagrange, et F. Berninger. 2007. Growth, allocation and leaf gas exchange of hybrid poplar plants in their establishment phase on previously

- forested sites: effect of different vegetation management techniques. *Annals of Forest Science* **64**:275-285.
- Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. 2004. Rapport : Commission d'étude scientifique, technique, publique et indépendante, chargée d'examiner la gestion des forêts du domaine de l'État. Québec. 307 pages.
- Coomes. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* **70**(2):171-207.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault, et D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **35**:113-147.
- Crow, T. R. 1988. Reproductive mode and mechanisms for self-replacement of northern red oak (*Quercus rubra*) - a review. *Forest Science* **34**:19-40.
- Curt, T., L. Coll, B. Prévosto, P. Balandier, et G. Kunstler. 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Annals of Forest Science* **62**:51-60.
- D'Orangeville, L. 2007. Insuffisance de la régénération naturelle dans les jeunes forêts de feuillus du sud du Québec issues de la déprise agricole. Université de Montréal, Montréal. 51 pages.
- D'Orangeville, L., A. Bouchard, et A. Cogliastro. 2008. Post-agricultural forests: Landscape patterns add to stand-scale factors in causing insufficient hardwood regeneration. *Forest Ecology & Management* **255**(5-6):1637-1646.
- de Blois, S., G. Domon, et A. Bouchard. 2001. Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* **16**:421-436.
- Delage, M., N. Soucy-Gonthier, D. Marceau, L. Nicaise Mezui, A. Cogliastro, et A. Bouchard. 2005. Détection et caractérisation des friches pour leur mise en valeur forestière en Montérégie. Institut de recherche en biologie végétale, Réseau Ligniculture Québec, Laboratoire de géomatique et d'analyse spatiale du département de géographie (UdeM), Montréal pages.
- Dey, D. C., et W. C. Parker. 1997a. Morphological indicators of stock quality and field performance of red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings underplanted in a central Ontario shelterwood. *New Forests* **14**:145-156.
- Dey, D. C., et W. C. Parker. 1997b. Overstory density affects field performance of underplanted red oak (*Quercus rubra* L.) in Ontario. *Northern Journal of Applied Forestry* **14**(3):120-125.
- Drexhage, M. 2003. Effects of browsing on shoots and roots of naturally regenerated sessile oak seedlings. *Annals of Forest Science* **60**:173-178.
- Ellsworth, D. S., et P. B. Reich. 1992. Leaf mass per area, nitrogen-content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Functional Ecology* **6**(4):423-435.
- Fitter, A. H., J. D. Graves, G. K. Self, T. K. Brown, D. S. Bogie, et K. Taylor. 1998. Root production, turnover and respiration under two grassland types along a latitudinal gradient: Influence of temperature and solar radiation. *Oecologia* **114**:20-30.

- Fournier, A., A. Bouchard, et A. Cogliastro. 2007. Artificial regeneration of hardwoods in early successional shrub communities using two clearing intensities and herbicide application. *Northern Journal of Applied Forestry* **24**(3):184-191.
- Fredericksen, T. S., B. Ross, W. Hoffman, M. Lester, J. Beyea, M. L. Morrison, et B. N. Jonhson. 1998. Adequacy of natural hardwood regeneration in Northeastern Pennsylvania. *Northern Journal of Applied Forestry* **15**(3):130-134.
- Garnier, E. 1991. Ressource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology and Evolution* **6**:126-131.
- Gedroc, J. J., K. D. M. McConnaughay, et J. S. Coleman. 1996. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology* **10**:44-50.
- Gemmel, P., U. Nilsson, et T. Welander. 1996. Development of oak and beech seedlings planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods in southern Sweden. *New Forests* **12**:141-161.
- George, L. O., et F. A. Bazzaz. 1999. The fern understory as an ecological filter: Growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* **80**(3):846-856.
- Gill, R. M. A. 1992. A review of damage by mammals in North Temperature Forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* **65**:363-388.
