

Prolifération des fougères dans les érablières du Québec: ampleur du phénomène et moyens de le contrer

Rock Ouimet, Gabriel Weiss et Marie-Josée Lepage

Résumé

L'envahissement des érablières par les fougères est un phénomène de plus en plus fréquent au Québec. Les espèces de fougères envahissantes étudiées ici sont surtout associées à des conditions de drainage imparfait du sol, périodiquement inondé, et à des humus > 14 cm d'épaisseur. L'occurrence de ces espèces de fougères dans les érablières est aussi corrélée à la densité de cerfs de Virginie sur le territoire. Nous avons testé, dans 2 expériences, divers traitements pour favoriser la régénération en érable dans des érablières envahies par *Dennstaedtia punctilobula*. Seule la combinaison du chaulage et soit de la fauche soit de l'écrasement à répétition des fougères a accru considérablement la densité de semis d'érable après 3 à 5 ans, atteignant 15 à 28 semis/m². L'écrasement à répétition des fougères ou la pose d'ombrières en sous-bois a aussi réduit de 30 % et plus la densité et la hauteur des fougères. Les observations mettent en lumière la dynamique complexe entre l'ouverture du couvert forestier, l'occurrence de fougères envahissantes, les conditions de fertilité du sol et le broutage par les cerfs, qui influencent l'abondance de la régénération en érable dans les érablières.

MOTS CLÉS: *Athyrium filix-femina*, *Dennstaedtia punctilobula*, *Dryopteris noveboracensis*, cerf de Virginie, régénération en érable

Abstract

The invasion of sugar maple stands or sugarbushes by ferns is becoming increasingly more common in Québec (Canada). The invasive fern species investigated in the present study are mainly associated with poorly drained soil that is periodically waterlogged and which has a forest humus layer > 14 cm. The occurrence of invasive fern species in sugar maple stands is also related to an increase in the density of white-tail deer. In 2 experiments, various treatments aimed at promoting maple regeneration in stands invaded by *Dennstaedtia punctilobula*, were tested. Only the combination of liming and repeated mowing or flattening of the ferns led to a considerable increase in the density of maple seedling in the understory, reaching 15 to 28 seedlings/m² after 3 to 5 years. Both repeated flattening of fronds and artificial shading of the understory also decreased frond density and height by at least 30%. The results highlight the complex interactions between openings in the forest canopy, the occurrence of invasive ferns, deer browsing and soil fertility that influence maple regeneration in sugarbushes.

KEYWORDS: *Athyrium filix-femina*, *Dennstaedtia punctilobula*, *Dryopteris noveboracensis*, white-tail deer, maple regeneration

Introduction

Au cours des dernières décennies, les érablières québécoises ont subi de nombreuses perturbations (dépérissement en cime, épidémies d'insectes, verglas, chablis, aménagement inadéquat: Ministère des Ressources naturelles du Québec, 2013). Or, l'altération du couvert forestier entraîne des changements dans la dynamique de la végétation en sous-étage qui ne sont pas avantageux du point de vue sylvicole en acériculture, comme l'installation et la croissance de la régénération et l'expansion de certaines espèces indésirables ligneuses (p. ex.: le hêtre à grandes feuilles, *Fagus grandifolia*: Duchesne et collab., 2005) et herbacées (p. ex.: la dennstaedtie à lobes ponctués *Dennstaedtia punctilobula*: Engelman et Nyland, 2006).

La dennstaedtie à lobes ponctués est une espèce indigène considérée invasive au Québec (Ministère des Ressources naturelles du Québec, 2013) à cause de sa tendance à dominer les sous-bois dont le couvert forestier a été perturbé, inhibant la régénération des espèces d'arbres (figure 1). Son établissement et son expansion semblent se faire surtout par reproduction végétative, grâce

à ses rhizomes (Flinn et collab., 2014). Cependant, dans des conditions de sol humide, la perturbation du sol lors d'activités d'aménagement forestier favorise grandement sa reproduction par spores (Groninger et McCormick, 1992). Nous avons aussi observé que les fougères indigènes *Dryopteris noveboracensis* (synonyme: *Thelypteris noveboracensis*) et *Athyrium filix-femina*; (synonyme: *Asplenium filix-femina*) peuvent envahir les sous-bois des érablières au Québec.

Rock Ouimet (ingénieur forestier, pédologue, Ph. D.) est chercheur dans l'équipe Écosystèmes et Environnement à la Direction de la recherche forestière du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec; Gabriel Weiss est conseiller agronome au Club agroenvironnemental de l'Estrie, fondé en 1998, qui regroupe plus de 500 membres; Marie-Josée Lepage est technicienne agricole au Centre de services agricoles de Lac-Mégantic, à la Direction régionale de l'Estrie du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation du Québec.

rock.ouimet@mffp.gouv.qc.ca



Gabriel Weiss

Figure 1. Érablière aménagée pour la production sucrière et envahie par la dennstaedtia à lobes ponctués en Estrie.

L'envahissement par les fougères est un phénomène observé depuis longtemps ailleurs en Amérique du Nord. Lors de la colonisation, les pâturages issus du défrichement des terres peu propices à l'agriculture subissaient souvent ce phénomène dans les États de la Nouvelle-Angleterre (Cox, 1915). L'envahissement des forêts par les fougères a surtout été documenté en Pennsylvanie (Horsley et Marquis, 1983) et dans les États de la Nouvelle-Angleterre (de La Crétaz et Kelty, 1999; de La Crétaz et Kelty, 2002). Selon nos observations personnelles, ce phénomène est de plus en plus fréquent au Québec, particulièrement dans les Appalaches en Estrie.

La théorie présentement avancée pour expliquer l'envahissement des fougères dans les forêts est que l'ouverture du couvert forestier – par la coupe, le dépérissement en cime, le chablis, la mortalité, etc. – entraîne l'augmentation de la lumière au sol (Fei et collab., 2010), de l'activité photosynthétique des fougères (Brach et collab., 1993), du nombre de leurs frondes (Hill et Silander Jr., 2001) et de la croissance et de la ramification de leurs rhizomes (Horsley, 1984; Hammen, 1993). Dans des conditions normales, l'établissement et la croissance de la régénération ligneuse surviennent plus rapidement que l'expansion des fougères. L'envahissement par les fougères se produirait seulement lorsque le site ne parvient pas à se régénérer, n'est plus propice à l'établissement des semis d'essences ligneuses, ou que la croissance de ces derniers est inhibée par le broutement des populations de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), ces derniers préférant les semis aux fougères (de La Crétaz et Kelty, 2002). Les peuplements feuillus avec abondance de fougères dans leur sous-bois ont parfois été désignés comme des stades stables de succession écologique qui persistent même après que la densité de cerfs ait diminué

(Stromayer et Warren, 1997). En effet, avec l'envahissement des fougères, le sous-bois renferme de moins en moins de plantes attrayantes pour les cerfs, de sorte que le déséquilibre entre les végétaux peut se maintenir même si la densité d'herbivores a décliné (Horsley et collab., 2003).

Des expériences à long terme ont démontré que des fortes densités de cerf de Virginie bouleversent l'environnement (Côté et collab., 2004) et causent l'envahissement du sous-bois par les fougères plus de 20 ans après leur passage (Held et Jones Held, 2014; Nuttle et collab., 2014). Ainsi, même après réduction ou élimination du broutage par les cerfs, la régénération en essences ligneuses tarde à croître, et les fougères tendent à se maintenir; dans ces conditions, des traitements de restauration sont absolument nécessaires pour rétablir des sous-bois plus diversifiés et naturels (de La Crétaz et Kelty, 2002).

