





UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

À LA RECHERCHE DE L'AMÉNAGEMENT DURABLE EN FORÊT BORÉALE :  
CROISSANCE, MORTALITÉ ET RÉGÉNÉRATION DES PESSIÈRES NOIRES SOUMISES À  
DIFFÉRENTS SYSTÈMES SYLVICOLES

THÈSE  
PRÉSENTÉE  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE  
EXTENSIONNÉE DE  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

MIGUEL MONTORO GIRONA

SEPTEMBRE 2017



## REMERCIEMENTS

Ce projet est le résultat de beaucoup de travail, d'espoir et de ressources provenant d'une multitude d'institutions, de personnes et de compagnies forestières qui m'ont donné du soutien pendant tout le parcours de ce doctorat en participant de près ou de loin au développement et au succès de cette recherche. Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Hubert Morin, de m'avoir sélectionné pour cette aventure professionnelle et personnelle dans un projet passionnant et pleins de défis. Il m'a offert sa confiance et son support, en plus d'avoir laissé la porte ouverte à ma créativité (il a dit OUI à toutes les «folies» que je lui ai proposées), mais encore plus important, il m'a toujours fait sentir comme chez moi. Il est devenu une référence professionnelle et humaine pour moi, car il a construit notre laboratoire de zéro, en plus de réussir à devenir une figure de la foresterie québécoise, et le tout en ayant vécu deux vies... Je me considère chanceux d'avoir eu un directeur de thèse qui te sourit à tous les matins quand tu arrives pour travailler et qui te donne la liberté pour construire et créer ton propre projet de recherche. Je remercie ensuite mon codirecteur, Jean-Martin Lussier, pour avoir mis au point un excellent dispositif expérimental (puissant, vaste et original) et pour ses commentaires critiques qui m'ont permis de m'améliorer et de perfectionner mon travail. Merci aussi de m'avoir offert un contrat de travail avec le Service canadien des forêts pendant le parcours de mon doctorat et pour les discussions, les conseils, les réflexions et le cours intensif sur comment survivre (et être mentalement stable) dans le monde de la recherche. Grâce à lui, j'ai appris à être plus patient et à relativiser, deux choses vraiment importantes qui ont toujours fait partie de mes points faibles. Au niveau de la direction de recherche, j'aimerais aussi remercier Cornelia Krause et Sergio Rossi pour m'avoir dirigé, aidé et donné tout le soutien nécessaire lorsque qu'Hubert était en convalescence. Aussi, j'exprime ma gratitude aux membres du jury Alain Leduc et Louis De Grandpré, ça a été un honneur pour moi de compter sur deux grandes figures de la foresterie québécoise pour l'évaluation de ma thèse de doctorat.

Ce projet a été le fruit d'un effort combiné de l'Action concertée du Fonds québécois de recherche Nature et Technologie (FQRNT), du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale, du Centre canadien sur la fibre de bois du Service canadien des forêts de Ressources naturelles Canada, de l'Université du Québec à Chicoutimi, du Centre d'étude de la forêt (CEF), du Programme de Modélisation de la Complexité de la forêt (UQAM), de FPIInnovations ainsi que des compagnies Produits forestiers Résolu et Bosaico. Je remercie pour leur support financier tout au long de ce projet.

Un des événements les plus gratifiants pendant le doctorat a été d'avoir le privilège de travailler avec trois experts qui ont fait une contribution significative (hallucinante et brutale) au projet, en plus d'être indispensables dans mon parcours en recherche : les professeurs Sergio Rossi, Jean-Claude Ruel and Timo Kuuluvainen. De Sergio, j'ai grandement apprécié sa gentillesse, son aide et son efficacité dans le suivi de la rédaction de manuscrits. C'est une chance de pouvoir avoir travaillé/collaboré avec le professeur qui a publié le plus dans notre département, en plus d'être toujours au service des étudiants pour donner des conseils statistiques et pour son initiative de créer l'atelier de rédaction scientifique. J'ai appris beaucoup de cette machine de la publication scientifique et encore plus de la belle personne qu'il y a derrière. Jean-Claude Ruel, pour son humilité et sa générosité, pour les rencontres très enrichissantes, pour avoir suivi mon projet du début jusqu'à la fin, pour sa grande disponibilité et pour ses commentaires critiques qui m'ont permis d'aller plus loin et de fournir un travail de qualité. Selon Scopus il est la personne avec le plus de publication au monde sur les chablis et avoir travaillé avec lui a été une leçon constante d'honnêteté et de rigueur; Il m'a appris à interpréter la réalité écologique d'un des phénomènes les plus complexes : la mortalité des arbres. I want to especially thank Timo Kuuluvainen (University of Helsinki) for allowing the realization of my internship in his laboratory and for building an interesting/spectacular comparative study between Finnish and Canadian boreal forest in the context of forest resilience. That experience have been one of the most rewarding things

during my PhD. Two months and a half in Helsinki were very productive, and I was/am impressed of his analysis/interpretation in Forest Ecology (It is unbelievable). He is the father of forest restoration in Boreal Forest, but the most important is that it is amazing working with him. I will never forget this enriching experience. I need to continue collaborating with him in the future because I was truly connected to his Science philosophy, and his study approach. Thank you for giving me everything to feel comfortable and integrated in your department. Merci d'avoir collaboré aux différents chapitres de cette thèse, j'ai beaucoup d'admiration pour vous trois.

Les cinq mois et demi de terrain intensifs et les innombrables heures d'analyses au laboratoire ont été des étapes de travail dur dû à la taille de ce dispositif de recherche, à la localisation des sites dans des endroits très éloignés de la civilisation et au grand nombre d'échantillons récoltés. Je remercie mon assistante de terrain et les professionnels de recherche, qui par leur énergie et leur effort ont garanti le succès du travail de terrain et d'analyses de laboratoire. À Roger Gagné et Nathalie Fantin, pour avoir été clé dans l'installation de ce magnifique dispositif de recherche et pour le travail de terrain extraordinaire effectué pendant les années de suivi expérimental. À Émilie Chouinard, pour avoir supporté les conditions difficiles de terrain et maintenir son beau sourire de vedette de l'émission « *La Semaine verte* ». Je suis fier d'avoir eu la meilleure assistante de terrain au monde : Bravo pour les gens sales, les chaussettes dans le *pick-up* et le génocide des familles de perdrix. À Guillaume Grosbois, pour m'avoir accompagné sur le terrain de façon désintéressé quand personne était disponible et d'avoir été capable de travailler des journées de 18 heures sans aucun arrêt en donnant le maximum de lui-même, et tout ça dans le seul but de m'aider. À Jean-Guy, pour pouvoir supporter mon rythme frénétique de travail (>56 ans) et son excellente précision avec la scie à chaîne. À François Gionest, pour avoir fabriqué les appareils pour mesurer la lumière. Grâce à lui, tous les projets de terrain se passent bien grâce à son implication, son expérience et son professionnalisme. À Milla Rautio, pour nous avoir prêté la sonde Licor pour mesurer la lumière dans nos sites d'étude, pour les belles discussions, son soutien et sa grande empathie

(je suis fan de toi). À Marie-Josée Tremblay, pour ses cours sur les logiciels de Dendro, son aide avec des échantillons impossibles et sa belle compagnie pendant mon doctorat (vive le colibri !). À Danielle Laprise pour ses conseils sur les préparations d'échantillons, son caractère et sa passion pour les chevaux (la machine !!!). Je remercie spécialement Denis Walsh pour son aide avec la modélisation, les analyses et la validation statistiques. Il a fait tout ce travail avec un professionnalisme et un talent incomparable et il a été une personne essentielle dans le développement de mon doctorat dû à son expérience, son efficacité, son altruisme et son enthousiasme. Grâce à lui, j'ai appris à faire des analyses complexes et sa participation a permis de donner plus de solidité et de rigueur statistique à ce projet de recherche.

Je tiens aussi à remercier les professeurs et le personnel d'administration du département des Sciences Fondamentales. À Mathieu Cusson, pour les conseils sur les analyses statistiques. À Milla Rautio, pour me faire sentir plus proche de l'Europe, pour sa générosité et faire tout son possible pour nous aider (même partager sa maison pour les fêtes de laboratoire et de soutenance). À mon espagnol Jacques Ibarzabal pour son humour et à Pascal Sirois pour son charisme, pour sa poêle à Paella et pour son courriel touchant. À la directrice du département Valérie Legendre-Guillemin, pour être proche des étudiants et être la fan numéro 1 de mes Mojitos. À Daniel Lord, pour avoir travaillé à fond pendant des années afin d'améliorer le département. À Annie Deslauriers et Maxime Paré, pour les discussions sur la conciliation entre la recherche et la vie familiale. À Line Duchesne et Dominique Simard, pour m'avoir aidé et guidé avec gentillesse dans tous les processus administratifs et le merveilleux Germain Savard, pour son efficacité dans la résolution des problèmes au laboratoire, mais aussi pour les 1000 blagues que nous avons partagées, ce qui a fait en sorte que mon quotidien soit plein d'humour. J'aimerais remercier particulièrement Cornelia Krause, pour m'avoir apporté beaucoup au niveau scientifique et personnel. J'ai tout enregistré dans ma tête sur les risques d'être une personne passionnée (insomnie)... Merci de m'avoir donné tes avis sur mes travaux de dendro, tes conseils, ta tendresse et ton sourire. J'aurais aimé avoir collaboré plus avec toi



pendant le doctorat et d'avoir écrit un article ensemble, parce que j'aime passer du temps avec toi. Aussi, je remercie Serge Gosselin, France Marchand, Philippe Meek, Frédéric Perreault, Alain Gagnon, Guita Mercier, Luc Fillion ainsi que tous leurs collègues des compagnies Produits Forestiers Saguenay, Bosaico et FPInnovations qui ont activement travaillé dans l'installation du dispositif et dans la visite virtuelle de nos sites d'étude. A mis profesores de España Reyes Alejano y Joaquín Alaejos, porque con su trabajo, motivación y valores han contribuido a mi desarrollo y evolución profesional, siendo siempre referentes para mi, y ayudándome en todo momento en cada desafío y aventura. A Emma Martinez, porque la primera vez que trabaje en investigación fue contigo, porque tú con los delfines y las rapaces me abriste las puertas a este mundo alucinante: "La ciencia"; Tú sonrisa, pasión y curiosidad han estado conmigo en cada paso. A Juan Carlos Linares y Chechu Camarero, por hacer una investigación de calidad con el máximo nivel de originalidad en Spain, os admiro.

Le partage quotidien est l'un des éléments les plus importants de la vie, pour cela j'ai besoin de remercier tous mes collègues, des plus anciens jusqu'aux nouveaux, des permanents jusqu'aux temporaires parce que tous ont su m'apporter des choses essentielles, comme des câlins (Anne-Éli), de la complicité (Pati, Émilie P et Rocio Urrutia), des moments cigarettes (Fabricio et Valentina), de la sagesse (Lucile, Lorena et Madjelia), de la fête (Karo, Evelyn et Tobias), du karaoké (Shakira Navarro et Serena), des défilés en bobettes (Audrey), des feux dans le jardin (Catherine), des gâteaux (Stéphanie C et Maxime W), des œufs (Anne-Lise), une vraie amitié (Sonya Levesque), de folisex (Emy), du partage de lit (Maxime T, Audrey et Carlos), de la paranoïa (Tobias), de la joie (Evelyn et Ernesto), des discussions pseudo-philosophique (Maxence et Fabio), du surréalisme (Xavier, Angelo et Daniele), de Téquila (Cassy), de la beauté (Hiba et Valérie Bergeron), de la sensualité et de l'érotisme artistique (Florence) et de l'élégance (Magali et Mariette), et ce, à chaque jour de mon doctorat. J'aimerais remercier spécialement Lionel Navarro, parce que nous avons commencé ensemble et que tu as été toujours là, du début jusqu'à la fin, parce que chaque truc positif (ou pas) qui arrive dans ta vie ou dans la mienne nous avons vécu ça ensemble, pour les millions

de cigarettes (Marta), les bières, les secrets gardés dans le tiroir, les folies (SKAPE dans la voiture), les paranoïas infinies (danseuse). À Emy, pour sa générosité, sincérité, loyauté, tendresse, et humanité. Tu ne peux pas imaginer la quantité de choses magiques que tu as pour apporter au monde, tu es une sirène-ornithorynque (selfish in your car). Emy et Lio, l'équipe de nuit m'a fait vivre les meilleurs moments du labo (vive les putes !!). A mis españolas Laura, Gonzalo y Jorge, porque vuestras estancias en el laboratorio han sido una avalancha de alegría, cachondeo, calor y vida a mis inviernos canadienses, pero sobretodo por vuestra calidad humana y profesional. Muchas gracias compañeros. À Tobias pour son amitié, pour les grand moments d'apothéose partagé, les discussions, les dis-putes, Cuba... À mon copépode Grosbois, parce que je ne peux pas imaginer cette expérience sans toi. Tu as fait partie de mon doctorat seconde à seconde, et ce, jour et nuit. Tu as été clé dans mes réussites et mes succès, en plus d'être la seule personne qui connaisse les lumières et les ombres derrière cette expérience. Tu es la personne qui m'a le plus aidé, supporté et calmé. Je suis chanceux d'avoir commencé à partager, vivre, sentir, voler, marcher et construire un univers parallèle avec toi, loin de tout et avec une rotation indépendante aux lois gravitationnelles: NUCO, T'ESTIMO, LINKATCHIDRAC, AMARILLO, UMEA. ONYVA!!!