- Gillespie, A. R., R. Rathfon, et R. K. Myers. 1996. Rehabilitating a young northern red oak planting with tree shelters. *Northern Journal of Applied Forestry* **13**:24-29.
- Gilman, E. F., et R. C. Beeson. 1996. Nursery production method affects root growth. *Journal of Environmental Horticulture* **14**:88-91.
- Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**:63-92.
- Gordon, A. M., J. A. Simpson, et P. A. Williams. 1995. Six-year response of red oak seedlings planted under a shelterwood in central Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* **25**:603-613.
- Gottschalk, K. W. 1985. Effects of shading on growth and development of red oak, black oak, black cherry, and red maple seedlings. 1. Height, diameter, and root/shoot ratio. Pages 189-195 in J. O. Dawson et K. A. Majerus, editors. Proceedings of the 5th Central Hardwood Forest Conference.
- Goulet, F., et P. Bellefleur. 1986. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication for forest succession. *Canadian Journal of Forest Research* **16**:1192-1105.
- Grandtner, M. M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Presses de l'Université Laval, Québec. 216 pages.
- Grossnickle, S. C. 2005. Importance of root growth in overcoming planting stress. *New Forests* **30**(2-3):273-294.
- Hamerlynck, E., et A. K. Knapp. 1994. Stomatal responses to variable sunlight in bur oak (*Quercus macrocarpa* Michx.) leaves with different photosynthetic capacities. *International Journal of Plant Sciences* **155**(5):583-587.
- Hannah, P. R. 1988. The shelterwood method in northeastern forest types: a literature review. *Northern Journal of Applied Forestry* **5**:70-77.
- Harmer, R., et R. Gill. 2000. Natural regeneration in broadleaved woodlands: deer browsing and the establishment of advance regeneration. Forestry Commission, Edinburgh. 1-6 pages.

- Harmer, R., G. Kerr, et R. Boswell. 1997. Characteristics of lowland broadleaved woodland being restocked by natural regeneration. *Forestry* **70**(3):199-210.
- Harrington, C. A. 1999. Forests planted for ecosystem restoration or conservation. *New Forests* **17**:175-190.
- Jacobs, D. 2005. Relative contribution of initial root and shoot morphology in predicting field performance of hardwood seedlings. *New Forests* **30**(2-3):235-251.
- Jacobs, D. F., A. L. Ross-Davis, et A. S. Davis. 2004. Establishment success of conservation tree plantations in relation to silvicultural practices in Indiana, USA. *New Forests* **28**:23-36.
- Jacobs, D. F., K. F. Salifu, et J. R. Seifert. 2005. Growth and nutritional response of hardwood seedlings to controlled-release fertilization at outplanting. *Forest Ecology and Management* **214**(1-3):28-39.
- Johnson, P. S. 1984. Responses of planted northern red oak to three overstory treatments. *Canadian Journal of Forest Research* **14**:536-542.
- Johnson, P. S. 1990. *Quercus macrocarpa* Michx. in R. M. Burns et B. H. Honkala, editors. *Silvics of North America: Hardwoods*. Agriculture Handbook 654. USDA Forest Service, Washington, DC.
- Johnson, P. S. 1992. Underplanting northern red oak in Missouri without herbicides. General Technical Report NC-152, North Central Forest Experiment Station; Forest Service - U.S. Department of Agriculture, St-Paul, Minnesota pages.
- Johnson, P. S., C. D. Dale, et K. R. Davidson. 1986. Planting northern red oak in the Missouri Ozarks: A prescription. *Northern Journal of Applied Forestry* **3**:66-68.
- Jurik, T. W. 1986. Seasonal patterns of leaf photosynthetic capacity in successional northern hardwood tree species. *American Journal of Botany* **73**(1):131-138.
- Kaelke, C. M., E. L. Kruger, et P. B. Reich. 2001. Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among seven species of contrasting successional status along a light-availability gradient. *Canadian Journal of Forest Research* **31**:1602-1616.