Les fougères interfèrent avec l'établissement et la croissance des semis. L'ombrage qu'elles produisent (McCormick et Bowersox, 1997) et leurs rhizomes créent un micro-environnement peu propice à la régénération forestière (Lyon et Sharpe, 1996). Des chercheurs ont trouvé que la densité du couvert forestier et le rapport Ca/Al de l'humus des sols, un indicateur du degré d'acidification, étaient corrélés négativement avec la densité de recouvrement du sol par les fougères (Sharpe et Halofsky, 2004). Ces résultats indiquent qu'en plus de l'ouverture du couvert forestier, la fertilité du sol est un autre facteur à considérer dans le contrôle de l'abondance des fougères et de la régénération en essences ligneuses désirables comme l'érable à sucre (*Acer saccharum*).

Dans cet article, nous avons documenté l'aire de répartition et l'abondance relative de 3 espèces de fougères au potentiel envahissant dans les forêts du Québec ainsi que les facteurs associés à leur abondance dans les érablières. Nous rendons aussi compte des résultats de 2 expériences réalisées en Estrie dans des érablières envahies par la dennstaedtia à lobes ponctués, qui comprenaient une série de traitements ayant pour but de réduire la densité de frondes et de favoriser la régénération en essences ligneuses désirables, devenue complètement déficiente.

Matériel et méthodes

Répartition des 3 espèces de fougères

Pour documenter la répartition des 3 espèces de fougères à l'étude (*A. filix-femina*, *D. punctilobula* et *D. noveboracensis*) au Québec, nous avons extrait les observations de la base de données du réseau des points d'observation écologique du MFFP (Saucier et collab., 1994). Cette base de données, issue d'inventaires réalisés entre 1986 et 2000, comprend

28 429 points d'observation décrivant les caractéristiques de la topographie, du sol, du peuplement forestier, et de la composition et de l'abondance de chaque espèce ligneuse et non ligneuse (abondance exprimée par la densité de recouvrement du sol, groupée aux fins de cette étude en 4 classes: <1, 1-25, 26-60, 61-100 % de recouvrement). Au total dans ce réseau, 6 074 points d'observation comprenaient l'une ou l'autre des 3 espèces de fougères considérées.

Pour documenter les aspects d'autécologie des 3 fougères dans les érablières, nous avons sélectionné les points d'observation dont la végétation potentielle comprenait l'érable à sucre et qui étaient situés à l'intérieur des 4 domaines bioclimatiques les plus méridionaux au Québec, où l'on est susceptible de rencontrer cette essence: l'érable à caryer cordiforme, l'érable à tilleul, l'érable à bouleau jaune et la sapinière à bouleau jaune, représentant une superficie de 209 700 km² (Ministère des Ressources naturelles, 2001). Parmi les 4 200 points d'observation ainsi retenus, 33,1 % indiquaient la présence de l'une ou l'autre des 3 espèces de fougères à l'étude.

Afin d'évaluer les relations entre le taux de recouvrement des fougères et les conditions de site des érablières, nous avons créé des arbres de régression à partir de l'ensemble de données des points d'observation écologique couvrant les érablières, en utilisant comme variable dépendante l'abondance des espèces de fougères prises individuellement, et comme variables explicatives toutes des variables en classes évaluées sur le terrain: l'altitude, l'exposition, le versant, la situation sur la pente, la forme de la pente, le degré de la pente, la longueur de la pente arrière, la rugosité du terrain, le type de perturbation passée observé, le type d'humus, son épaisseur, la pierrosité, la géologie du socle rocheux, l'état de submersion du sol, son drainage, le pourcentage de couvert forestier, le type écologique et le grand type de dépôt de surface. L'arbre de régression est une technique d'analyse multivariée associant

la variable réponse à l'ensemble de variables potentiellement explicatives selon un mode de sélection récursif non biaisé. Dans nos analyses, la procédure a tenté de trouver parmi les variables potentiellement explicatives celles qui expliquaient le mieux la distribution et la densité du couvert des fougères. La fonction *ctree* du paquet *party* du progiciel R a été employée pour réaliser ces analyses (Hotorn et collab., 2006). Nous avons ensuite fait un test de chi carré pour évaluer l'importance de la relation entre la densité du couvert des fougères et chacune des variables explicatives déterminées lors de ces analyses. Ce test statistique non paramétrique est conçu pour déterminer si la différence entre la distribution de fréquence de 2 variables est attribuable au hasard ou est suffisamment semblable pour être statistiquement significative.

Évaluation du rôle possible du cerf de Virginie

Nous avons aussi utilisé les données des points d'observation écologique pour explorer la relation possible (tests de corrélation de Pearson) entre la proportion de ces points d'observation où les espèces de fougères sont présentes sur le territoire et la densité de population de cerfs de Virginie dans les diverses zones de chasse dans le sud du Québec (zones de chasse 1 à 11 et 13; données de 2008: Huot et Lebel, 2012). Ces données représentent les estimations les plus fiables des densités de cerfs au Québec qui selon nous reflètent en partie l'augmentation des populations au cours des décennies précédentes.

Expériences sur le contrôle de la dennstaedtie à lobes ponctués

De 2008 à 2013, nous avons procédé à 2 expériences dans 2 érablières en Estrie envahies par la dennstaedtie à lobes ponctués. Ces érablières, situées sur des terres privées, étaient sous aménagement acérico-forestier. Leurs analyses de sol montraient principalement des carences en calcium (tableau 1).

Tableau 1. Propriétés physico-chimiques des horizons H et B du sol des érablières étudiées avant traitement dans les 2 expériences sur le contrôle de la dennstaedtie à lobes ponctués. Les résultats d'analyse du sol, soit les concentrations d'éléments disponibles, proviennent d'extraits Mehlich III. Les valeurs de saturation et des rapports sont exprimées sur une base d'équivalent. Le diagnostic de carence provient du système expert DELFES (Ouimet et collab., 2012).

Horizon du sol			Éléments disponibles				Saturation				
	pH	MO ¹	P	K	Ca	Mg	Ca	Mg	Ca/Mg	K/Mg	Carence
	(eau)	(%)	(kg/ha)				(%)				
Expérience 1 – Érablière Stornoway											
H	4,80	18,3	27	137	465	79	6,5	1,80	3,61	0,60	Ca, Mg
B	4,96	7,1	22	49	181	21	3,7	1,01	3,66	0,80	Ca
Expérience 2 – Érablière Wotton											
H	4,03	15,5	89	104	1129	368	62,9	33,5	1,88	0,10	Ca, K
B	4,80	8,2	12	46	242	53	6,8	2,4	2,79	0,30	Ca, K
Expérience 2 – Érablière Marston											
H	4,10	23,9	120	234	1150	204	29,3	8,5	3,45	0,40	Ca
B	4,63	9,3	26	44	110	18	3,0	0,8	3,74	0,84	Ca

¹MO: matière organique

Première expérience

Dans une première expérience réalisée dans une érablière située dans la municipalité de Stornoway, nous avons testé les effets de 2 types de traitements: 1) une application unique de chaux (0 ou 2,2 t/ha de Calpomag^{MD}, composé de 25 % de Ca, 4,5 % de Mg et 3,5 % de K₂O et ayant un indice de valeur agricole de 72 %) et 2) la fauche (témoin et 2 coupes, en juin et en août, durant 2 ans), dans un dispositif factoriel complètement aléatoire avec 2 répétitions par combinaison de traitements (nombre d'unités expérimentales pour les 2 types de traitements = 8). Les traitements ont débuté au printemps 2008. La fauche a été effectuée sur l'ensemble de la parcelle à l'aide d'un fouet mécanique à environ 15 cm du sol, cela permettant d'éviter de faucher les petits semis d'arbres s'il y en avait. Les mesures suivantes ont été prises à l'intérieur de la superficie de 4 m² au centre des parcelles: nombre et hauteur des semis d'érable à sucre (en 2008, 2009, 2011, 2013) et nombre et hauteur des frondes de fougères (en 2008, 2010, 2013).