La vie d'un étudiant international est rempli de défis hallucinants comme apprendre une nouvelle langue, t'intégrer dans une autre culture/société différente à la tienne, construire une vie sans ta famille et tes amis, en plus de survive au long hiver québécois. Pour nous, il n'est pas seulement un projet de recherche ou un programme d'étude, c'est une aventure totale à tous les niveaux. Ce voyage arrive à sa fin et j'aimerais vous dire à tous merci d'avoir fait de cette étape de ma vie une expérience inoubliable, car mon estomac est comprimé et mes sentiments à fleur de peau chaque fois que je parle de l'immense et de la magnifique forêt boréale québécoise. Pour ça, je suis venu au Québec, pour la connaître, pour regarder par la fenêtre de la voiture et voir à l'horizon plein d'épinettes et de lacs, je me sens privilégié d'avoir travaillé quatre ans de ma vie pour trouver des façons de mieux l'aménager. Maintenant, cet endroit est aussi chez moi. Objectif réussi, GRACIAS Québec.

Los desafíos no se logran solos, puesto que somos el resultado de todo lo que experimentamos y aprendemos con el curso del tiempo. En esto mi familia ha jugado un papel clave por darme una educación con valores e ideales muy poderosos, esas han sido las únicas herramientas que he necesitado, mi gasolina fue las ganas de vivir, crecer y soñar con los ojos abiertos... sin miedos. Por ello, gracias a mi abuelo Miguel que aunque ya no esté aquí pienso todos los días en él, por ser la persona favorita de mi vida, por haber sido un luchador pero de los de verdad, sobreviviendo a una post-guerra muy dura, pasando hambre y miseria... siendo capaz de construir un imperio solo con su trabajo, enseñándome la importancia del humor, los principios de justicia, dignidad y el valor del esfuerzo, su capacidad para ayudar a la gente y el respeto a todas las personas con independencia de razas, ideas... Por eso, mi nombre "científico" va a ser Miguel, para tenerle aún más presente y recordarle cada día. A mis padres, porque a pesar de estar a 6000 Km han estado conmigo todo el tiempo, para ellos estos largos cuatro años con navidades, cumpleaños y conversaciones por Skype, en las que en muchas ocasiones acabábamos con los ojos a punto de explotar han sido muy duros. A mi madre, por escribirme todos los días, por mandarme su fuerza y coraje, por limpiarme mi casa, regar mis plantas y enviarme paquetes con productos españoles (tan necesarios), por confiar en mí, por darme todo, por estar cerca y por ser una de las personas más generosas que conozco. Por su carácter y garra, por traerte la luna si es necesario solo para verte sonreír. A mi padre, por su racionalidad, su lógica aplastante, su nobleza y su temple, también por su locura (ayyyyy los genes como nos afectan). Parece que fue ayer cuando cogía un avión en Málaga con mi maleta firmada por todos y con mi mochila de montaña rumbo Canadá, todo el mundo llorando en el aeropuerto y mi padre saltando de alegría porque sabía que iba persiguiendo un sueño. Sabía que eran importantes en mi vida, pero gracias a esta experiencia he aprendido que son indispensables, necesarios, útiles tanto que no podría repetir una aventura si implicara verlos solo dos semanas por año. A mi hermano, lo más jodido de esta experiencia ha sido experimentar la impotencia de estar lejos en los días más duros de su vida. La única vez que pensé seriamente en tirar la toalla fue por él y continué también por él. Siempre he creído que yo era el fuerte, y él, el débil (psicológicamente), sin embargo, la vida me ha demostrado que él es capaz de gestionar,

soportar y afrontar cosas en las que yo me derrumbaría por completo. Él se ha convertido en un maestro de lucha y valentía para mí. Se ha enfrentado a un monstruo (pero de los reales), ha ganado todas las batallas, y nos ha hecho aprender a todos con él. Lo admiro y quiero como a nadie, porque es como un brazo, una pierna, un ojo, un odio, un yo. Una vida entera juntos, peleándonos, insultándonos, difamándonos, perdonándonos, riéndonos, compartiendo todo. Sin él, no puedo concebirme. No puedo escribir todo lo que hay detrás de estas líneas, pero puedo asegurar que cada frase me quema. Gracias, por la vida tan chula que me habéis dado.

À mis locos: Ana culo rana e Izan Tormenta, porque una de las cosas que más trabajo me ha costado es no disfrutar de sus locuras (como robar bancos en triciclo), las bromas (tirar zapatillas por la ventana a las 12 de la noche)... y otras de las millones de peripecias espontáneas y mágicas que creamos... Me acuerdo que dibujamos un barco que llegaba hasta las cataratas del Niagara, y cuando estuve allí, no dejaba de pensar en ellos. Han sido mi fondo de escritorio, el búho del Izan ha estado en mi mesita de noche, al lado de mi despertador, de manera que lo veía todos los días al levantarme. Cuando me fui eran dos críos y ahora son casi adolescentes... No sabéis lo importantes que sois para mí. Vivan los escarabajos peloteros. A su madre, por estar siempre ahí, por sus ojazos que siempre ven más allá, por subir desde su casa para ayudar a mi madre a conectarse a internet para hablar conmigo, por ser una de las personas más especiales de mi vida (con evoluciones, idas y venidas incluidas). À El Patriarca (Paco Girona), porque Dios, no imaginas lo que te he echado de menos, nuestras conversaciones en confianza, la de veces que he necesitado hablar contigo y darte un abrazo, eres como mi hermano mayor, mi amigo y una de las personas que más me conoce. No quiero perderme más de ti. A Ana Mari, la alegría y el cachondeo personificado, una de las personas que más me hace reír, una Girona pura, auténtica y con los sentimientos a flor de piel siempre, una de las personas que más admiro y sin las que no podría ni imaginarme: genio y figura. Tú fuiste la persona de la que más me costó despedirme, porque eres como yo, no soportas decir adiós, tengo la escena del

supermercado grabada a fuego. A mi fea, que la he visto crecer y porque se ha transformado en una emprendedora llena de ilusión dándole vida a la mejor barbería del mundo, no imaginas lo que me he acordado de nuestros cafés. Eres lo mejor de la nueva generación. A los chiquitajos Mariola y Paco, a mi Tita Juani por su dulzura, a la gran Ramona, a mi fisioterapeuta pluriempleada que siempre está llena de vida (Amalia), al mejor taxista de Cazorla, y a mi primo José. A mi primo Agustín Mejías, por seguir todos mis pasos, al cual tengo muchas ganas de ver y abrazar. A mi primos Felipe y Capilla, por acordarse siempre de mí, eres un monstrito nene! A mi tío Francis, porque sé que este también es tu sueño y que lo vives como si fuera el tuyo, a mi tía Lola, por los cigarros, risas y locuras! A mis primos en especial a mi prima Yoli expatriada inglesa, que ha estado al 1000 conmigo, por su inocencia, por ser la mejor de toda la cuadrilla y porque es como una hermana para mí. A toda mi familia catalana: la quemamariposas oficial (Eva), mi geisha (Ascen), la modelo de trajes quemados (Carmen), la tri-mamá (y) mi ídola (Arantxa) y mi Olvi por estar siempre dispuesta a liarla parda conmigo, quiero que sepáis que os tengo siempre presentes y que vuestro cariño es vital para mí, porque es de calidad y puro, porque aunque viváis a 800 km de Jaén estáis siempre con nosotros y os queremos con locura.

A mis amigos, porque en estos 4 años este ha sido mi talón de Aquiles en Canadá, mi gran debilidad y mi gran fracaso. Habéis hecho que tenga el listón muy alto y os he echado de menos más que nunca. A José Pedro porque eres mi mejor amigo, porque sabes cómo estoy sin preguntarme, por advertirme sobre los riesgos del mundo de la investigación, y yo, haciendo honor a mi reputación, no te escuché. A Martin, porque eres irremplazable, porque eres parte de mi, porque nuestra amistad es una piedra dura de Chipiona capaz de soportar las lluvias de meteoritos, los agujeros negros ocultos, sabes que no tengo palabras, dinero, ni recursos para agradecerte todo lo que haces por mí. A Isa, porque eres mi sangre, porque eres mi ángel, puro corazón, pura magia, pura vida y no puedo concebir este planeta sin seres llenos de luz como tú. A mi Noguey/Noegy, por en solo dos días entrar en el top 5 de personas favoritas de mi vida, el nene quiere verte crecer! A Kiko, porque todo esto empezó

en 2007 en Murcia después de ver una película de cine independiente (seguramente), cuando frivlizábamos sobre como imaginábamos el futuro, te llevo conmigo siempre, GRACIAS. A Miriam, porque has estado en los momentos más difíciles de esta experiencia dándome lo mejor de ti, ha sido muy difícil vivir sin escuchar tu voz, sin viajar por tus circuitos neuronales. A Guille, porque soy tu fan número uno, por tu risa, tu bondad, tu inteligencia para estar siempre feliz... de mayor quiero ser como tú. A Antonio, por las canciones, el surrealismo, las confesiones, los striptease emocionales y las sobredosis de sinceridad, por siempre AINET. A Fran, porque aunque en estos años nos hayamos distanciado (la cabra tira al monte), sé que estás ahí. A Irene, porque tu magia y energía me llegan estés donde éstes y eres alguien atemporal en mi mundo, nuestras conversaciones siguen siendo una de mis drogas favoritas. A María nube, por tu sensibilidad, por ser poesía, música y atardecer. A Bernardo, por llegar a mí como una flecha, nuestra conexión y empatía sigue siendo uno de los grandes misterios (con solución) de mi vida, gracias por entrar sin llamar cuando te apetece, tus mensajes a las 3 de la mañana son éxtasis puro. A mis compañeros de Huelva Información: Maribel, Ana, Rosa, Yayi y a mi Silvia, porque siempre estáis ahí dándolo todo conmigo y enviándome CARIÑO ULTRA CONCENTRADO.

A mi Sierra de las Villas que me ha visto crecer, a esos montes le debo el 99% de lo que soy, mi sensibilidad, mi parte más animal, mi locura y un sinfín de características que la gente de asfalto no podrían entender, porque cuando naces en un ambiente como este tu relación con la naturaleza se convierte en tu forma de entender el mundo, una vida respirando ese aire, caminando por esas piedras, sintiendo el viento, bañándote en esos ríos, tumbándote en la hierba, mirando al cielo y viendo los buitres leonados... Hay una cadena invisible que me tiene atado a ese lugar y esos barrancos, que hacen que no encuentre otro lugar donde me sienta más cerca de mí mismo. A mi pueblo y mi gente, que han estado dándome mucho cariño en la distancia vía facebook, me siento orgulloso de dónde vengo, y no me olvido nunca de mis raíces, de mi cultura, de mis tierras de olivos al pie de la sierra. También quiero dedicar unas palabras a todas aquellas personas que nunca creyeron ni confiaron en mí, esas que,

sentadas en el sillón me veían escalar montañas imposibles esperando mi caída inminente. Ahora estoy en la cima, sintiendo el viento, fumándome un cigarrillo y más cerca de las estrellas, no puedo veros, ni escucharos... aunque sé que estáis ahí, en vuestro mundo gris.

GRACIAS, MERCI, THANK YOU, OBRIGADO, KIITOS, DANKE, GRAZIE, TACK...