- King, S. L., et B. D. Keeland. 1999. Evaluation of reforestation in the Lower Mississippi River Alluvial Valley. *Restoration Ecology* **7**(4):348-359.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* **98**(3-4):419-428.
- Kobe, R. K., S. W. Pacala, et J. A. Silander. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* **5**(2):517-532.
- Kolb, T. E., T. W. Bowersox, et L. H. McCormick. 1990. Influences of light intensity on weed-induced stresses of tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:503-507.
- Kolb, T. E., et K. C. Steiner. 1990. Growth and biomass partitioning of northern red oak and yellow-poplar seedlings - effects of shading and grass root competition. *Forest Science* **36**(1):34-44.
- Kozlowski, T. T. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management* **158**:1995-1221.

- Kruger, E. L., et P. B. Reich. 1997. Responses of hardwood regeneration to fire in mesic forest openings. I. Post-fire community dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* **27**(11):1822-1831.
- Lambers, H., et H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth-rate between higher-plants - A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* **23**:187-261.
- Langvall, O., et G. Orlander. 2001. Effects of pine shelterwoods on microclimate and frost damage to Norway spruce seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **31**(1):155-164.
- Larson, M. M. 1980. Effects of atmospheric humidity and zonal soil-water stress on initial growth of planted northern red oak seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **10**(4):549-554.
- Latham, R. E. 1992. Cooccurring tree species change rank in seedling performance with resources varied experimentally. *Ecology* **73**(6):2129-2144.
- Legendre, P., et L. Legendre. 1998. Numerical Ecology, Second English edition. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. 853 pages.
- Lepers, E., E. F. Lambin, A. C. Janetos, R. DeFries, F. Achard, N. Ramankutty, et R. J. Scholes. 2005. A synthesis of information on rapid land-cover change for the period 1981-2000. *BioScience* **55**(2):115-124.
- Lieffers, V. J., et K. J. Stadt. 1993. Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research* **24**:1193-1198.
- Lindh, B. C., A. N. Gray, et T. A. Spies. 2003. Responses of herbs and shrubs to reduced root competition under canopies and in gaps: a trenching experiment in old growth Douglas fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* **33**:2052-2057.
- Litvaitis, J. A. 2003a. Are pre-Columbian conditions relevant baselines for managed forests in the northeastern United States? *Forest Ecology and Management* **185**(1-2):113-126.
- Litvaitis, J. A. 2003b. Shrublands and early-successional forests: critical habitats dependant on disturbance in the northeastern United States. *Forest Ecology and Management* **185**:1-4.
- Loftis, D. L. 1990. A shelterwood method for regenerating red oak in the Southern Appalachians. *Forest Science* **36**(4):917-929.
- Lorimer, C. G., J. W. Chapman, et W. D. Lambert. 1994. Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *The Journal of Ecology* **82**(2):227-237.
- Lorimer, C. G., et A. S. White. 2003. Scale and frequency of natural disturbances in the northeastern US: implications for early successional forest habitats and regional age distributions. *Forest Ecology and Management* **185**(1-2):41-64.
- Maas-Hebner, K. G. 2005. Establishment and growth of native hardwood and conifer seedlings underplanted in thinned Douglas-fir stands. *Forest Ecology and Management* **208**(1-3):331-345.
- Machado, J. L., M. B. Walters, et P. B. Reich. 2003. Below-ground resources limit seedling growth in forest understories but do not alter biomass distribution. *Annals of Forest Science* **60**(4):319-330.

- Margolis, H. A., et D. G. Brand. 1990. An ecophysiological basis for understanding plantation establishment. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:375-390.
- Marquis, D. A. 1990. Black Cherry (*Prunus serotina* Ehrh.). Pages 594-604 in R. M. Burns et B. H. Honkala, editors. *Silvics of North America; Volume 2: Hardwoods*. USDA Forest Service, Washington, D.C.594-604.
- McConnaughay, K. D. M., et J. S. Coleman. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* **80**(8):2581-2593.