Deuxième expérience

Dans la deuxième expérience, 3 types de traitements ont été mis en place dans 2 érablières situées dans les municipalités de Marston et Wotton: 1) application unique de chaux à 3 doses (0, 1,5 et 2 fois la dose recommandée de 3 t/ha, supplémentée de 170 kg K₂O/ha), 2) pose d'ombrières causant 50 et 80 % d'ombrage au sol entre 2011 et 2013 (plus précisément, des réductions médianes respectives de 52 et 83 % du rayonnement photosynthétiquement actif, d'après les mesures effectuées) et 3) écrasement des fougères selon 2 méthodes (passage d'un rouleau brise-fougère ou d'un pneu à plat, tous 2 étant entraînés par un VTT), en combinaison avec ou sans une application de chaux (0 ou 3 t/ha); les parcelles traitées ainsi ont subi 2 passages/an des appareils pour écraser les fougères sur 2 ans (2011 et 2012). Les traitements ont été appliqués à partir du printemps 2011. Au total, 10 traitements (y compris un témoin sans intervention) ont été appliqués dans les 2 érablières, avec 3 répétitions des traitements dans chacune d'elles (nombre d'unités expérimentales: 60). La densité des semis d'érable (il était difficile à ce stade de croissance d'identifier l'espèce d'érable, nous nous en sommes donc tenus au genre) et le nombre et la hauteur des frondes des fougères ont été mesurées à la fin des étés 2011, 2012 et 2013 sur des surfaces de 1 m² au centre de chaque unité expérimentale. De plus, nous avons pu déterminer la densité de semis d'érable dans une station (Marston) 2 ans après la fin de l'expérience, soit en 2015.

Pour analyser les données de ces 2 expériences, nous avons employé un modèle de régression linéaire mixte généralisé, avec comme variables dépendantes la densité de semis, la densité ou la hauteur des fougères, et comme variables indépendantes, l'année de mesure, les traitements et l'interaction entre ces 2 facteurs. Les parcelles elles-mêmes étaient considérées comme facteur aléatoire dans l'analyse. Nous avons aussi considéré que les mesures à chaque année n'étaient pas indépendantes les unes des autres; pour en tenir compte, nous avons intégré dans l'analyse une structure d'autocorrélation temporelle (moyenne mobile autorégressive).

En présence de résidus hétérogènes lors de l'analyse de régression, nous les avons rendus homogènes en permettant aux variances de varier selon les variables indépendantes. Cette analyse de régression a été réalisée à l'aide de la fonction *lme* du module *nlme* de R (Pinheiro et collab., 2015). Les moyennes obtenues des modèles, dites « moyennes ajustées », ont été comparées à l'aide du module *lsmeans* de R (Lenth, 2014).

Résultats et discussion

Répartition des 3 espèces de fougères au Québec

Des 3 espèces de fougères, *A. filix-femina* était la plus ubiquiste dans le Québec méridional à la fin du 20^e siècle (figure 2). Elle était présente dans 14,3 % de l'ensemble des

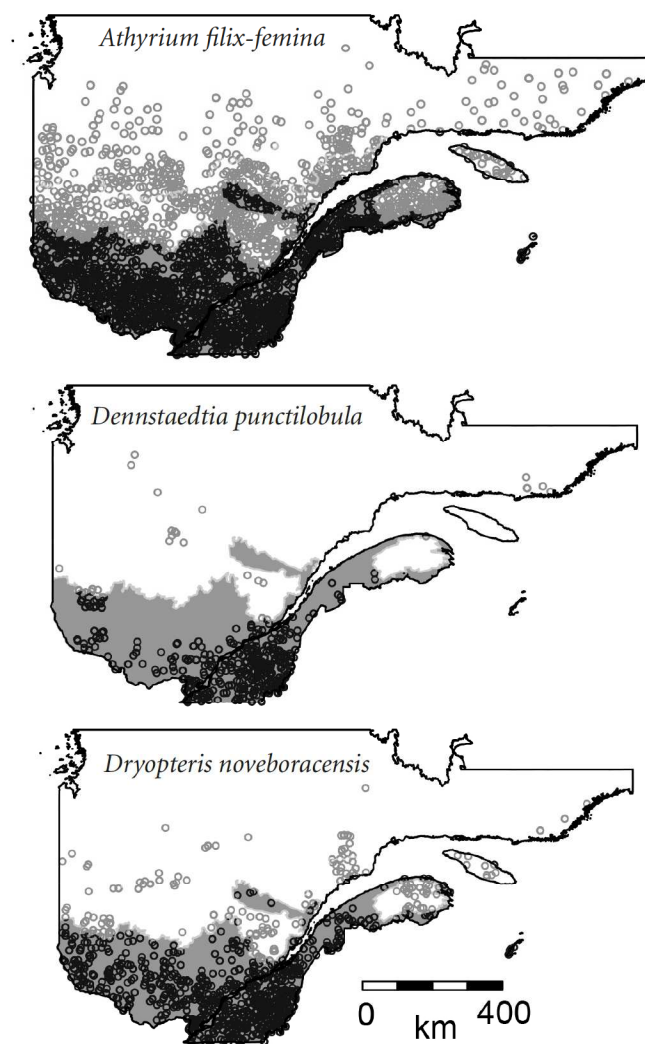


Figure 2. Répartition de 3 espèces de fougères au Québec. Les cercles noirs indiquent la présence de l'espèce dans les sous-domaines bioclimatiques où l'érable à sucre est présent (sous-domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer, de l'érablière à tilleul, de l'érablière à bouleau jaune et de la sapinière à bouleau jaune). Les cercles gris indiquent la présence de l'espèce en dehors de la zone de répartition de l'érable à sucre. Le fond en gris représente les sous-domaines bioclimatiques où l'érable à sucre est présent.

stations du réseau des points d'observation écologique et ne se confinait pas à une région particulière. Ce n'est pas le cas de la dennstaedtie à lobes ponctués qui fut observée dans seulement 2,2 % des stations du réseau, surtout sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent. Bien que moins répandue que *A. filix-femina*,

D. noveboracensis (4,9 % des stations) a aussi été observée dans tout le territoire couvert par les érablières, et même plus au nord.

À l'échelle du Québec méridional, la densité des 3 espèces de fougères dans les stations a atteint rarement plus de 60 % de recouvrement au sol dans cet inventaire (figure 3).