*À Ana Girona y Antonio Montoro  
Pour être mes amies, mes idoles et mes parents  
et pour m'avoir toujours laissé rêver avec les yeux ouverts*



« L'imagination est plus importante que la connaissance »

-Albert Einstein-

*"L'Histoire montre clairement que, dans les pays peu peuplés disposant de ressources naturelles abondantes, l'on ne se soucie guère de l'avenir, car toute l'énergie est concentrée sur l'exploitation et l'utilisation sans scrupules des ressources que la nature a mises à leur disposition. Dans pareils cas, il est évident que les gaspillages sont très importants et qu'une utilisation plus rationnelle sur le plan économique ne se justifie pas. À mesure que la population augmente et que se développe le secteur industriel, la demande de toutes sortes de matières premières s'intensifie et l'opinion publique commence à prendre graduellement conscience de la nécessité de mieux gérer les ressources naturelles. Toutes les nations ont pratiquement suivi la même voie; certaines y arrivent plus vite que d'autres, mais chaque nation doit, un jour ou l'autre, faire face à la même situation".*

Zon, 1910

## TABLES DE MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	iii
LISTE DES FIGURES .....	xxii
LISTE DES TABLEAUX.....	xxii
ABBREVIATIONS.....	xxxï
RÉSUMÉ .....	xxxiii
SUMMARY .....	xxxvii
CHAPITRE I .....	1
1.1. Contexte .....	3
1.2. État des connaissances .....	13
1.2.1. Croissance des arbres résiduels .....	13
1.2.2. Mortalité .....	15
1.2.3. Régénération .....	18
1.3. Objectifs et hypothèses .....	24
1.4. Approche méthodologique.....	27
1.4.1. Aire d'étude.....	27
1.4.2. Caractéristiques du dispositif expérimental.....	33
1.4.3. Description des systèmes sylvicoles .....	35
1.4.4. Traitement de scarifiage:.....	37
1.4.5. Plan d'échantillonnage général .....	38
1.4.6. Méthodologie pour l'étude de la croissance .....	41

1.4.7. Méthodologie pour l'étude de la mortalité .....	42
1.4.8. Méthodologie pour l'étude de la régénération .....	44
1.5. Structure de la thèse .....	47
CHAPTER II .....	51
2.1. Abstract .....	54
2.2. Graphical abstract.....	55
2.3. Introduction .....	56
2.4. Material and Methods .....	59
2.4.1. Study area.....	59
2.4.2. Experimental design.....	60
2.4.3. Silvicultural treatments .....	61
2.4.4. Plot measurements and compilation .....	63
2.4.5. Dendroecological data .....	64
2.4.6. Data analysis .....	64
2.5. Results.....	66
2.5.1. Stand attributes.....	66
2.5.2. Radial growth response .....	69
2.6. Discussion .....	79
2.6.1. Radial growth response .....	79
2.6.2. Factors influencing growth response.....	80
2.7. Conclusions .....	86
2.8. Author Contributions .....	87
2.9. Supplementary Materials .....	88

CHAPITRE III .....	91
3.1. Abstract .....	94
3.2. Introduction.....	95
3.3. Material and Methods.....	98
3.3.1. Study area.....	98
3.3.2. Experimental design.....	98
3.3.3. Silvicultural treatments.....	99
3.3.4. Plot measurements .....	101
3.3.5. Assessment of radial growth .....	101
3.3.6. Individual radial growth patterns .....	102
3.3.7. Factors influencing the growth patterns .....	103
3.4. Results .....	104
3.4.1. Individual radial growth patterns .....	104
3.4.2. Factors influencing the growth patterns .....	107
3.5. Discussion.....	113
3.5.1. Determination of growth patterns with individual nonlinear models.....	113
3.5.2. Factors influencing the occurrence of growth patterns.....	114
3.6. Conclusions.....	118
3.7. Author Contributions.....	119
CHAPTER IV .....	121
4.1. Abstract .....	124
4.2. Introduction.....	125
4.3. Material and Methods.....	127

4.3.1. Study area.....	127
4.3.2. Experimental design.....	128
4.3.3. Silvicultural treatments.....	129
4.3.4. Study variables: Measurements and compilation.....	131
4.3.5. Data analysis.....	134
4.4. Results.....	135
4.4.1. Mortality.....	135
4.4.2. Factors influencing mortality and windthrow.....	141
4.5. Discussion.....	146
4.5.1. Mortality and windthrow.....	146
4.5.2. Factors influencing tree mortality.....	148
4.6. Conclusions.....	151
4.7. Author Contributions.....	152
4.8. Supplementary Materials.....	153
CHAPTER V.....	155
5.1. Abstract.....	158
5.2. Introduction.....	159
5.3. Material & Methods.....	161
5.3.1. Study area.....	161
5.3.2. Silvicultural treatments.....	162
5.3.3. Experimental design.....	165
5.3.4. Plot measurements and compilation.....	165
5.3.5. Data analysis.....	166

5.4. Results .....	167
5.4.1. Stocking, density and growth of seedlings .....	167
5.4.2. Factors influencing regeneration process: stocking and growth.....	176
5.5. Discussion.....	179
5.5.1. Density and growth of seedlings .....	179
5.5.2. Factors influencing the regeneration process: stocking and growth.....	181
5.5.3. Management implications .....	184
5.7. Conclusions.....	185
5.8. Supplementary Materials .....	186
6. CONCLUSION GÉNÉRALE .....	191
6.1. Contributions majeures de la thèse .....	192
6.1.1. Croissance .....	192
6.1.2. Mortalité .....	194
6.1.3. Régénération .....	196
6.2. Limites de l'étude .....	198
6.3. Perspectives de recherche .....	200
7. RÉFÉRENCES .....	207

## LISTE DES FIGURES

Figure 1.1. Forêt boréale canadienne (Mont-Valin, Québec). Miguel Montoro, 2013 .....	5
Figure 1.2. État de la forêt boréale 10 ans après un coupe avec protection de la régénération et du sol (CPRS). Mont-Valin, Québec.. ..	8
Figure 1.3. Ouverture de sentier et état de la canopée après une coupe progressive régulière.....	10
Figure 1.4. Coupe d'ensemencement et état de la régénération 10 ans après coupe partielle.....	11
Figure 1.5. État des pessières noires 10 ans après coupe progressives régulières.. ..	12
Figure 1.6. Réponses de la croissance radiale des arbres soumis à des traitements de coupes progressives régulières.. ..	14
Figure 1.7. Chablis après CPR sur la Côte-Nord. Miguel Montoro, 2013. ....	16
Figure 1.8. Nombre de publications sur le chablis par année pour la période (1958-2017) basée sur les données du site web « <i>Scopus</i> ».....	18
Figure 1.9. Semis d'épinette noire après traitement de scarifiage.. ..	22
Figure 1.10. Situation géographique des sites d'étude. A) Localisation de l'aire d'étude au Québec. B) Localisation des sites d'études. ....	27
Figure 1.11. Aire de distribution de l'épinette noire. Carte crée avec les données de la Base de données nationales sur les forêts du Canada, 2016.....	29
Figure 1.12. Pessière à mousses sur la Côte-Nord. ....	31
Figure 1.13. Structure du dispositif expérimental.....	34
Figure 1.14. Orthophotographie avec la distribution des unités expérimentales dans deux blocs à l'étude. 1) témoin, 2) minibandes, 3) sélection distante, 4) sélection rapprochée, 5) réserve de semencier et 6) CPRS. ....	35
Figure 1.15. État des peuplements résiduels après coupe. A) Minibandes. B) Réserve de semencier.. ..	36



Figure 1.16. Description des traitements sylvicoles expérimentaux. Les photographies hémisphériques montrent l'intensité des coupes et l'ouverture du peuplement après l'intervention. Les schémas carrés sont les patrons spatiaux des traitements où les aires blanches indiquent la récolte de 100% des arbres, tandis que les régions noires représentent les surfaces intactes et les aires grises montrent le prélèvement de 50% des arbres dans la bande résiduelle.....	37
Figure 1.17. Traitement de scarifiage. A) Pelle rétrocaveuse dans un sentier de débardage. B) Placeaux de scarifiage.....	38
Figure 1.18. Exemples de la répartition des unités expérimentales en fonction du relief.....	39
Figure 1.19. Représentation schématique d'une placette échantillon principale et des 42 micro-parcelles de régénération qui l'accompagnent.....	39
Figure 1.20. A) Identification des arbres dans la placette principale d'échantillonnage. B) Mesure de DHP. Guillaume Grosbois, 2014.....	40
Figure 1.21. Méthodologie pour l'étude dendrologique de la croissance. A) Extraction de carotte avec une sonde de Pressler. B) Préparation d'échantillon dans le support en bois. C) Mesure des cernes en utilisant le logiciel WinDendro™. D) Interdatation avec TSAP-Win™. Miguel Montoro, 2013-2016. ....	41
Figure 1.22. Exemples des variables utilisées à l'échelle de l'arbre pour l'étude de la mortalité. A) Blessures causées pour la machinerie. B) Exemple de chablis renversé avec un déracinement total. C) Chablis au bord du sentier de récolte.....	42
Figure 1.23. Exemples des variables utilisées à l'échelle de l'unité expérimentale pour l'étude de la mortalité. A) Données de Topex obtenus à partir du Ministère de ressources naturelles et de la faune. B) Calcul de la distance aux coupes adjacentes et rayon de forêt résiduelle pour chaque unité expérimentale. C) Cartographie de la vitesse du vent à 10 m de hauteur du atlas éolienne du Canada où le rectangle noire représente l'aire d'étude et l'échelle à droite montre une échelle de couleurs de la vitesse du vent minimum (bleu) à maximum (rouge).....	43

Figure 1.24. Mesure du pourcentage de la transmission lumineuse. 1) capteur de référence, 2) capteur in situ, t et p sont les lectures transversales et parallèle à la micro-placette .....	46
Figure 2.1. Location of the experimental blocks (1-6). The orthophotograph shows the 3-ha experimental units of block number 2, where: A) control, B) mini-strip shelterwood, C) distant selection, D) close selection and E) seed-trees. ....	60
Figure 2.2. Spatial patterns of study treatments. White areas represent total harvested surface or intervention trails, black areas indicate the intact residual strip and grey areas are the surface of the partially harvested residual strip.....	62
Figure 2.3. Mean density and age representation by studied blocks. Vertical bars show the standard error. ....	67
Figure 2.4. Hegyi's competition values in the study treatments by stand structure and spatial position in the residual strip 10 years after cutting.....	69
Figure 2.5. Mean (continuous black lines) and standard deviation (dotted grey lines) of percentage growth change (PGC) for annual tree ring width of studied trees by stand structure and treatment. Bar charts show the percentage of released trees (>100% PGC) by position, treatment and structure. Vertical dashed lines indicate the year of intervention (2003).....	72
Figure 2.6. Observed vs. Predicted tree ring width and Residual for the models by position class. ....	75
Figure 2.7. Simple effects of the interaction of treatment/position with growth before cutting, time and stand type on radial growth after cutting.....	76
Figure 3.1. Geographic location of the study area in North America (A) and the experimental blocks (B). ....	99
Figure 3.2.. Characteristics and trail layout of the four treatments.....	100
Figure 3.3. Distributions of the parameters of Schnute growth function for the trees sampled.....	104
Figure 3.4. Examples of the four growth patterns using the Schnute function. The discontinuous horizontal lines indicate the asymptotes (a). The thin	

discontinuous horizontal and vertical lines show the inflexion points (b). The black dots show the cumulative radial growth values for each study year and the continuous lines represent the model fitting.....	107
Figure 3.5. Frequency of growth patterns represented by structure, treatment and spatial position in the residual strip. ....	108
Figure 3.6. Variation in the frequency of Schnute curves according to different stand and tree variables. ....	110
Figure 3.7. Observed vs. predicted growth ten years after cutting modelled by growth pattern. ....	111
Figure 4.1. A) Study area in North America. B) Location of study blocks in Mont-Valin and North-Shore regions (Quebec, Canada). ....	128
Figure 4.2. Characteristics and spatial patterns of studied treatments on hemispheric photographs. Open areas represent total harvested surface or skidding trails and trees indicate the residual strip. Red asterisks show the surface of the partially harvested residual strip. The secondary trail is marked with the letter S. Black arrow represents the skidding trails width. ....	130
Figure 4.3. Mean mortality 10 years after cutting by study treatment. Vertical bars show the standard error. ....	137
Figure 4.4. Relationship between stand mortality after cutting and harvested intensity. Points correspond to the study treatment. ....	139
Figure 4.5. Probability of mortality in the studied treatments estimated by survival analysis ( <i>Test life</i> ). Continuous lines correspond to the best model fitting. Shaded areas represent the confidence intervals. ....	140
Figure 4.6. Frequency of stand mortality represented by structure, treatment and typology. ....	143
Figure 4.7. Variation in the frequencies of mortality typologies at the tree level according to different stand, geographical and tree variables. ....	145
Figure 5.1. Location of study area and experimental blocks (1-6). The orthophotography shows the 3-ha experimental units of Block number 1, where: A) control, B)	

mini-strip, C) distant selection, D) close selection, E) seed-trees and F) clear-cut.....	162
Figure 5.2. Spatial patterns of trails, residual strips and scarification in the study treatments. White areas represent total harvested surface or intervention trails, black areas indicate the intact residual strip, grey areas are the surface of the partially harvested residual strip and orange rectangle represent the scarification plots (2m <sup>2</sup> ). Scarification was not applied in clear-cut and control plots.....	163
Figure 5.3. Sampling design. a) Location of plots into the experimental units. b) Regeneration micro-plots representation (4 m <sup>2</sup> ) .....	166
Figure 5.4. Density of seedlings 10 years after studied treatments by stand structure for each species. Vertical bars show the standard error. ....	171
Figure 5.5. Mean of growth characteristic of seedlings 10 years after cutting by species, stand structure and treatment. Vertical bars show the standard error. Letters represent significantly differences (p=0.05). Letters represent significantly differences (p=0.05). Letters represent significantly differences (p=0.05), where a > b > c.....	173
Figure 5.6. Principal component analysis on study variables for density of seedlings by species. Each point represents a micro-plot. The proportion of the explained variation is in parentheses for each axis.....	178