- Meilleur, A., A. Bouchard, et Y. Bergeron. 1994. The relation between geomorphology and forest community types of the Haut-St-Laurent, Quebec. *Vegetatio* **111**:173-192.
- Messier, C., et E. Nikinmaa. 2000. Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. *Ecoscience* **7**(3):345-356.
- Montagnini, F., B. Eibl, L. Grance, D. Maiocco, et D. Nozzi. 1997. Enrichment planting in overexploited subtropical forests of the Paranaense region of Misiones, Argentina. *Forest Ecology and Management* **99**:237-246.
- Montgomery. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology* **24**(2):155-167.
- Morgan, R. K. 1991. The role of protective understorey in the regeneration system of a heavily browsed woodland. *Vegetatio* **92**(2):119-132.
- Nambiar, E. K. S., et R. Sands. 1993. Competition for water and nutrients in forests. *Canadian Journal of Forest Research* **23**:1955-1968.
- Noland, T. L., G. H. Mohammed, et M. Scott. 1997. The dependence of root growth potential on light level, photosynthetic rate, and root starch content in jack pine seedlings. *New Forests* **13**:105-119.
- Oksanen, J., P. Kindt, P. Legendre, et B. O'hara. 2005. *Vegan: Community Ecology Package*, version 1.7-81. *in*.
- Pacala, S. W., et C. D. Canham. 1994. Sapling growth as a function of resources in north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* **24**:2172-2183.
- Paquette, A., A. Bouchard, et A. Cogliastro. 2006a. Successful under-planting of red oak and black cherry in early successional deciduous shelterwoods of North America. *Annals of Forest Science* **63**(8):823-831.
- Paquette, A., A. Bouchard, et A. Cogliastro. 2006b. Survival and growth of under-planted trees: A meta-analysis across four biomes. *Ecological Applications* **16**:1575-1589.
- Paquette, A., A. Bouchard, et A. Cogliastro. 2007. A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. *Forest Ecology and Management* **242**(2-3):800-804.
- Pearcy, R. W., et D. A. Sims. 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environment: scaling from the leaf to the whole plant. Pages 145-174 in M. Caldwell et R. W. Pearcy, editors. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above- and Below-ground*. Academic Press, London.145-174.

- Pommerening, A., et S. T. Murphy. 2004. A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry* **77**(1):27-44.
- Putz, F. E., et C. D. Canham. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands - Root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management* **49**(3-4):267-275.
- R Development Core Team. 2005. R: a language and environment for statistical computing. *in*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, P. B., M. G. Tjoelker, M. B. Walters, D. W. Vanderklein, et C. Bushena. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* **12**:327-338.
- Ricard, J.-P., C. Messier, S. Delagrangé, et M. Beaudet. 2003. Do understory sapling respond to both light and below-ground competition?: a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Annals of Forest Science* **60**:749-756.
- Rietveld, W. J. 1989. Transplanting stress in bareroot conifer seedlings: its development and progression to establishment. *Northern Journal of Applied Forestry* **6**:99-107.
- Rose, R., M. Atkinson, J. Gleason, et T. Sabin. 1991. Root volume as a grading criterion to improve field performance of Douglas-fir seedlings. *New Forests* **5**:195-209.
- Routhier, M. C., et L. Lapointe. 2002. Impact of tree leaf phenology on growth rates and reproduction in the spring flowering species *Trillium erectum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* **89**(2):500-505.
- Rowe, J. S. 1972. Les régions forestières du Canada. Service canadien des forêts, Ministère de l'environnement, Canada, Publ. n. 1300F.172 pages.
- Sander, I. L. 1990. Red oak (*Quercus rubra* L.). Pages 727-733 *in* R. M. Burns et B. H. Honkala, editors. *Silvics of North America; Volume 2: Hardwoods*. USDA Forest Service, Washington. D.C.727-733.
- Schütz, J. P. 2004. Opportunistic methods of controlling vegetation, inspired by natural plant succession dynamics with spatial reference to natural outmixing tendencies in a gap regeneration. *Annals of Forest Science* **61**:149-156.