À cette échelle, il n'existait aucun lien évident entre le degré de recouvrement du couvert forestier et celui de recouvrement au sol des fougères dans le sous-bois (test du $\chi^2 \leq 40,42$; $p \geq 0,114$). Seule la dennstaedtie à lobes ponctués a été observée à des densités dépassant les 60 %, dans 10 des 641 stations où elle a été répertoriée. Les seules variables de site associées à l'abondance de l'une ou l'autre de ces 3 espèces de fougères dans les érablières étaient: le drainage (les érablières ayant un sol à drainage imparfait à mauvais [$\chi^2 \geq 67,24$; $p < 0,001$]), l'état de submersion du sol (les érablières dont le sol est submergé périodiquement sous l'eau chaque année [$\chi^2 \geq 66,03$; $p \leq 0,010$]), et l'épaisseur de l'humus (les humus de plus de 14 cm d'épaisseur étaient associés à l'occurrence d'*A. filix-femina* et de *D. noveboracensis* [$\chi^2 \geq 3,20$; $p \leq 0,074$]); cette dernière relation était vraiment moins claire avec la dennstaedtie à lobes ponctués ($\chi^2 = 2,47$, $p = 0,116$). Les résultats indiquent que les nombreux cas d'envahissement d'érablières par les fougères, rapportés récemment, semblent avoir été beaucoup plus rares durant les années 1980-1990.

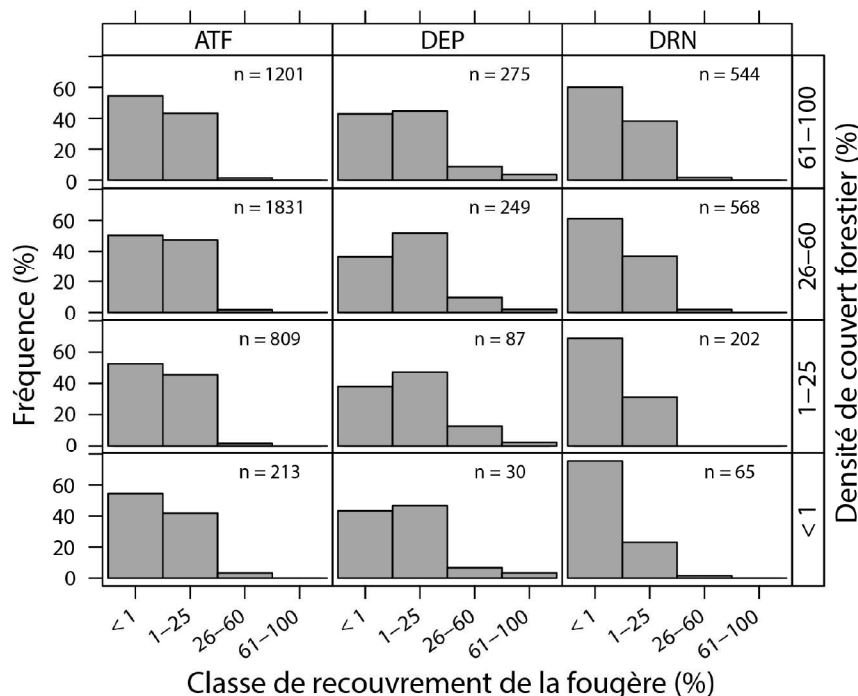


Figure 3. Fréquence relative des points d'observation écologique en fonction de la densité de couvert forestier et de la classe de recouvrement au sol de 3 espèces de fougères étudiées (ATF: *Athyrium filix-femina*; DEP: *Dennstaedtia punctilobula*; DRN: *Dryopteris noveboracensis*) dans les érablières au Québec (n = 6 074). Le chiffre affiché dans chaque case indique le nombre de points d'observation dans chaque combinaison de catégories.

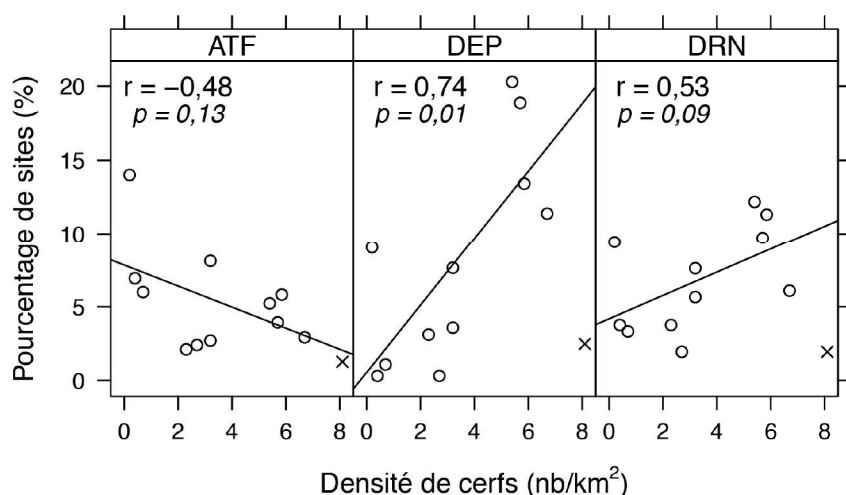


Figure 4. Pourcentage de sites où l'on a observé la présence de 3 espèces de fougères étudiées dans le réseau des points d'observation écologique (ATF: *Athyrium filix-femina*; DEP: *Dennstaedtia punctilobula*; DRN: *Dryopteris noveboracensis*), en fonction de la densité de cerfs de Virginie dans les zones de chasse du sud du Québec. La zone de chasse n° 5 (point marqué d'un «x») a été exclue de l'analyse en raison de sa faible densité de points d'observation sur son territoire.

Rôle possible du cerf de Virginie

Le broutage sélectif des cerfs de Virginie peut jouer un rôle dans le processus d'envahissement des érablières par les fougères. Or, les populations de cerfs ont beaucoup augmenté dans le sud du Québec au cours des années 1990 (Boucher et collab., 2003) et 2000 (Huot et Lebel, 2012). Notre analyse de corrélation montre que la densité de cerfs répertoriée en 2008 dans les différentes zones de chasse au sud du Québec était corrélée à l'occurrence des 3 espèces de fougères sur le territoire étudié. L'occurrence d'*A. filix-femina* sur le territoire était négativement corrélée avec la densité de cerfs, mais très faiblement ($r = -0,481$; $p = 0,134$; figure 4). Cette relation pourrait s'expliquer par le fait que les cerfs broutent parfois cette espèce de fougère (Dayton, 1960). Concernant

D. punctilobula et *D. noveboracensis*, la présence des fougères était positivement corrélée avec la densité de cerfs dans les zones de chasse ($r \geq 0,530$; $p \leq 0,093$). Bien que cette analyse soit de nature très exploratoire, elle semble appuyer l'hypothèse que le phénomène d'envahissement par ces espèces de fougères, peu attrayantes pour les cerfs (Crête et collab., 2001), serait exacerbé par l'augmentation de la population de ceux-ci, comme ce fut le cas dans le nord-est des États-Unis. (Horsley et Marquis, 1983).

Résultats de la première expérience sur le contrôle de la dennstaedtie à lobes ponctués

Les traitements de chaulage et de fauche à répétition ont influencé la densité et la hauteur des semis d'érable à sucre et des frondes de *D. punctilobula* elles-mêmes. La combinaison des 2 traitements a permis de doubler la densité de semis d'érable dans cette érablière carencée en calcium, qui a passé

de 14 ± 2 semis/m² à 28 ± 2 semis/m² (moyenne ajustée $\pm$ erreur type) durant les 4 années après le début de l'expérience ($p < 0,001$; figure 5). Dans une autre expérience effectuée au Massachusetts, la densité moyenne de semis d'arbres était jusqu'à 4 fois plus élevée dans les parcelles ainsi traitées que dans les parcelles témoins (de La Crétaz et Kelty, 2006). La fauche sans chaulage du sol et le chaulage seul sans fauche des fougères n'ont pas permis aux semis d'érable de s'établir davantage au cours de l'expérience. La hauteur des semis d'érable a varié selon la même tendance que leur densité, c'est-à-dire que la combinaison des 2 traitements a produit des semis plus hauts après 4 ans que les autres traitements, tandis que l'application d'un seul traitement a réduit leur hauteur ($p = 0,025$).