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1. Objectif spécifique et hypothèses du Chapitre II. ....	24
Tableau 1.2. Objectif spécifique et hypothèses du Chapitre III. ....	25
Tableau 1.3. Objectif spécifique et hypothèses du Chapitre IV. ....	25
Tableau 1.4. Objectif spécifique et hypothèses du Chapitre V. ....	26
Tableau 1.5. Caractéristiques climatologiques de la région d'étude .....	28
Table 2.1. Characteristics of experimental treatments. ....	62
Table 2.2. Stand characteristics by silvicultural treatment for each stand structure before and after cutting (mean $\pm$ standard error). ....	68
Table 2.3. Analysis of variance for repeated measurements (RM-ANOVA) results for after cutting growth response of black spruce residual trees. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two stand structures, four cutting treatments plus a control, position classes, time effect (10 years after cutting) and growth before cutting (GBC) as a covariate. Only the significant interactions and orthogonal contrasts are shown. ....	71
Table 2.4. Best model selected with step-wise multiple linear regressions statistics for the growth responses of black spruce trees for position classes and control trees. Results from stepwise multiple linear regressions using the forward procedure with Bayesian Information Criterion (BIC) as indicator, N= total number of trees, VIF = Variance Inflation Factor, GBC = growth before cutting. ....	74
Table 2.5. Statistics of the analysis of the LS-means (Slicing) for the GBC $\times$ structure $\times$ treatment/position $\times$ year interaction. ....	77
Table 2.6. LS-means comparisons for the relationship between growth before and after cutting by treatment and position in younger stands for 6-10 years post- treatment. ....	78

Table 3.1. Estimated parameters for Schnute curves. Values in parentheses represent the 95% confidence interval.....	105
Table 3.2. Stepwise regressions for the cumulative radial growth of black spruce for each curve of the Schnute function using the forward procedure with Bayesian Information Criterion (BIC) as indicator.....	112
Table 4.1. Description of the variables examined. Types correspond to numerical (N) or categorical (C) variables.....	133
Table 4.2. Stand characteristics by silvicultural treatment for each stand structure before and after cutting (mean $\pm$ standard error).....	136
Table 4.3. Analysis of variance (ANOVA) results for mortality types of black spruce residual stands 10 years after cutting. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two structure types and four cutting treatments plus a control.....	138
Table 4.4. Best model selected with step-wise multiple linear regressions for the mortality rates of black spruce stands by typology. Results from stepwise multiple linear regressions using the forward procedure with Bayesian Information Criterion (BIC) as indicator, N= total number of samples, VIF = Variance Inflation Factor, Species composition= percentage of black spruce, GBC = growth before cutting, DBH = diameter at 1.3 m before cutting.....	144
Table 5.1. Characteristics of experimental treatments.....	164
Table 5.2. Stocking and seedlings density of conifers regeneration before cutting (mean $\pm$ standard error).....	169
Table 5.3. Analysis of variance (ANOVA) results for seedlings density 10 years after cutting by species. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two structure types and five cutting treatments and a control, where capital letters correspond to: MS) Mini-strip, CS: Close selection, DS: Distant selection, ST: Seed-tree and CC: Clear-cut. Only orthogonal contrasts are shown.....	170
Table 5.4. Analysis of variance (ANOVA) results for seedlings characteristics of black spruce. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the	

two structure types, five cutting treatments plus a control and its interaction, where capital letters correspond to: MS) Mini-strip, CS: Close selection, DS: Distant selection, ST: Seed-tree and CC: Clear-cut.. Only significant orthogonal contrasts are shown..... 174

Table 5.5. Analysis of variance (ANOVA) results for seedlings characteristics of balsam fir. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two structure types, five cutting treatments plus a control and its interaction. Only significant orthogonal contrasts are shown..... 175





## ABBREVIATIONS

A.C.	Après coupe (after cutting)
AFE	Aménagement forestière écosystémique
B.C.	Avant coupe (before cutting)
BIC	Bayesian information criterion
CC	Coupe totale (clearcut)
CI	Index de compétition (competition index)
CPR	Coupe progressive régulière
CPRS	Coupe avec protection de la régénération et du sol
CRG	Cumulative radial growth
CS	Sélection rapprochée (close selection)
DHP	Diamètre à la hauteur de la poitrine (1,30 m)
DS	Sélection distante (distant selection)
GBC	Croissance avant coupe (growth before cutting)
MHA	Millions d'hectares
MS	Minibandes (mini-strip)
PAR	Rayonnement photosynthétiquement actif
PGC	Percentage growth change filter
ST	Réserve de semencier (seed-tree)
TBE	Tordeuse de bourgeons de l'épinette
VIF	Variance inflation factor



## RÉSUMÉ

Le Canada est le troisième pays du monde en termes de surface forestière avec 347 millions d'hectares. Jusqu'à aujourd'hui, le traitement sylvicole le plus utilisé a été la coupe totale représentant 93% de la surface récoltée dans la forêt boréale canadienne. Les impacts de cette méthode de coupe sur la simplification des structures du peuplement, la perte de biodiversité et la durabilité de cette forêt sont bien connus. De ce fait, l'aménagement forestier écosystémique propose les coupes partielles comme alternative afin d'intégrer les objectifs écologiques, économiques et sociaux dans la planification sylvicole de façon à atteindre l'aménagement durable de la forêt boréale. Pour la mise en œuvre de l'aménagement écosystémique, les coupes partielles sont de plus en plus utilisées comme traitement sylvicole pour l'exploitation forestière. Pourtant, il y a encore des modalités de coupes partielles qui ne sont pas suffisamment connues et étudiées dans le contexte de la forêt boréale canadienne, comme les coupes progressives régulières (CPR). La CPR est un système sylvicole classique qui n'a pas de forme adaptée à la forêt boréale et son application est jusqu'à maintenant demeurée marginale. Celle-ci vise la régénération des peuplements équiennes par l'installation de semis sous couvert avant la coupe finale, grâce à l'ouverture progressive du couvert instaurée par les coupes partielles. Ce système sylvicole a une approche prometteuse pour favoriser la croissance des arbres résiduels, car il crée les conditions nécessaires à la maximisation de la production résineuse. En conséquence, le développement de projets de recherche qui visent à étudier les réponses des peuplements soumis aux CPR sont nécessaires afin de trouver des alternatives d'aménagement et d'aborder un des plus grands défis de la foresterie canadienne : le développement durable de la forêt boréale.

L'objectif principal de cette thèse de doctorat consiste à «évaluer l'effet à moyen terme des différents traitements de CPR sur la croissance, la mortalité et la régénération comme alternative sylvicole dans le cadre de l'aménagement forestier écosystémique des pessières noires boréales». Pour y répondre, 3 axes d'étude ont été créés pour étudier les réponses des forêts 10 ans après coupe: 1) Croissance des arbres résiduels, 2) Mortalité après coupe et 3) Régénération et croissance des semis. Notre dispositif expérimental est, à plusieurs égards, unique au monde, notamment parce qu'il est le premier concernant la CPR sur les pessières noires, et le premier portant sur des modalités adaptées aux opérations mécanisées. Il a été établi en 2003-2004, dans des peuplements matures et équiennes d'épinette noire au nord du Saguenay et sur la Côte-Nord. Le dispositif a pris en compte deux types de structure de forêts : denses et ouvertes. Il est composé de six blocs d'étude comprenant chacun trois traitements expérimentaux de CPR, une coupe totale, une réserve de semencier et un témoin sans intervention sylvicole. Des parcelles permanentes d'échantillonnage ont été établies avant coupe, ainsi qu'un suivi des sujets d'étude pendant 10 ans suite à l'intervention.

Après l'intervention sylvicole des trois traitements de CPR et la réserve de semencier, les arbres résiduels ont enregistré une augmentation de la croissance radiale. Cet accroissement a été encore plus prononcé dans les peuplements jeunes et denses ainsi que dans les arbres localisés en bordure du sentier de récolte. Grâce à cette étude, l'effet bordure sur la croissance a été déterminé pour la première fois dans des peuplements équiennes d'épinette noire. Notre étude dendrochronologique a confirmé que tous les traitements de CPR ont été efficaces en termes de croissance radiale et sont influencés par : l'âge, la position spatiale, le diamètre, le traitement et le temps. Cependant, moins de 50% de la variation de la croissance des arbres après coupe a été expliquée. En conséquence, une autre étude avec une nouvelle méthodologie a été développée pour mieux comprendre la variabilité de la croissance, en utilisant des modèles individuels non linéaires. Cette nouvelle approche a réussi à caractériser la grande hétérogénéité des réponses des arbres en quatre patrons de croissance, lesquels ont été interprétés et décrits selon la théorie écologique en identifiant les facteurs impliqués. Cette méthodologie a permis de mieux comprendre la croissance de l'épinette noire après coupe partielle en expliquant entre 61 et 80% de la variabilité des arbres.

L'étude de mortalité de ce projet de recherche est l'une des seules qui possède un gradient de coupe en forêt boréale, variant de 0 à 75% d'intensité de coupe. Les résultats révèlent que, 10 ans après traitement, les CPR étudiées montrent un niveau de mortalité entre 15 et 20% plus élevée que celle du témoin. Ces valeurs sont proches de la mortalité naturelle dans la région d'étude. En conséquence, les CPR ont minimisé les pertes après traitement, en comparaison avec la réserve de semencier qui ont enregistré des valeurs de mortalité d'environ 60% des arbres résiduels. 80% de la mortalité après coupe a été causée par des chablis et l'intensité de coupe a été l'un des facteurs principaux dans ce phénomène écologique. L'une des grandes contributions de cette étude a été la considération des types de mortalité (arbres cassés, renversés et morts debout), car la majorité des études précédentes n'ont pas pris en compte cette différenciation. Cette étude a également mis en évidence que ces types de mortalité sont des processus écologiques différents à considérer lors de future recherches.

Ce design expérimental est l'un des rares dispositifs qui permet l'étude de la régénération 10 ans après l'intervention sylvicole dans le cadre de la foresterie québécoise, surtout grâce à l'incorporation des variables lumière et substrat dans la méthodologie. Cette recherche a déterminé que les CPR et la réserve de semencier sont des traitements capables de promouvoir et d'établir des niveaux de densité de régénération adéquats pour garantir la persistance des pessières noires. Nos analyses ont montré que la régénération de l'épinette noire est dépendante en grande majorité du substrat mais pas de la lumière, car le scarifiage a été le lit de germination le plus efficace pour favoriser l'établissement de semis. Cette étude a permis de mieux comprendre le processus de régénération des pessières noires et les facteurs qui conditionnent la croissance et la densité des semis après coupe partielle.

La présente thèse démontre que les CPR sont une alternative sylvicole pertinente lors de l'implantation des stratégies d'aménagement forestier écosystémique en pessière noire. Les traitements étudiés ont promu la croissance des arbres résiduels, minimisé les pertes par chablis après coupe, en plus d'avoir favorisé l'établissement de la régénération afin de maintenir les bénéfices écologiques et économiques en forêt boréale. Les contributions de ce doctorat représentent une avancée de la connaissance dans le domaine de la sylviculture boréale, et plus spécifiquement, sur l'évaluation des coupes partielles dans le contexte du développement durable des forêts.

*Mots-clés* : Aménagement forestier écosystémique, Chablis, Coupes partielles, Coupes progressives régulières, Coupe avec protection de la régénération et du sol, Dendroécologie, Développement durable, Écologie forestière, Épinette noire, Effet bordure, Forêt boréale, Modèles non-linéaires, Opération mécanisées, Réserve de semencier, Rendement forestier, Sylviculture.



## SUMMARY

Canada possesses the third largest forest cover in the world (347 MHA), and of the forest area that is harvested, 93% of logging is done by clear-cut methods. These cutting methods have serious impacts in terms of the simplification of stand structure, biodiversity, and the sustainability of forest ecosystems. Boreal forest ecosystem management proposes partial cutting as an alternative harvesting approach to better integrate the ecological, economical, and social objectives into silvicultural planning and to develop a sustainable forestry. Over the last 20 years, partial cutting treatments have been increasingly used for forest exploitation due to the implementation of ecosystem management strategies. However, for the Canadian boreal forest, the impacts of partial cutting treatments, for example shelterwoods, remain poorly known. Shelterwood is a traditional silvicultural system that has not yet been adapted to boreal forest conditions. Its application remains marginal, at present. Shelterwood aims is to regenerate even-aged stands, thanks to the gradual opening of the canopy created by the partial cuttings. This silvicultural system is a promising approach for promoting the growth of residual trees as it creates the necessary conditions for maximizing resinous production (more light, less competition, etc.). Thus, research into the response of stands subjected to shelterwood is vital for finding forest management alternatives that ensure the sustainable development of the boreal forest in Canada.

The main objective of this PhD project is to determine the effect of different experimental shelterwood treatments on the growth, mortality, and regeneration of trees over the medium-term to evaluate shelterwood as a silvicultural alternative in the context of ecosystem management of black spruce forests". To answer this question, three study axes were created to assess forest responses 10 years after cutting: 1) growth of residual trees; 2) mortality after cutting; 3) regeneration and growth of seedlings. An experimental design was established in 2003–2004 in mature and even-aged black spruce stands in the northern portion of the Saguenay (Quebec) region and along Quebec's north shore. This design analyzed six study blocks and two types of forest structure, dense and open stands. Each block had six experimental units: three experimental shelterwood treatments, a clear-cut, a seed-tree, and an untreated control. Permanent sampling plots were established prior to cutting and monitoring occurred for 10 years following the intervention. This experimental design is unique in many respects, especially as it is the first for assessing the shelterwood treatments in black spruce forests as well as being the first involving mechanized operations.