- Service météorologique du Canada. 2007. Normales et moyennes climatiques au Canada 1971-2000. *in*. Environnement Canada.
- Shipley, B., et D. Meziane. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology* **16**:326-331.
- Simard, H., et A. Bouchard. 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 sale. *Canadian Journal of Forest Research* **26**:1670-1676.
- Smidt, M. F., et K. J. Puettmann. 1998. Overstory and understory competition affect underplanted eastern white pine. *Forest Ecology and Management* **105**(1-3):137-150.
- Soucy-Gonthier, N., D. Marceau, M. Delage, A. Cogliastro, G. Domon, et A. Bouchard. 2003. Détection de l'évolution des superficies forestières en Montérégie entre

- juin 1999 et août 2002 à partir d'images satellitaires *Landsat-Tm*. Institut de Recherche en Biologie Végétale, Montréal. 34 pages.
- Spetich, M. A., C. D. Dey, P. S. Jonhson, et D. L. Graney. 2002. Competitive capacity of *Quercus rubra* L. planted in Arkansas' Boston Mountains. *Forest Science* **48**(3):504-517.
- Struve, D. K., et R. J. Joly. 1992. Transplanted red oak seedlings mediate transplant shock by reducing leaf surface area and altering carbon allocation. *Canadian Journal of Forest Research* **22**:1441-1448.
- Teclaw, R. M., et J. G. Isebrands. 1993. An artificial regeneration system for establishing northern red oak on dry-mesic sites in the Lake States, USA. *Annals of Forest Science* **50**:543-552.
- Townsend, D. S., J. S. Seva, C. Hee-Seagle, et G. Mayers. 2002. Structure and composition of a northern hardwood forest exhibiting regeneration failure. *Bartonia* **61**:1-13.
- Truax, B., F. Lambert, et D. Gagnon. 2000. Herbicide-free plantations of oaks and ashes along a gradient of open to forested mesic environments. *Forest Ecology and Management* **137**:155-159.
- Twoorkoski, T. J., D. W. Smith, et D. J. Parrish. 1986. Regeneration of red oak, white oak, and white pine by underplanting prior to canopy removal in the Virginia Piedmond. *Southern Journal of Applied Forestry* **10**:206-210.
- Van Den Driessche, R. 1987. Importance of current photosynthate to new root growth in planted conifer seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **17**:776-782.
- Van Hees, A. F. M., et A. P. P. M. Clerckx. 2003. Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *Forest Ecology and Management* **176**:439-448.
- von Althen, F. W. 1990. Hardwood planting on abandoned farmland in southern Ontario: revised guide. Minister of Supply and Services Canada. Catalogue No. Fo 42-150/1990E. 77 pages.
- Wagner, R. G., et S. R. Radosevich. 1998. Neighborhood approach for quantifying interspecific competition in coastal Oregon forests. *Ecological Applications* **8**(3):779-794.
- Walters, M. B., E. L. Kruger, et P. B. Reich. 1993a. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. *Oecologia* **94**:7-10.
- Walters, M. B., E. L. Kruger, et P. B. Reich. 1993b. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. *Oecologia* **96**:219-231.
- Walters, M. B., et P. B. Reich. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* **77**(3):841-853.
- Watson, W. T. 2005. Influence of tree size on transplant establishment and growth. *Hortechonology* **15**(1):118-122.
- Williams, R. D. 1990. *Juglans nigra* L. in R. M. Burns et B. H. Honkala, editors. *Silvics of North America: Hardwoods*. Agriculture Handbook 654. USDA Forest Service, Washington, DC.

- Willoughby, I., et H. G. McDonald. 1999. Vegetation management in farm forestry: a comparison of alternative methods of inter-row management. *Forestry* **72**:109-121.
- Zaczek, J. J. 2002. Composition, diversity, and height of tree regeneration, 3 years after soil scarification in a mixed-oak shelterwood. *Forest Ecology and Management* **163**:205-215.