La baisse de densité et de hauteur des semis d'érable par le chaulage seul peut s'expliquer par l'effet de ce traitement sur les fougères. Le chaulage a causé l'augmentation de la densité de frondes (en moyenne, passant de 48 ± 15 à 136 ± 15 frondes/m², $p = 0,027$). La fauche des fougères combinée au chaulage a permis d'atténuer complètement l'effet revigorant du chaulage sur la densité de frondes, celle-ci passant en moyenne de 82 ± 15 frondes/m², dans les parcelles avec fauche seule, à 61 ± 15 frondes/m² dans les parcelles fauchées et chaulées. La hauteur des fougères a augmenté elle aussi pendant l'expérience avec le chaulage seul, mais elle a diminué avec la combinaison des 2 traitements ($p < 0,001$). Le traitement de fauche seul n'a pas réduit la hauteur des frondes au cours de l'expérience.

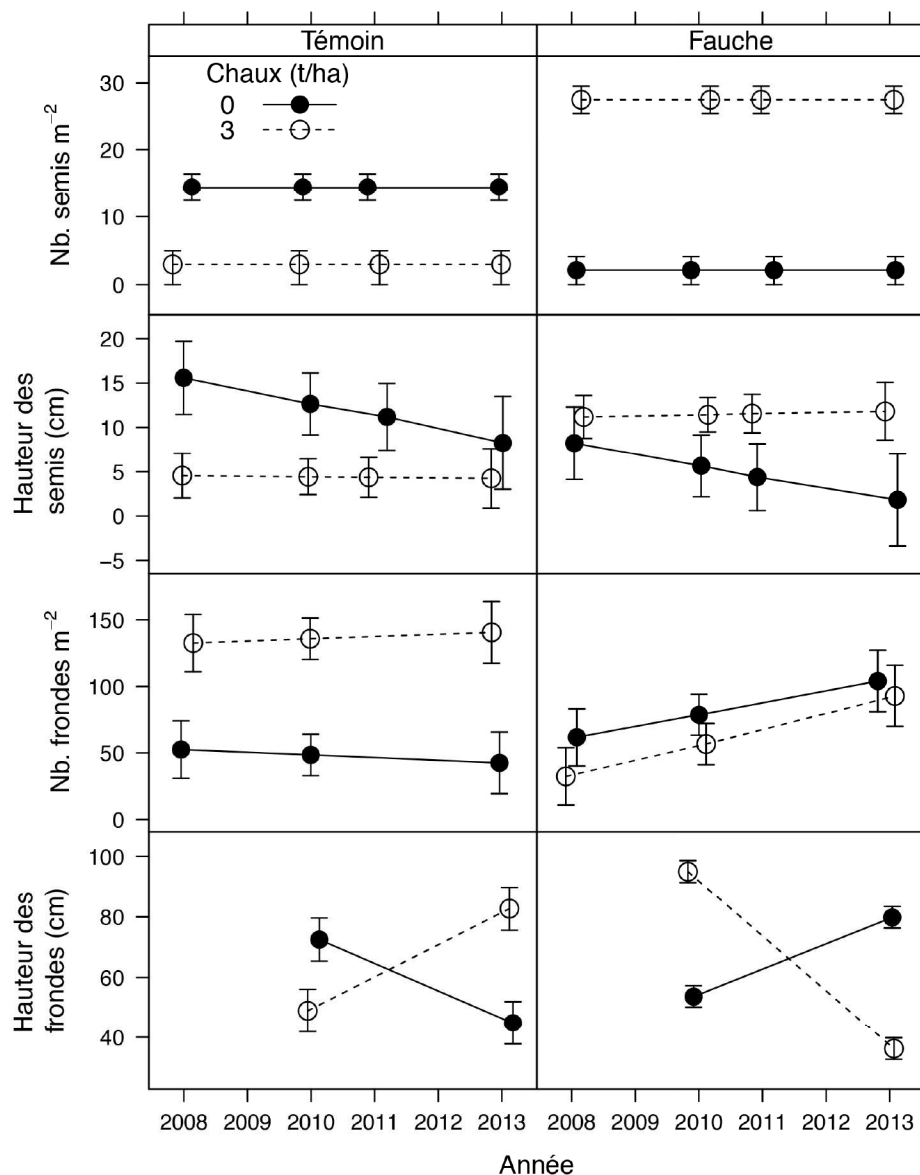


Figure 5. Résultats de la première expérience sur le contrôle de la dennstaedtie à lobes ponctués. Effets du chaulage et de la fauche des fougères sur l'évolution dans le temps de la densité de semis d'érable à sucre, de leur hauteur ainsi que de la densité des fougères et de leur hauteur. Les données présentées sont les moyennes ajustées $\pm$ erreur type. Les traitements ont débuté au printemps 2008. Notez que les points sont légèrement décalés les uns des autres le long de l'axe des années pour permettre de mieux les distinguer.

Résultats de la deuxième expérience sur le contrôle de la dennstaedtie à lobes ponctués

Au cours de la 2^e expérience, la densité des semis d'érable a rarement dépassé 7 semis/m² (95^e percentile) dans les parcelles entre 2011 et 2013. La population de semis n'a donc pas réagi aux traitements durant les 3 ans de cette expérience ($p \geq 0,127$). On a déjà attribué une telle absence de réaction à court terme à la faible intensité lumineuse atteignant le sol malgré les traitements effectués (Collard et collab., 2010). Cependant, 2 ans plus tard, soit en 2015, la densité de semis a considérablement changé en réponse aux traitements ($p < 0,001$). Les résultats sont détaillés selon les traitements ci-après.

Effet du chaulage

Les traitements de chaulage seuls ont entraîné 5 ans plus tard l'augmentation de la densité des semis d'érable ($p = 0,091$), passant de $2,3 \pm 0,7$ semis/m² dans les parcelles témoins à $5,7 \pm 0,4$ semis/m² dans les parcelles chaulées (figure 6). Cependant, après ce temps, la combinaison des traitements de chaulage et d'écrasement des fougères par l'un ou l'autre des appareils a causé un accroissement important de la densité de semis d'érable, atteignant en moyenne $15,3 \pm 1,0$ semis/m² ($p < 0,001$).