After shelterwood and seed-tree treatments, the remaining trees showed increased radial growth. This increase was most pronounced in young and dense stands, as well as for trees located along the edge of skidding trails. This study also determined, for the first time, the edge

effect on growth in even-aged black spruce stands. Dendrochronological analysis confirmed that all shelterwood treatments were effective promoting radial growth and that tree growth response after cutting was influenced by age, spatial position, diameter, treatment, and time. However, measured variables could only explain less than 50% of the variation in tree growth after cutting. As such, a new methodology using individual nonlinear models was used to better understand this variability. This new approach succeeded in summarizing the heterogeneity of tree response into four growth patterns. By identifying the factors involved, these patterns were then interpreted according to ecological theory. This methodology improved the understanding of the growth of black spruce after partial cutting, explaining between 61 and 80 % of the variability.

The study of mortality of this research project is one of the few studies using a silvicultural gradient in the boreal forest, having a harvest intensity varying from 0 to 75 %. Trees in the shelterwood plots had a mortality level 15 to 20 % higher than that of the untreated control, 10 years after treatment. These values are similar to the natural mortality in the study area. Shelterwood techniques reduced post-treatment losses relative to seed-tree plots, which had mortality values of 60% for the residual trees. Most post-treatment mortality (80 %) was caused by windthrow and harvest intensity was one of the main factors related to this phenomenon. One of the major contributions of this study was the consideration of mortality types (broken, reversed, and standing dead) as most previous studies did not take this differentiation into account. This study showed that these types of mortality are affected by different ecological factors, making it necessary to include mortality type in similar future studies.

This experimental design used in this thesis is one of a few, in the framework of Quebec forestry, that has studied regeneration 10 years following a silvicultural intervention, in particular incorporating light and substrate variables into the methodology. The study of forest regeneration has determined that shelterwood and seed-tree treatments can favour adequate regeneration density levels in black spruce forests. Black spruce regeneration was largely dependent on the substrate but not on the availability of light, as scarifying was the most effective germination bed for seedling establishment. This study provides a better understanding of the regeneration processes for black spruce stands and the factors that influence the growth and density of seedlings after partial cutting.

This PhD thesis demonstrates that shelterwoods offer a silvicultural alternative that can be implemented into ecosystem forest management strategies for black spruce forests. The shelterwood approach promoted the growth of residual trees, minimized windthrow losses, and favoured regeneration thereby maintaining ecological and economic benefits for the boreal forest. The findings of this PhD advance our knowledge in the field, provide tools for forest managers involved in boreal silviculture and, more specifically, permit the evaluation of partial cutting in the context of sustainable forest development.



*Keywords:* Black spruce, Boreal forest, Clear-cut, Dendroecology, Edge effect, Forest ecology, Forest ecosystem management, Forestry yield, Nonlinear models, Mechanized operation, Partial cuttings, Seed-tree method, Shelterwood system, Sustainable development, Silviculture, Windthrow.



## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE



# 1. INTRODUCTION

## 1.1. Contexte

La dégradation des écosystèmes s'est intensifiée à cause de la pression humaine au cours de l'histoire, et ce dans tous les biomes (Foley *et al.*, 2005 ; Rands *et al.*, 2010). Durant le XXe siècle la population mondiale a augmentée de 1,6 à 6,1 milliards de personnes sur la planète (Lutz, Sanderson et Scherbov, 2004). De plus en plus des ressources naturelles sont nécessaires pour satisfaire les demandes associées à cette population grandissante. Le développement récent de la technologie fait en sorte que nous sommes plus efficaces pour exploiter les écosystèmes (Bradshaw *et al.*, 2002), et en conséquence, l'être humain est capable d'altérer l'environnement plus vite et à plus grande échelle (Boserup, 1981 ; Puettmann, Coates et Messier, 2009). Cependant, les sociétés dépendent des ressources et des services des écosystèmes pour subsister (Bradshaw *et al.*, 2002). Les principales activités humaines causant la dégradation des écosystèmes sont: l'agriculture, l'industrie, la foresterie et l'urbanisation. Le développement économique a donc conduit d'une façon presque inévitable, à une destruction des écosystèmes originaux d'une grande partie de la planète. C'est pour cela que le concept de développement durable a été créé, afin de trouver un équilibre entre l'exploitation des ressources, la conservation des écosystèmes et les conditions sociales pour l'avenir (Quarrie, 1992).

Les ressources forestières sont cruciales dans le développement des sociétés humaines, selon la FAO (2014): 18% de la population mondiale utilise le bois pour construire leur maison, 2,4 milliards de personnes cuisinent avec la combustion de matériaux ligneux et 90 millions utilisent le bois comme source d'énergie pour le chauffage domestique en Europe et en Amérique du Nord (Figure 1.1). La forêt boréale représente 11% de la surface totale de la terre (Hanski, 2000) et les impacts de l'exploitation forestière pour répondre à la demande de bois

peuvent avoir un impact important sur ce biome (Halme *et al.*, 2013 ; Kuuluvainen, 2013 ; Puettmann, Coates et Messier, 2009). La période la plus intense des opérations de coupe a été enregistré dans la forêt boréale du Canada, avec plus de deux hectares par minute de forêt récoltée pour la période 1990-2000 (Perrow et Davy, 2002). Avec l'augmentation de la préoccupation sociale sur la protection de la biodiversité (Franklin *et al.*, 2002), des questions autres que la production ligneuse ont commencé à être abordées dans le domaine de la foresterie boréale (Dobson, Bradshaw et Baker, 1997 ; Gauthier *et al.*, 2009 ; Halme *et al.*, 2013 ; Kuuluvainen, 2002 ; Puettmann, Coates et Messier, 2009).

Les forêts représentent 30,7% de la superficie des terres émergées de la planète (FAO, 2016). La forêt boréale est le deuxième plus grand biome terrestre au monde (Teodoru *et al.*, 2009), couvrant 14 millions de km<sup>2</sup> répartis dans une ceinture de forêt circumpolaire (Burton *et al.*, 2003) et représentant environ 25% de la forêt mondiale (Dunn *et al.*, 2007). Actuellement, les deux tiers de cette surface sont gérés pour la production de bois (Gauthier *et al.*, 2015). Les forêts boréales sont très importantes dans l'approvisionnement en bois, car elles produisent 37% du bois mondial (Hagner, 1995). L'Amérique du Nord possède 17% de la superficie forestière au monde. Le Canada compte 310 millions d'hectares de forêt, soit 8% des forêts de la planète et la forêt boréale représente 77% du couvert forestier de ce pays (FAO, 2016).

La demande actuelle de bois est de 1,5 milliard de m<sup>3</sup> dans le monde, alors qu'elle est évaluée entre 2,3 et 3,5 milliards de m<sup>3</sup> d'ici à 2050 (Smeets et Faaij, 2007). C'est pour cette raison qu'il est prévu que les coupes forestières pourraient avoir un impact très fort sur la forêt boréale canadienne (Park et Wilson, 2007). Au Québec, le volume de bois total récolté depuis près d'un siècle a connu une progression constante jusqu'en 2005. En 1924, il était de 13,9 millions de m<sup>3</sup> pour passer à 21,9 millions m<sup>3</sup> en 2011. Il est à noter qu'entre les années 1997 et 2004 le volume récolté était de plus de 40 millions de m<sup>3</sup>, atteignant son maximum en 2005 avec 45,64 millions de m<sup>3</sup> (NRC, 2016 ; Duchesne, 2008). Ces données ont révélé que dans

moins d'un siècle la récolte de bois au Québec a été doublée, et a ouvert une réflexion sur la possibilité forestière dans l'avenir.



**Figure 1.1.** Forêt boréale canadienne (Mont-Valin, Québec). Miguel Montoro, 2013.

La réduction, la modification et l'élimination des forêts, ne sont pas des phénomènes récents; elles remontent à l'arrivée des êtres humains sur terre et constituent l'un des processus essentiels qui ont marqué l'histoire de la transformation des terres forestières (Williams, 2003). Selon la FAO, la variation nette de superficie forestière mondiale entre 2000 et 2010 est estimée à -5,2 millions d'hectares par an (ce qui correspond à peu près à la taille du Costa Rica), alors qu'elle se situait à -8,3 millions d'hectares par an de 1990 à 2000 (FAO, 2011). En termes absolus, il y a annuellement dans le monde 60 000 km<sup>2</sup> de territoire forestier modifié par l'homme, ainsi l'exploitation forestière est une des principales causes de perturbation. Les activités forestières des dernières décennies auraient contribué à une baisse de la diversité des habitats et de la productivité de ces écosystèmes forestiers (Fischer et Lindenmayer, 2007

; Schütz, 1997). Selon le Conseil Canadien des Ministres des Forêts (2006), les changements de la superficie forestière causés par la déforestation ne sont pas importants au Canada, car d'après les estimations les plus pessimistes, il faudrait 40 ans pour que le Canada perde 1% de sa superficie forestière. Néanmoins, les changements climatiques pourraient intensifier les menaces sur l'état des forêts. L'intensité et la fréquence des feux de forêt ont déjà augmenté tant au Canada qu'aux États-Unis, exacerbées par une sécheresse prolongée (attribuée aux changements climatiques) et des programmes de lutte contre les incendies qui ont accru, de manière imprévue, la quantité de matières combustibles (FAO, 2009). C'est pour cette raison que la régénération des forêts a toujours été considérée comme la question la plus importante dans le domaine de la foresterie et est un élément essentiel pour l'aménagement durable des forêts (Parish *et al.*, 2011 ; Puettmann, Coates et Messier, 2009 ; Smith *et al.*, 1997).

Les institutions publiques canadiennes sont bien développées et se sont continuellement adaptées aux changements économiques et sociaux les plus marquants (MacCleery, 2008). Depuis plusieurs années maintenant, la préservation de la biodiversité et la modification des pratiques forestières en vue de réduire leurs impacts sur les écosystèmes ont émergées comme préoccupations majeures (FAO, 2009 ; Lindenmayer et Franklin, 2002 ; Myers *et al.*, 2000). Cette réflexion a engendré des changements dans le concept de la gestion traditionnelle des forêts, centrée sur les activités visant la planification, l'exploitation, les perturbations naturelles et la protection des forêts. La gestion écosystémique est une approche de la foresterie qui vise à combler le fossé entre les forêts naturelles et les forêts gérées de manière à préserver l'intégrité écologique et la biodiversité des écosystèmes (Gauthier *et al.*, 2009). C'est une approche dont la popularité n'a cessé de croître au Québec et dans les autres provinces du Canada (Burton *et al.*, 2003 ; Mitchell et Beese, 2002). C'est dans cette perspective qu'a été créé le concept d'aménagement forestier écosystémique (AFE) (Christensen *et al.*, 1996) issu des réflexions sur le développement durable des forêts résultant du Sommet de la Terre (Rio de Janeiro, 1992). En s'appuyant sur le modèle qu'est l'écosystème afin de concilier la récolte de la matière ligneuse et maintenir à long terme la



structure, les fonctions et les processus écologiques responsables du maintien de la productivité forestière, il est nécessaire d'aménager la forêt comme un tout (Kimmins, 1997) de façon à assurer son intégrité, sa biodiversité et sa durabilité (Gauthier *et al.*, 2009). L'AFE est défini comme étant : «*une approche d'aménagement qui vise à maintenir des écosystèmes sains et résilients en misant sur une diminution des écarts entre les paysages naturels et ceux qui sont aménagés afin d'assurer, à long terme, le maintien des multiples fonctions de l'écosystème et, par conséquent, de conserver les bénéfices sociaux et économiques que l'on en retire*» (Gauthier *et al.*, 2009). L'aménagement écosystémique des forêts est donc un moyen de réalisation de l'aménagement durable des forêts (Grenon, Jetté et Leblanc, 2010).

En forêt boréale, les perturbations naturelles sont des forces motrices générant des changements importants dans les écosystèmes à différentes échelles spatiales et temporelles (Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000). Elles modifient les attributs des peuplements produisant ainsi une variabilité dans les habitats (Vaillancourt *et al.*, 2008). Tous les régimes de perturbations naturelles peuvent être représentés à l'aide de trois descripteurs, tel que la fréquence, la superficie et la sévérité (Meurant, 2012). Au cours des dernières décennies, la récolte de matière ligneuse est devenue une source importante de perturbation des écosystèmes forestiers boréaux (Perron, Bélanger et Vaillancourt, 2008). L'AFE est un concept inspiré de trois paradigmes: les perturbations naturelles (Bergeron *et al.*, 2001), la résistance et la résilience (Holling, 1986) ainsi que la gestion des écosystèmes (Gauthier *et al.*, 2009). Pourtant, jusqu'à aujourd'hui, la coupe totale appelée «Coupe avec protection de la régénération et du sol (CPRS) » représente toujours 93% de la surface coupée au Canada (Canadian Forest Service, 2016). Cela est dû aux critères économiques : moindre coût opérationnel et grand volume de bois récolté (Rosenvald et Lohmus, 2008). Cependant, les impacts de la coupe totale sur la simplification de la structure du peuplement (Bouchard et Pothier, 2011), la biodiversité (Lindenmayer et Franklin, 2002) et la durabilité (Fuller, Harrison et Lachowski, 2004) de la forêt boréale ont été critiqués et la société a exprimé son inquiétude (Desjardins, 1999). D'après Fischer et Lindenmayer (2007), la coupe totale a pour résultat de

fragmenter les forêts et causer une dégradation des habitats ainsi qu'une perte de productivité dans les écosystèmes forestiers (Figure 1.2). Les coupes partielles font partie des pratiques forestières incluses dans les stratégies actuelles d'AFE (Grenon, Jetté et Leblanc, 2010 ; MFFP, 2017b). Cette famille de traitements sylvicoles a été proposée comme alternative pour réussir le développement durable de la forêt boréale (Gauthier *et al.*, 2009).



**Figure 1.2.** État de la forêt boréale 10 ans après un coupe avec protection de la régénération et du sol (CPRS). Mont-Valin, Québec. Miguel Montoro, 2013.

Les coupes partielles consistent à prélever une partie seulement des arbres d'un peuplement forestier, ce qui permet de maintenir un certain couvert forestier fermé (NFD, 2017 ; Bescond et Imbeau, 2008 ; Bose *et al.*, 2013). Selon le Guide sylvicole du Québec (Boulet et Huot, 2013), il existe différents types de coupes partielles comme l'éclaircie commerciale (Gagné, Lavoie et Binot, 2012), la coupe de jardinage (Majcen, 1994) et les coupes progressives (régulières ou irrégulières) (Raymond, 1998). La coupe progressive régulière (CPR) est le sujet d'étude de ce projet (Figure 1.3). Le système sylvicole des CPR vise la régénération des peuplements équiennes par l'installation de semis sous-couvert avant la coupe finale, grâce à

l'ouverture progressive de la canopée (Matthews, 1989 ; Raymond, 2013 ; Smith *et al.*, 1997). Le principal objectif du système de régénération par CPR est de régénérer les peuplements équiennes d'un peuplement parvenu à maturité par le maintien d'une partie du peuplement existant comme source de semences et comme ombrage partiel pour protéger les semis durant la période de régénération (NFD, 2017 ; Doucet *et al.*, 1996 ; Hannah, 1988 ; Lees, 1963 ; Raymond, 1998). Le rôle dans un contexte d'aménagement écosystémique des CPR est d'être utilisé pour reproduire l'effet d'une succession de perturbations secondaires peu intenses ou modérées, favorisant le développement d'un peuplement à deux cohortes, suivies de perturbations relativement sévères qui tuent la couverture principale, mais qui épargnent le sous-couvert et la régénération préétablie (épidémies d'insectes ou chablis) (Drever *et al.*, 2006 ; Kuuluvainen et Grenfell, 2012 ; Smith *et al.*, 1997). Le système des coupes progressives devrait permettre, par une ouverture minimale du couvert lors de la coupe partielle de régénération, d'obtenir une régénération résineuse viable, tout en minimisant l'implantation des feuillus intolérants à l'ombre (Doucet *et al.*, 1996). Accessoirement, selon certains auteurs, ce système a aussi l'avantage de permettre aux arbres résiduels d'augmenter significativement leur volume (Baldwin Jr, 1977). En résumé, la coupe progressive vise à améliorer l'éducation et la régénération des peuplements et à assurer une production de bois de qualité (Baldwin Jr, 1977 ; Doucet *et al.*, 1996 ; Zarnovican, Lussier et Laberge, 2001).



**Figure 1.3.** Ouverture de sentier et état de la canopée après une coupe progressive régulière. Miguel Montoro, 2015.

Dans les années 1990, le Gouvernement du Québec a pris la décision stratégique de miser en priorité sur les processus de régénération naturelle pour l'aménagement des forêts (Larouche, 2005 ; Leblanc et Bélanger, 2000). Le système de régénération par CPR consiste à extraire les arbres par étapes, avec de deux à quatre interventions (Raymond, 2013). Selon Poskin (1939), on peut trouver quatre types de coupes : la coupe préparatoire, la coupe d'ensemencement, les coupes secondaires et la coupe finale (Doucet *et al.*, 1996 ; Smith *et al.*, 1997). La coupe préparatoire est une intervention initiale facultative, dont l'objectif est de constituer des semenciers bien formés, capables de produire des graines viables (Zarnovican, Lussier et Laberge, 2001), tout en conservant une densité de tiges suffisante afin d'inhiber la germination et le développement des semis, exception faite de celles des espèces tolérantes à l'ombre (Nyland, 2016). La coupe préparatoire est en pratique une coupe d'éclaircie commerciale visant à l'amélioration de la vigueur et de la production du peuplement. La coupe d'ensemencement est la première intervention qui ouvre le couvert pour permettre l'établissement de la régénération naturelle en sous-bois tout en limitant la croissance de la



végétation concurrente (Figure 1.4 ; NFD, 2017). Les coupes secondaires visent à dégager les semis des grands arbres, à récolter les semenciers affaiblis ou endommagés et à poursuivre l'installation des semis aux endroits où elle tarde (Lanier *et al.*, 1986). Les coupes secondaires sont des interventions facultatives du système sylvicole.

La coupe finale d'un système de régénération par coupes progressives est assimilable à la CPRS, couramment utilisée au Québec (Boulet et Huot, 2013 ; Nyland, 2016 ; Smith *et al.*, 1997). La coupe finale élimine les arbres résiduels tout en protégeant les semis en place (Doucet *et al.*, 1996). Dans le Nord-est de l'Amérique du Nord, les coupes progressives sont appliquées habituellement en deux temps: une coupe d'ensemencement et la coupe finale, sans coupe préparatoire, ni coupes secondaires (Leak, Solomon et DeBald, 1987).



**Figure 1.4.** Coupe d'ensemencement et état de la régénération 10 ans après coupe partielle. Miguel Montoro, 2013.

Le système des coupes progressives est une approche prometteuse pour maximiser le boisement des peuplements en essence résineuse avant la coupe finale et ainsi réduire l'envahissement par les feuillus intolérants à l'ombre, des conditions nécessaires à la maximisation de la production ligneuse après coupe assurant la régénération naturelle des peuplements forestiers (Figure 1.5). De plus, ce système sylvicole pourrait s'avérer être une solution adaptée dans les stratégies d'aménagement visant à maintenir un niveau élevé de rétention forestière, notamment pour la gestion de l'habitat du caribou forestier (Courtois *et al.*, 2004). Néanmoins, les coupes partielles sont peu pratiquées en forêt boréale, la dynamique des peuplements traités étant encore méconnue, notamment au niveau de la survie et de la croissance des tiges résiduelles (Thorpe et Thomas, 2007) et de la régénération, spécialement dans les cas des CPR dans des pessières noires. Par conséquent, la recherche est nécessaire afin d'adapter ces systèmes sylvicoles aux conditions de la forêt canadienne et d'évaluer si les CPR pourraient être une alternative sylvicole dans le but de réussir un des plus grands défis de la foresterie boréale : le développement durable des forêts.



**Figure 1.5.** État des pessières noires 10 ans après coupe progressives régulières. Miguel Montoro, 2014.

## 1.2. État des connaissances

### 1.2.1. Croissance des arbres résiduels

La production ligneuse est l'une des principales préoccupations de l'industrie forestière et cette vision est également incluse dans l'AFE. Connaître l'effet d'un traitement sur la croissance des arbres est très intéressant afin d'évaluer son rendement, ainsi que les facteurs qui déterminent la production ligneuse. Les effets des coupes partielles sur la production ligneuse du peuplement résiduel commencent peu à peu à être mieux connus dans le contexte de la forêt boréale. À l'aide de cette approche, des études ont été menées avec différents traitements et différentes espèces en Scandinavie (Lähde, Eskelinen et Väänänen, 2002 ; Pape, 1999 ; Peltola *et al.*, 2002 ; Pukkala, Lähde et Laiho, 2009) et en Amérique du Nord (Bourgeois, Messier et Brais, 2004 ; Goudiaby *et al.*, 2012 ; Raulier, Pothier et Bernier, 2003 ; Schneider *et al.*, 2008 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007). En général, tous les travaux abordés montrent qu'après une intervention, il se produit une augmentation de la croissance des tiges résiduelles provenant de la diminution de la densité du peuplement et de la compétition (Figure 1.6). La réponse de l'épinette noire dépend de l'intensité de la coupe partielle; l'augmentation de la croissance est souvent marginale, voire non significative pour des coupes de l'ordre de 30%, tandis qu'elle est marquée et significative pour des coupes de 50% (Goudiaby *et al.*, 2012 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Soucy, Lussier et Lavoie, 2012 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). Normalement, la réponse de la croissance des arbres n'est pas homogène au travers le temps (temps de réponse de trois à cinq ans après l'intervention), spatiale (p. ex. l'effet de bordure, la productivité de la station) et peuplement (grande variabilité individuelle des arbres p. ex. le statut écologique, l'âge, la génétique). De plus, selon l'intensité de coupe et le type de traitement sylvicole appliqué, les réponses de croissance des arbres pourraient être différentes.



**Figure 1.6.** Réponses de la croissance radiale des arbres soumis à des traitements de coupes progressives régulières. Miguel Montoro, 2015.

Cependant, de manière spécifique, les effets des CPR sur la croissance de l'épinette noire sont encore peu documentés. Les études menées jusqu'à maintenant sur l'épinette portent sur l'éclaircie commerciale ou la coupes avec protection des petites tiges marchandes. L'étude de la croissance après coupe est l'un des éléments les plus importants dans l'évaluation de l'efficacité d'un traitement sylvicole. Par contre, il est difficile d'extrapoler directement les résultats de l'éclaircie commerciale aux peuplements traités par CPR, en raison des différences dans l'intensité de la coupe, des règles de coupe partielle et du type de peuplement traité. De plus, les études précédentes avec différents traitements de coupe partielle n'ont pas réussi à expliquer plus de 50% de la variation de la croissance de l'épinette après une intervention sylvicole (Lemay *et al.*, 2016 ; Montoro Girona *et al.*, 2016 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009) et la majorité des études n'ont pas prise en compte la position spatiale des arbres dans la bande résiduelle. Pourtant, le développement d'outils qui permettraient de mieux comprendre la croissance après coupe partielle et les facteurs impliqués dans ce phénomène écologique est essentiel pour pouvoir



améliorer la résolution des pronostics de croissance ainsi que les prévisions de volume de bois pour le calcul de la possibilité forestière.

### **1.2.2. Mortalité**

Dans le contexte de l'aménagement des coupes partielles, un aspect qui suscite le plus d'intérêt est la mortalité après coupe causée par les chablis (Figure 1.7). Les coupes partielles et les éclaircies contribuent à augmenter la pénétration du vent dans le peuplement résiduel, ce qui augmente le risque de chablis (Gardiner, 1995 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2010 ; Ruel, 1995 ; Savill, 1983). Cet effet se fait sentir surtout durant les cinq premières années après le traitement (Jönsson *et al.*, 2007 ; MacIsaac et Krygier, 2009 ; Ruel, 2000 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). Lorsque le peuplement n'est pas exposé au vent par la proximité de grandes ouvertures ou par une situation topographique à risque. Selon Ruel, Mitchell et Dornier (2002), la méthode des CPR faisant intervenir une coupe d'ensemencement légère peut être appliquée en sapinière, sans crainte de chablis intenses.

Les chablis font partie des perturbations naturelles qui jouent un rôle actif dans le cycle évolutif des forêts (Bouget et Duelli, 2004). Cependant, il y a certains endroits où la fréquence des feux est faible et où les chablis (associés ou non aux épidémies d'insectes) pourraient constituer la perturbation dominante et jouer un rôle majeur dans la dynamique forestière (DeGayner *et al.*, 2005), comme dans le cas de la Côte-Nord dont le cycle de feu a été estimé entre 270 et 500 ans (Cyr, 2011). De cette manière, les chablis peuvent favoriser le passage d'un couvert dominé par le sapin à un couvert dominé par l'épinette noire, ce premier étant particulièrement sensible à ce type de perturbation (Ruel, 2000).