Les traitements de chaulage seuls ont aussi influencé la dennstaedtie à lobes ponctués (figure 7). Quelle que soit la

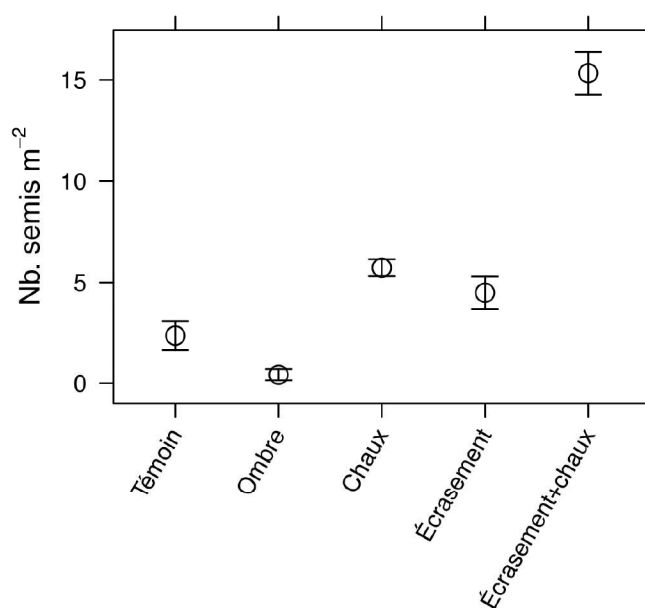


Figure 6. Résultats de la deuxième expérience sur le contrôle de la dennstaedtie à lobes ponctués. Effets moyens du degré d'ombrage (50 et 80 % d'ombrage), du chaulage seul (1,5 ou 2 fois la dose recommandée de 3 t/ha), de l'écrasement des fougères selon 2 méthodes (pneu ou rouleau brise-fougère trainé derrière un VTT), et de la combinaison de chaux (3 t/ha) et d'écrasement (pneu ou rouleau brise-fougère), appliqués en 2011, 2012 et 2013 selon le traitement, sur la densité de semis d'érable au sol en 2015. Les données présentées sont les moyennes ajustées $\pm$ erreur type.

dose, le chaulage seul n'a pas influencé la densité des frondes qui est demeurée en moyenne à 193 ± 26 frondes/m² ($p = 0,232$). Cependant, la hauteur des frondes a augmenté de 11 % seulement en réaction à la dose de chaux la plus forte, pour passer de 73 ± 4 cm en 2011 à 81 ± 4 cm en 2013. Avec la dose de chaux plus faible ainsi que le témoin, la hauteur des frondes a diminué de 19 % dans le temps, passant de 75 ± 3 cm en 2011 à 61 ± 3 cm en 2013 ($p = 0,003$). Ce résultat concorde en partie avec ceux de la première expérience dans laquelle la hauteur et la densité des frondes avaient augmenté en réponse au chaulage, et en partie avec ceux d'une autre expérience réalisée en Pennsylvanie, où le chaulage et la fertilisation n'avaient pas causé d'augmentation de la densité de la dennstaedtie à lobes ponctués 2 ans après traitement (Demchik et Sharpe, 2001). Par ailleurs, dans une autre expérience réalisée en milieu contrôlé, la dennstaedtie à lobes ponctués a réagi très positivement à la fertilisation en éléments minéraux, sur le plan de son statut nutritif (Hart et Sharpe, 1997). On peut conclure des résultats des 2 expériences et des observations rapportées dans la littérature que la dennstaedtie à lobes ponctués réagit positivement au chaulage en termes de la densité de frondes ou de la croissance en hauteur.

Effet de l'écrasement des fougères

L'écrasement seul des fougères à répétition pendant 2 ans a entraîné 3 ans plus tard l'augmentation de la densité de semis d'érable au sol ($4,5 \pm 0,8$ semis/m²) ($p = 0,028$; figure 6). Il n'y avait pas de différence entre les 2 appareils en ce qui concerne la densité de semis d'érable ($p = 0,638$). Cependant, la combinaison du chaulage et du passage des appareils a causé une augmentation considérable de la densité de semis d'érable 5 ans après le début des traitements ($15,3 \pm 1,0$ semis/m²).

Contrairement à la densité de semis d'érable, il n'y a pas eu d'interaction entre le traitement d'écrasement mécanique des fougères et celui de chaulage sur la densité et la hauteur des frondes de la dennstaedtie à lobes ponctués ($p \geq 0,741$). Cependant, l'écrasement par l'un ou l'autre moyen a réduit de 38 % la densité de fougères durant l'expérience (témoin: 190 ± 20 frondes/m²; écrasement: 117 ± 11 frondes/m²; $p < 0,001$; figure 7) et de 35 % la hauteur des fougères (de 79 ± 3 cm en 2011 à 51 ± 3 cm en 2013). L'emploi du rouleau brise-fougère ou du pneu a eu sensiblement le même effet sur la densité et la hauteur des fougères ($p \geq 0,165$).

Effet de l'ombrage

Les traitements d'ombrage ont causé, par rapport aux témoins, une baisse de la densité de semis d'érable 5 ans après le début du traitement ($0,4 \pm 0,3$ semis/m²; figure 6). Ils ont aussi permis de réduire de 30 % la densité moyenne des fougères (témoin: 168 ± 26 frondes/m²; ombrières 50 ou 80 %: 118 ± 14 frondes/m²; $p < 0,001$; figure 7). La hauteur des frondes a cependant diminué de manière exponentielle en fonction du degré d'ombrage au cours de l'expérience ($p < 0,001$). L'ombrage à 80 % a entraîné une baisse de la hauteur des fougères de 39 %, soit de 80 ± 5 cm en 2011 à 49 ± 4 cm en 2013. L'ombrage à 50 % n'a diminué la hauteur

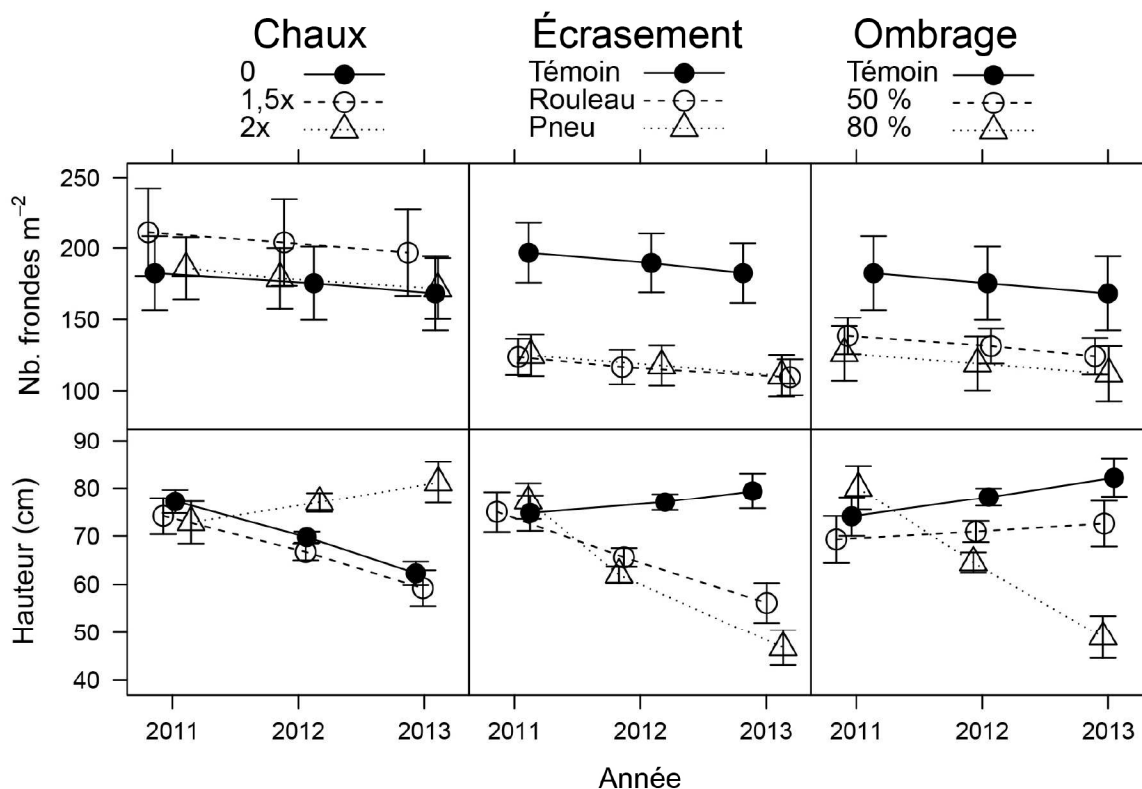


Figure 7. Résultats de la deuxième expérience sur le contrôle de *Dennstaedtia punctilobula*. Effets individuels du chaulage à 2 doses d'application (1,5 et 2 fois la dose recommandée de 3 t/ha), de l'écrasement des fougères selon 2 méthodes (pneu ou rouleau brise-fougère trainé derrière un VTT), et du degré d'ombrage sur l'évolution dans le temps de la densité et de la hauteur des fougères. Les données présentées sont les moyennes ajustées $\pm$ erreur type. Les points sont légèrement décalés les uns des autres le long de l'axe des années pour permettre de mieux les distinguer.

des fougères que de 9 % par rapport aux témoins. Cette réduction de la densité et de la hauteur des frondes avec l'ombrage apparaît beaucoup plus importante que celle rapportée dans une expérience pour la *dennstaedtia* à lobes ponctués au Connecticut (Hill et Silander Jr., 2001).

L'expérience montre également que la densité de fougères avait tendance à baisser dans le temps, tant dans les parcelles traitées que témoins, de 7 ± 4 frondes·m⁻²·an⁻¹ ($p = 0,056$), probablement en raison de la fermeture graduelle du couvert forestier (Fei et collab., 2010). Ces résultats indiquent que le pourcentage de lumière parvenant au sol serait un facteur majeur pour le développement et le maintien de la population de *dennstaedtia* à lobes ponctués dans les érablières et, que pour cette espèce, il existe un seuil d'intensité lumineuse au-dessous duquel elle ne peut plus se maintenir à forte densité. L'ouverture du couvert forestier est évidemment l'un des facteurs majeurs pouvant déclencher l'envahissement des forêts par les fougères (de La Crétaz et Kelty, 1999; Aikens et collab., 2007).

Conclusion

En plus de l'épaisseur de l'humus, des conditions de drainage et de l'état de submersion annuelle des sols qui influencent la répartition des 3 espèces de fougères étudiées, la présence des cerfs de Virginie semble aussi

associée positivement à l'occurrence de *D. punctilobula* et de *D. noveboracensis* dans les érablières. Cette association mérite d'être étudiée plus à fond pour la valider. Bien que la densité de cerfs au Québec (< 8 individus/km²) demeure plus faible que celle parfois rencontrée plus au sud aux États-Unis, on a estimé que, dans le nord-est de la Pennsylvanie, des densités de cerfs inférieures à 8 individus/km² devraient permettre à la régénération de plusieurs essences forestières de s'épanouir après une coupe dans les forêts mixtes feuillues (Horsley et collab., 2003). Cependant, dans cette région, les essences favorisées dans la régénération sont surtout le cerisier tardif (*Prunus serotina*) et le cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica*). Au Québec, les conditions rencontrées dans les érablières lors de l'inventaire des points d'observation écologique ont été influencées possiblement par les densités de cerfs dans les années 1970 à 1990. Les densités au début de cette période étaient beaucoup plus faibles que celles rapportées en 2008.

L'ensemble de nos observations montre qu'il est possible de créer des conditions favorables à l'émergence et à la croissance de la régénération forestière en érable dans des érablières par l'élimination mécanique des frondes de la *dennstaedtia* à lobes ponctués, accompagnée d'un chaulage si l'analyse du sol indique un besoin en chaux. La densité de

semis d'érable établis atteint alors des quantités considérées propices à la sylviculture de l'érablière, soit entre 15 et 30 semis/m² (entre 150 000 et 300 000 semis à l'hectare; Kelty et Nyland, 1981, Marks et Gardescu, 1998). La fauche ou l'écrasement des fougères à 2 reprises durant l'été (au début juin et au début août) durant 2 années consécutives a permis de réduire considérablement la densité et la hauteur des frondes de *dennstaedtia* à lobes ponctués durant les 3 années subséquentes. Cependant, la fauche des fougères à elle seule ne pourra entraîner une augmentation marquée de la régénération en érable si les conditions de fertilité du sol ne sont pas adéquates. D'autres traitements, comme la scarification du sol en surface pour briser les rhizomes des fougères, ne préviennent pas le retour de la *dennstaedtia* à lobes ponctués en abondance (de La Crétaz et Kelty, 1999). La dynamique entre le degré d'ouverture du couvert forestier, l'envahissement par les fougères, la fertilité du sol, la densité de population des cerfs et la régénération forestière dans les érablières représente, dans le cadre de l'aménagement durable des forêts, un véritable champ de recherche à débroussailler sous les conditions que l'on rencontre actuellement dans certaines régions du Québec.

Remerciements

Nous tenons à remercier les propriétaires des érablières qui ont permis la réalisation des expériences sur leurs sites: Michel Bouffard de la Ferme Agribouf SENC à Stornoway, Jacques Martel à Marston ainsi que Rémy, Doris et Dominic Imbeault à Wotton. Nous voulons souligner le soutien du secteur Faune terrestre et avifaune de la Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats du MFFP pour avoir transmis les données sur l'évolution des populations de cerf de Virginie au Québec, la collaboration de Vincent Poisson, ingénieur forestier de ProForêt Consultants inc., des Équipements Sylmar inc. qui ont construit le rouleau brise-fougère et de Émmeri Boulanger qui a mis à notre disposition son pneu brise-fougère. Les expériences ont été rendues possibles grâce à l'appui financier du programme Appui au développement de l'agriculture et de l'agroalimentaire en région du ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec et du Programme canadien d'adaptation agricole d'Agriculture et Agroalimentaire Canada. ◀