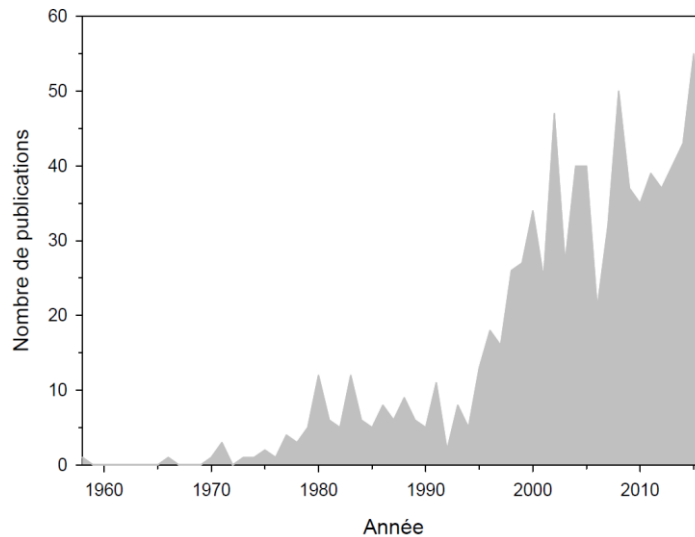
**Figure 1.7.** Chablis après CPR sur la Côte-Nord. Miguel Montoro, 2013.

Les facteurs qui influencent les perturbations de chablis sont: l'exposition aux vents (Ruel, 2000 ; Scott et Mitchell, 2005), les conditions édaphiques (Mitchell, 1995 ; Ruel, 1995 ; Stokes, Fitter et Courts, 1995), la composition spécifique du peuplement (Burns et Honkala, 1990 ; Busby, 1965 ; Meunier *et al.*, 2002 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2010 ; Ruel, 2000), la densité du peuplement (Cremer *et al.*, 1982 ; MacCurrach, 1991 ; Touzet, 1983), la masse, la taille et le coefficient d'élancement des tiges (hauteur/DHP) (Cremer *et al.*, 1982 ; Meunier *et al.*, 2002 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2010 ; Scott et Mitchell, 2005 ; Smith, Watts et James, 1987). De plus, les blessures des arbres ont été identifiées comme des conséquences de l'intervention et contribuent à augmenter les pertes des tiges résiduelles avec la proximité des tiges au sentier de débardage (Bladon *et al.*, 2008 ; Groot, 1984 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008).

Plusieurs recherches ont été effectuées pour comprendre le processus physique impliqué dans la mortalité afin d'améliorer les pratiques de sylviculture et de mieux prédire la probabilité de risque de chablis (Brunet, Finnigan et Raupach, 1994 ; Gardiner, 1995). Les chablis ont des

impacts économiques importants dans les forêts aménagées (Gandhi *et al.*, 2007). Les pertes peuvent être importantes pour les entreprises: réduction de la récolte, augmentation des coûts d'exploitation et ils peuvent devenir aussi une source potentielle pour les attaques d'insectes ravageurs (Quine, 1995). Le chablis est un phénomène naturel qui reste encore très peu étudié au Canada, malgré son importance en termes économique et écosystémique (Mitchell, 2012 ; Ruel, 2000).

La deuxième conférence de l'IUFRO en 1998 sur le thème "Vent et autres risques abiotiques de la forêt" a été la principale raison de l'engouement pour l'étude des chablis au cours des 15 dernières années et de l'augmentation spectaculaire du nombre de publication sur ce sujet (Figure 1.8). Ainsi de nombreuses études ont été réalisées récemment en Europe (Cucchi *et al.*, 2005 ; Eriksson, Pouttu et Roininen, 2005 ; Ilisson *et al.*, 2006 ; Jonášová, Vávrová et Cudlín, 2010 ; Klaus *et al.*, 2011 ; Lóšková *et al.*, 2013 ; Schönenberger, Noack et Thee, 2005 ; Ulanova, 2000 ; Valinger et Fridman, 2011). Au Canada, Mitchell *et al.*, (2001-2005) en Colombie-Britannique a travaillé sur le modèle de prédiction de risque de mortalité par chablis en prenant en considération les coupes partielles. Ce dernier sujet a été abordé aussi par Fleisch et Wilson (1999) en Alberta. Le panorama du Québec par rapport aux chablis a été étudié plus en profondeur avec la sapinière: les facteurs qui influencent les chablis (Ruel, 1995, 2000 ; Ruel, Mitchell et Dornier, 2002), les modèles de vulnérabilité (Achim *et al.*, 2005), la coupe par bandes (Ruel, Pin et Cooper, 2001) et les coupes progressives (Ruel, Raymond et Pineau, 2003). Sur la Côte-Nord, des travaux ont été développés à l'échelle du paysage (Waldron, Ruel et Gauthier, 2013) et dans le cadre des coupes avec rétention variable (Beguín, Pothier et Prevost, 2009 ; Lavoie *et al.*, 2012). Il est délicat de transposer les résultats obtenus pour les sapinières aux pessières, puisque l'épinette noire semble moins vulnérable aux chablis que le sapin (Lavoie *et al.*, 2012). Les effets de la mortalité par chablis sont donc inconnus dans un système de CPR appliqué aux pessières noires de structure équienne au Québec.



**Figure 1.8.** Nombre de publications sur le chablis par année pour la période (1958-2017) basée sur les données du site web « Scopus ». Miguel Montoro, 2017.

### 1.2.3. Régénération

La régénération naturelle est l'une des problématiques principales de la gestion des forêts, et l'une des questions sylvicoles plus étudiées dans le passé (Dekatoff, 1932 ; Gilmour, 1966 ; Holman, 1927) et plus récemment (Agestam *et al.*, 2003 ; Beland *et al.*, 2000 ; Béland, Calmels et Bergeron, 2010 ; Holgén et Hånell, 2000 ; MacDonald et Thompson, 2003), parce que ce processus représente la continuité et le futur de la forêt : les semis. La régénération naturelle est même devenue l'élément clé et le premier élément de la stratégie d'aménagement forestier durable des forêts publiques au Québec depuis 20 ans (Prévost, 1996).

Les premiers travaux sur la régénération naturelle de l'épinette noire ont consisté en des inventaires de régénération, dont le plus connu est celui de Candy (1951) qui couvre tout le

Canada, du Québec à les Rocheuses. Concernant les mécanismes de régénération de l'épinette noire, il est important de noter que selon Frisque et Vézina (1977) c'est une espèce qui peut être régénérée par reproduction végétative (marcottage; travaux Doucet 1987-2000) et par semis (Prévost, 1996). La germination de l'épinette noire est épigée et a généralement lieu au printemps ou lors de l'été suivant la dispersion. Les années semencières se produisent tous les 4 à 5 ans et l'épinette noire produit son maximum de graines entre 50 et 150 ans. Une partie des graines rassemblées au sommet de l'arbre dans des cônes semi-sérotineux survivent à la chaleur intense du feu (Morin et Gagnon, 1991), ce qui contribue à ce que l'épinette noire soit très bien adaptée à se régénérer rapidement après un feu (Heinselman, 1973). La régénération par graine ou sexuée de l'épinette noire dépend de la réceptivité des lits de germination et de leur évolution après coupe. Cette germination se développe sur un sol minéral avec ombrage latéral. Plusieurs études dans les écosystèmes forestiers boréaux ont démontré que la majorité des peuplements d'épinettes noires proviennent de graines après feu (Cogbill, 1985 ; Gagnon et Morin, 2001 ; Heinselman, 1981 ; Morin et Gagnon, 1991). Cependant, la régénération préétablie est souvent constituée à plus de 80% de marcottes (Doucet et Boily, 1987 ; Frisque et Vézina, 1977 ; Groot, 1984 ; Richardson, 1982). En conséquence, la pessière ne se régénère pas par semis d'origine sexuée (la plupart du temps) à moins qu'un feu ne survienne dans un peuplement comportant des sources de semence à maturité (Caron, 1988).

Les effets des coupes partielles ont commencé à être mieux connues dans différents champs d'application en forêt boréale canadienne (Kneeshaw *et al.*, 2002 ; Man *et al.*, 2008 ; Raymond, 1998 ; Waterhouse *et al.*, 2010). Au Québec, de nombreuses études sur les coupes partielles ont été réalisées récemment dans les forêts de conifères, de feuillus et mixtes, avec des objectifs de recherche différents: la dynamique des populations, la régénération, la valeur et la qualité du bois, la croissance et la mortalité (Archambault *et al.*, 2003 ; Fenton *et al.*, 2013 ; Fortin, Bégin et Bélanger, 2003 ; Gastaldello, 2005 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2010). Au

contraire, dans le cas des CPR il reste encore de nombreuses questions en matière d'aménagement forestier au Québec.

En forêt boréale québécoise, la réaction de la régénération aux CPR n'a été étudiée qu'en sapinière, dans le cadre d'essais sylvicoles sans répétition (Hatcher, 1961), de dispositifs expérimentaux (Raymond, 1998 ; Zarnovican, 2003) et en peuplements de forêts mixtes ou feuillus (Boivin, 1977 ; Metzger et Tubbs, 1971 ; Tubbs, 1969). Dans le cas des peuplements de seconde venue d'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) et de sapin baumier, plusieurs études ont expérimenté la coupe progressive pour assurer leur régénération naturelle (Baldwin Jr, 1977 ; Beguin, Pothier et Prevost, 2009 ; Hannah, 1988 ; Man *et al.*, 2008 ; Man et Lieffers, 1999 ; Prévost et Gauthier, 2013 ; Raymond, 1998 ; Zarnovican, Lussier et Laberge, 2001).

Quelques essais ont été menés en pessières noires, au Manitoba, dans des conditions écologiques différentes de la forêt boréale de l'Est (Kolabinski, 1991). Un dispositif expérimental a été réalisé au Québec afin d'évaluer la régénération de l'épinette noire, mais dans le contexte d'une coupe progressive par groupes (Prévost, 1996). Des coupes partielles de régénération, réalisées dans une optique de CPR, ont déjà fait l'objet d'essais opérationnels convaincants dans l'Est du Canada, sans toutefois atteindre une ampleur qui autorise l'optimisation des résultats.

Les recettes en aménagement de l'épinette noire n'existent pas, la complexité et la diversité du milieu forestier rendant encore plus grande la difficulté du choix d'intervention sylvicole en fonction des sites (Caron, 1988). Cependant des progrès ont été réalisés dans les deux dernières décennies. Le système des coupes progressives en bandes et celui des coupes progressives uniformes sont deux des principales variantes de ce système sylvicole selon Matthews (1989). Cette approche s'applique habituellement aux peuplements équiennes à structure régulière, denses, matures ou presque matures, et comportant peu de régénération

préétablie. C'est un système particulièrement bien adapté pour la régénération naturelle des essences tolérantes à l'ombre. Le procédé de régénération par coupes progressives est très flexible et polyvalent et il s'applique à presque toutes les essences et à toutes les conditions (Smith *et al.*, 1997). Selon des études citées par Hannah (1988) et l'actuel guide sylvicole du Québec (Raymond, 2013) les peuplements de pessières d'épinette noire auraient bénéficié de ce type de coupe.

Le scarifiage peut améliorer la réceptivité du lit de semences en exposant la surface à différentes couches de sol présentant une bonne rétention de l'humidité, le facteur critique pour la germination des graines (Prévost, 1996). Quelques études montrent que le scarifiage est l'une des techniques la plus utilisée en forêt boréale pour la promotion de la régénération naturelle de conifères en général (Beguín, Pothier et Prévost, 2009 ; Crossley, 1976 ; Gilmour, 1966 ; Johnson, 1968 ; Karlsson et Nilsson, 2005 ; Landhäusser, 2009 ; Petersson et Örlander, 2003 ; Prévost, Raymond et Lussier, 2010 ; Raymond *et al.*, 2006) et en particulier pour l'épinette noire (Burgess *et al.*, 2010 ; Nguyen-Xuan *et al.*, 2000 ; Prévost, 1996 ; Thiffault *et al.*, 2004). Il est utilisé, en particulier en Scandinavie, pour encourager la régénération naturelle, et pour améliorer la survie et la croissance des semis (Matthews, 1989). Le scarifiage est recommandé pour améliorer le succès de régénération des coupes progressives (Beland *et al.*, 2000 ; Lavoie, 1995 ; Lees, 1963 ; Nilsson *et al.*, 2002 ; Prévost, 1996 ; Raymond, 1998 ; Zasada et Wurtz, 1990).

Tous les systèmes opérationnels ne présentent pas les mêmes contraintes quant au scarifiage mécanisé. En raison du plus faible encombrement suite à la récolte partielle, les CPR permettent, en théorie, une meilleure répartition du scarifiage mécanisé que les systèmes par bandes (Figure 1.9). Hagner (1962), dans une étude réalisée avec l'épinette de Norvège et le pin sylvestre, examine l'apparition de la régénération naturelle dans un système de CPR. Il conclut que le scarifiage était nécessaire pour obtenir une densité de régénération satisfaisante. Cette étude est cohérente avec les résultats des travaux de Prévost (1996) qui



utilisait un système de coupes progressives par groupes dans la forêt boréale québécoise. Des observations réalisées dans des pessières noires 10 ans après une éclaircie commerciale montrent que l'épinette noire est capable de se régénérer de manière significative après une coupe partielle, à condition qu'une certaine perturbation du sol soit réalisée (Lupi *et al.*, *en préparation*). Ces observations confirment celles déjà publiées ailleurs (Kolabinski, 1991). Hughes (1967) a noté 10 fois plus de semis résineux dans les bandes scarifiées que dans les bandes témoin.