Références

- AIKENS, M.L., D. ELLUM, J.J. MCKENNA, M.J. KELTY et M.S. ASHTON, 2007. The effects of disturbance intensity on temporal and spatial patterns of herb colonization in a southern New England mixed-oak forest. *Forest Ecology and Management*, 252 : 144-158.
- BOUCHER, S., M. CRÊTE, J.-P. OUELLET, C. DAIGLE et F. POTVIN, 2003. Augmentation de la densité des populations de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) au Québec: comparaison d'indices de condition physique. *Société de la faune et des parcs du Québec*, Québec, 22 p.
- BRACH, A.R., S.J. MCNAUGHTON et D.J. RAYNAL, 1993. Photosynthetic adaptability of two fern species of a northern hardwood forest. *American Fern Journal*, 83 : 47-53.
- COLLARD, A., L. LAPOINTE, J.-P. OUELLET, M. CRÊTE, A. LUSSIER, C. DAIGLE et S.D. CÔTÉ, 2010. Slow responses of understory plants of maple-dominated forests to white-tailed deer experimental exclusion. *Forest Ecology and Management*, 260 : 649-662.
- 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.
- COX, H.R., 1915. Eradication of ferns from pasture lands in the eastern United States. *Farmer's Bulletin*, 687: 1-12.
- CRÊTE, M., J.-P. OUELLET et L. LESAGE, 2001. Comparative effects on plants of caribou/reindeer, moose and white-tailed deer herbivory. *Arctic*, 54 : 407-417.
- DAYTON, W.A., 1960. Notes on western range forbs: *Equisetaceae* through *Fumariaceae*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, 254 p.
- DE LA CRÉTAZ, A.L. et M.J. KELTY, 1999. Establishment and control of hay-scented fern: A native invasive species. *Biological Invasions*, 1 : 223-236.
- DE LA CRÉTAZ, A.L. et M.J. KELTY, 2002. Development of tree regeneration in fern-dominated forest understoreys after reduction of deer browsing. *Restoration Ecology*, 10 : 416-426.
- DE LA CRÉTAZ, A.L. et M.J. KELTY, 2006. Control of hay-scented fern by mowing. *Northern Journal of Applied Forestry*, 23 : 149-154.
- DEMCHIK, M.C. et W.E. SHARPE, 2001. Forest floor plant response to lime and fertilizer before and after partial cutting of a northern red oak stand on an extremely acidic soil in Pennsylvania, USA. *Forest Ecology and Management*, 144 : 239-244.
- DUCHESNE, L., R. OUMET, J.D. MOORE et R. PAQUIN, 2005. Change in structure and composition of maple-beech stands following sugar maple decline in Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 208 : 223-236.
- ENGELMAN, H.M. et R.D. NYLAND, 2006. Interference to hardwood regeneration in northeastern North America: Assessing and countering ferns in northern hardwood forests. *Northern Journal of Applied Forestry*, 23 : 166-175.
- FEI, S., P. GOULD, M. KAESER et K. STEINER, 2010. Distribution and dynamics of the invasive native hay-scented fern. *Weed Science*, 58 : 408-412.
- FLINN, K.M., M.M. LOIACONO et H.E. GROFF, 2014. Low reproductive success of hay-scented fern (*Dennstaedtia punctilobula*) regardless of inbreeding level or time since disturbance. *Botany*, 92 : 911-915.
- GRONINGER, J.W. et L.H. MCCORMICK, 1992. Effects of soil disturbance on hay-scented fern establishment. *Northern Journal of Applied Forestry*, 9 : 29-31.
- HAMMEN, S.C.L., 1993. Density-dependent phenotypic variation in the hay-scented fern, *Dennstaedtia punctilobula*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 120 : 392-396.
- HART, D.H. et W.E. SHARPE, 1997. Response of potted northern red oak and hay-scented fern to additions of calcium, magnesium, potassium, and phosphorus. Dans: PALLARDY, S.G., R.A. CECICH, H.G. GARRETT et P.S. JOHNSON (édit.). *Proceedings of the 11th Central Hardwood Forest Conference*, St. Paul, MN. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, General Technical Report NC-188, p. 304-312.
- HELD, M. et S. JONES HELD, 2014. Long-term forest changes in northeastern Pennsylvania. *Castanea*, 79 : 138-146.
- HILL, J.D. et J.A. SILANDER Jr., 2001. Distribution and dynamics of two ferns: *Dennstaedtia punctilobula* (*Dennstaedtiaceae*) and *Thelypteris noveboracensis* (*Thelypteridaceae*) in a northeast mixed hardwoods-hemlock forest. *American Journal of Botany*, 88 : 894-902.
- HORSLEY, S.B., 1984. Hay-scented fern rhizome development in uncut and thinned Allegheny hardwood stands. *American Journal of Botany*, 71 : 80-81.
- HORSLEY, S.B. et D.A. MARQUIS, 1983. Interference by weeds and deer with Allegheny hardwood production. *Canadian Journal of Forest Research*, 13 : 61-69.
- HORSLEY, S.B., S.L. STOUT et D.S. DECALESTA, 2003. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications*, 13 : 98-118.
- HOTHORN, T., K. HORNIK et A. ZEILEIS, 2006. Unbiased recursive partitioning: A conditional inference framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 15 : 651-674.

- Huot, M. et F. Lebel, 2012. Plan de gestion du cerf de Virginie au Québec 2010-2017. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune – Secteur Faune Québec, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats, Québec, 578 p.
- KELTY, M.J. et R.D. NYLAND, 1981. Regenerating Adirondack northern hardwoods by shelterwood cutting and control of deer density. *Journal of Forestry*, 79: 22-26.
- LENTH, R.V., 2014. Ismeans: Least-squares means. R package version 1.11. Disponible en ligne à : <http://cran.r-project.org/web/packages/lmeans>. [Visité le 15-08-10].
- LYON, J. et W.E. SHARPE, 1996. Hay-scented fern (*Dennstaedtia punctilobula* (Michx.) Moore) interference with growth of northern red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings. *Tree Physiology*, 16: 923-932.
- MARKS, P.L. et S. GARDESCU, 1998. A case study of sugar maple (*Acer saccharum*) as a forest seedling bank species. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 125: 287-296.
- MCCORMICK, L.H. et T.W. BOWERSOX, 1997. Grass or fern competition reduce growth and survival of planted tree seedlings. Dans: PALLARDY, S.G., R.A. CECICH, H.G. GARRETT et P.S. JOHNSON (édit.). *Proceedings of the 11th Central Hardwood Forest Conference*, St. Paul, MN. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, General Technical Report NC-188, p. 286-293.
- MINISTÈRE DES RESSOURCES NATURELLES, 2001. Le système hiérarchique de classification écologique du territoire. Ministère des Ressources naturelles du Québec, Québec, 4 p.
- MINISTÈRE DES RESSOURCES NATURELLES (sous la direction de BOULET B. et M. HUOT), 2013. Le guide sylvicole du Québec, Tome 1 – Les fondements biologiques de la sylviculture. Les Publications du Québec, Québec, 1044 p.
- NUTTLE, T., T.E. RISTAU et A.A. ROYO, 2014. Long-term biological legacies of herbivore density in a landscape-scale experiment: Forest understoreys reflect past deer density treatments for at least 20 years. *Journal of Ecology*, 102: 221-228.
- OUMET, R., J.D. MOORE et L. DUCHESNE, 2012. DELFES: diagnostic des éléments limitatifs selon le feuillage de l'érable à sucre et le sol. Version 1,3. Direction de la recherche forestière, ministère des Ressources naturelles, Québec, 7 p.
- PINHEIRO, J., D. BATES, S. DEBROY, D. SARKAR et R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Package R version 3.1-120. Disponible en ligne à : <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>. [Visité le 15-08-10]
- SAUCIER, J.-P., J.-P. BERGER, H. D'AVIGNON et P. RACINE, 1994. Le point d'observation écologique: normes techniques. Service des inventaires forestiers, Direction de la gestion des stocks forestiers, ministère des Ressources naturelles du Québec, Québec, 116 p.
- SHARPE, W.E. et J.E. HALOFSKY, 2004. Hay scented fern (*Dennstaedtia punctilobula*) and sugar maple (*Acer saccharum*) seedling occurrence with varying soil acidity in Pennsylvania. Dans: YAUSSY, D.A., D.M. HIX, R.P. LONG et P.C. GOEBEL (édit.) 2004. *Proceedings of the 14th Central Hardwood Forest Conference*, Wooster, OH. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station, Newtown Square, PA., General Technical Report NE-316, p. 265-270.
- STROMAYER, K.A.K. et R.J. WARREN, 1997. Are overabundant deer herds in the Eastern United States creating stable states in forest plant communities? *Wildlife Society Bulletin*, 25: 227-234.