**Figure 1.9.** Semis d'épinette noire après traitement de scarifiage. Miguel Montoro, 2014.

Les facteurs écologiques tels que la lumière, les types de substrats et autres caractères ayant trait aux structures des peuplements influencent la qualité de l'environnement pour l'établissement et la croissance des semis. En effet, une bonne répartition des lits de germination constitués de sol minéral mis à nu est a priori un élément clef du succès de ce système de régénération (Hatcher, 1961 ; Kolabinski, 1991 ; Raymond, Ruel et Pineau, 2000 ;



Zarnovican, 2003). La formation d'une ouverture dans la couverture des forêts modifie la disponibilité de la lumière et les conditions physiques dans la forêt et ses sous-étages (Barik *et al.*, 1992 ; Bazzaz, 1996 ; Coates, 2000, 2002 ; Parent et Messier, 1995).

De nombreuses études ont été menées au sujet de l'augmentation de la disponibilité de la lumière en sous-étage (Beaudet et Messier, 1998 ; Canham *et al.*, 1990 ; Chazdon, 1988) et de son effet sur la croissance de jeunes arbres (Beaudet et Messier, 1998 ; Kobe *et al.*, 1995). D'autres études ont quantifié l'influence de la dimension de l'ouverture sur la biomasse de la cohorte (Runkle et Yetter, 1987 ; Webster et Lorimer, 2002), la variation de l'ouverture de la canopée après coupe partielle (Beaudet et Messier, 2002 ; Domke, Caspersen et Jones, 2007) et les taux de formation d'espacements par trouées (Frelich et Lorimer, 1991 ; Meer et Bongers, 1996 ; Raymond *et al.*, 2006 ; Runkle, 2000). À notre connaissance, aucune étude jusqu'à maintenant n'a porté sur la manipulation du régime lumineux par des systèmes opérationnels de CPR en pessières noires.

Actuellement, les travaux effectués sur la régénération naturelle ont tendance à modéliser les processus afin de réaliser des prévisions fiables sur la situation future de l'état des forêts, en termes de structure et dynamique des peuplements. Cette technique permet de construire de futurs scénarios des peuplements et se traduit en une amélioration de la planification forestière (Blanco *et al.*, 2009 ; Stewart *et al.*, 2000). Ce projet apportera plus de connaissances sur la régénération naturelle de l'épinette noire après coupe partielle et permettra d'évaluer l'efficacité des CPR pour régénérer la forêt comme alternative sylvicole à la CPRS. Elle aidera à prendre en compte les facteurs déterminants qui garantissent une densité adéquate et une croissance optimale de semis afin d'assurer la persistance des pessières noires.

### 1.3. Objectifs et hypothèses

L'objectif général du projet de recherche est d'évaluer l'effet à moyen terme de différents traitements de CPR sur la croissance, la mortalité et la régénération comme alternative sylvicole dans le cadre de l'aménagement forestier écosystémique des pessières noires boréales. Pour atteindre cet objectif, un dispositif expérimental composé de six blocs d'étude répartis en deux types de structure de peuplement soumis à trois traitements expérimentaux de CPR (minibandes, sélection rapprochée et sélection distante), une coupe avec réserve de semencier, une CPRS, et un témoin sans intervention sylvicole, a été mis en place en 2003 sur la Côte-Nord et au Saguenay.

Les objectifs spécifiques du projet et les hypothèses correspondant à chaque chapitre de cette thèse de doctorat sont les suivants :

**Tableau 1.1.** Objectif spécifique et hypothèses du Chapitre II.

Chapitre II	Réponse de la croissance radiale des épinettes noires dix ans après des coupes progressives régulières expérimentales et des réserves de semencier dans la forêt boréale
Objectif spécifique	Évaluer l'effet des traitements de CPR sur la réponse de la croissance radiale des arbres résiduels 10 ans après coupe, ainsi que leurs facteurs déterminants.
Hypothèses	H1 : En accord avec les études précédentes de coupes partielles, les traitements de CPR et la réserve de semencier montreront une augmentation significative de la croissance radiale par rapport aux parcelles témoins non-traitées.
	H2 : Les différents traitements de CPR ne montreront pas de différence significative entre eux. Cependant, la réserve de semencier produira une plus grande réponse de croissance radiale que les CPR, en raison d'une intensité de coupe supérieure.
	H3 : Les types de peuplements plus jeunes et plus denses auront une réponse plus rapide et plus forte, en raison de la diminution de la croissance radiale avec l'âge.
	H4 : Les arbres localisés en bordure du sentier manifesteront de plus grandes différences en termes de croissance radiale, car ils ont moins de compétition, plus d'accessibilité aux nutriments et à la lumière par rapport aux arbres situés à l'intérieur de la bande résiduelle.
	H5 : Les arbres opprimés avant la coupe afficheront des réponses de croissance plus fortes après le traitement que les arbres dominants en raison de l'élimination de la compétition dans la bande résiduelle.

**Tableau 1.2.** Objectif spécifique et hypothèses du Chapitre III.

Chapitre III	Comprendre les réponses de croissance des arbres après les coupes partielles: une nouvelle approche
Objectif spécifique	Développer des modèles non-linéaires à l'échelle de l'arbre pour étudier la réponse de la croissance après les coupes partielles et caractériser les différents patrons de croissance des arbres en plus d'identifier les facteurs qui l'influencent.
Hypothèses	H1 : L'utilisation de la fonction de Schnute à l'échelle individuelle permettra une meilleure résolution dans l'étude de la croissance des arbres que les méthodes linéaires à l'échelle du peuplement.
	H2 : Les patrons de croissance seront expliqués par les variables écologiques du peuplement et des arbres (âge, compétition, position spatiale...) en accord avec les études précédentes.
	H3 : Les patrons caractérisés par une faible croissance seront minoritaires dans l'arbre dû à l'effet traitement.
	H4 : Le patron exponentiel de la fonction de Schnute sera le plus efficace en termes de croissance radiale, parce qu'il sera généralement identifié pour les arbres bordures.

**Tableau 1.3.** Objectif spécifique et hypothèses du Chapitre IV.

Chapitre IV	Mortalité des arbres après différentes CPR et une coupe avec réserve de semencier en peuplements naturels d'épinette noire
Objectif spécifique	Quantifier la mortalité à travers un gradient de traitements sylvicoles, de 0 à 75% d'intensité de coupe et expliquer les facteurs moteurs influençant les types de mortalité (cassé, renversé et mort debout) des arbres résiduels.
Hypothèses	H1 : Les valeurs de mortalité les plus élevées et les plus faibles seront rapportées dans les réserves de semenciers et les parcelles témoin (non-traitées) respectivement, en raison de l'intensité de coupe.
	H2 : Les chablis (cassés ou renversés) seront la principale cause de mortalité après coupe partielle due à l'ouverture du peuplement, car l'effet de ce traitement favorise la pénétration du vent dans la bande résiduelle.
	H3 : Le risque de mortalité par chablis ne montre pas de différence significative entre les différents traitements de CPR.
	H4 : Les caractéristiques des peuplements et des arbres seront des facteurs plus déterminants que les facteurs géographiques et topographiques dans le phénomène de chablis. Considérant le fait que l'aire d'étude est très homogène au niveau géographique et topographique, les blessures causées par la machinerie, l'âge, la hauteur et le diamètre joueront un rôle plus important dans l'explication du chablis que l'exposition au vent ou la pente.
	H5 : Les types de mortalité seront influencés par des facteurs différents p. ex.1. les arbres renversés seront plus fréquents dans la bordure de bande; p. ex.2. les arbres morts debouts seront plus prédominants dans la bande résiduelle à cause des processus d'éclaircie naturelle du peuplement.

**Tableau 1.4.** Objectif spécifique et hypothèses du Chapitre V.

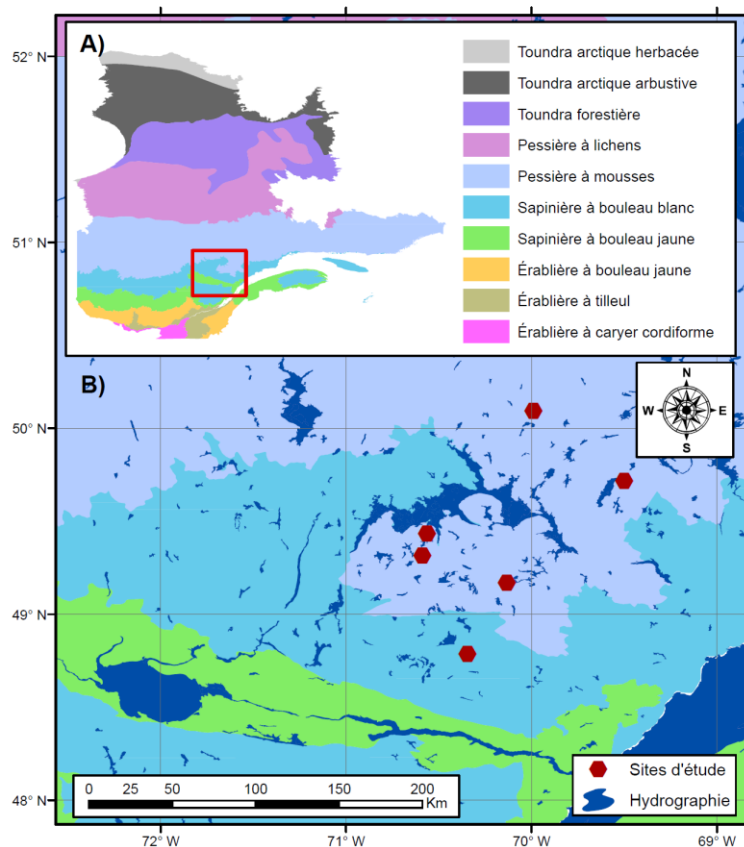
Chapitre V	Une alternative sylvicole pour promouvoir l'établissement de la régénération dans la forêt boréale
Objectif spécifique	Comparer la densité et la croissance de la régénération dans des peuplements équiennes d'épinette noire naturels soumis à trois variantes expérimentales mécanisées de CPR, une réserve de semencier et une CPRS dans la forêt boréale de l'est du Canada.
Hypothèses	H1 : Les CPR sont des systèmes sylvicoles plus efficaces que la CPRS et les arbres semenciers pour la régénération de futaie régulière de pessières noires, grâce à la protection et à l'ombrage latéral fournis par les arbres résiduels ainsi qu'à la scarification. En conséquence, les CPR permettront un niveau de densité de régénération adéquate à court / moyen terme pour assurer la persistance et la continuité des peuplements d'épinette noire.
	H2. La plupart de la régénération naturelle de l'épinette noire après un traitement de CPR est d'origine sexuée (graines) à cause du scarifiage. Par contre, les marcottes seront plus prédominantes dans la bande résiduelle.
	H3 : La croissance des semis sera plus élevée dans la réserve de semenciers et la CPRS en raison de la forte intensité de récolte, laquelle a augmenté la disponibilité et l'accès des semis au rayonnement solaire.
	H4 : La lumière et le substrat exercent une influence significative sur la densité, la distribution et la croissance de la régénération.
	H5 : À l'échelle du peuplement, la densité de la régénération est proportionnelle à la surface occupée par les micro-sites favorables causés par le processus de scarifiage (ornières, monticules, exposition du sol minéral).
	H5 : Les minibandes sont le traitement de CPR avec les meilleures réponses de régénération dans les pessières noires, en raison de la plus grande proportion de la surface du sol occupé par des micro-sites

## 1.4. Approche méthodologique

### 1.4.1. Aire d'étude

a) Situation géographique des sites d'étude:

Ce projet a été développé dans la pessière à mousses, le domaine écologique le plus grand du Québec, qui représente 28% du territoire de la province (Gagnon et Morin, 2001). Le dispositif de recherche a été établi au nord de Saguenay sur le Mont-Valin et la Côte Nord, l'une des régions les plus productives au niveau forestier de l'Est du Canada (Figure 1.10). Le design expérimental est composé d'un total de six blocs d'étude.



**Figure 1.10.** Situation géographique des sites d'étude. A) Localisation de l'aire d'étude au Québec. B) Localisation des sites d'études. Miguel Montoro, 2017.

## b) Climatologie:

L'aire d'étude porte sur deux domaines bioclimatiques qui caractérisent la forêt de la Côte-Nord, soit le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'Est (région écologique du Massif du Mont-Valin, sous-région des Hautes collines du Lac Poulin-de-Courval) et la pessière à mousses de l'Est (région écologique des Collines du Lac Péribonka), qui s'étend au nord jusqu'au 52<sup>e</sup> parallèle (Robitaille et Saucier, 1998).

Le climat est de type subpolaire subhumide, continental, caractérisé par une saison de végétation courte de 140 jours (Rossi *et al.*, 2011). La température moyenne annuelle est de – 2 à 1,5°C, avec 850 à 1250 degrés-jours de croissance (Tableau 1.5). Les précipitations sont de 950 à 1350 mm par année, dont 25 à 30% sous forme de neige (Robitaille et Saucier, 1998). Le Tableau 1.5 ci-dessous montre les variables climatologiques de l'aire d'étude.

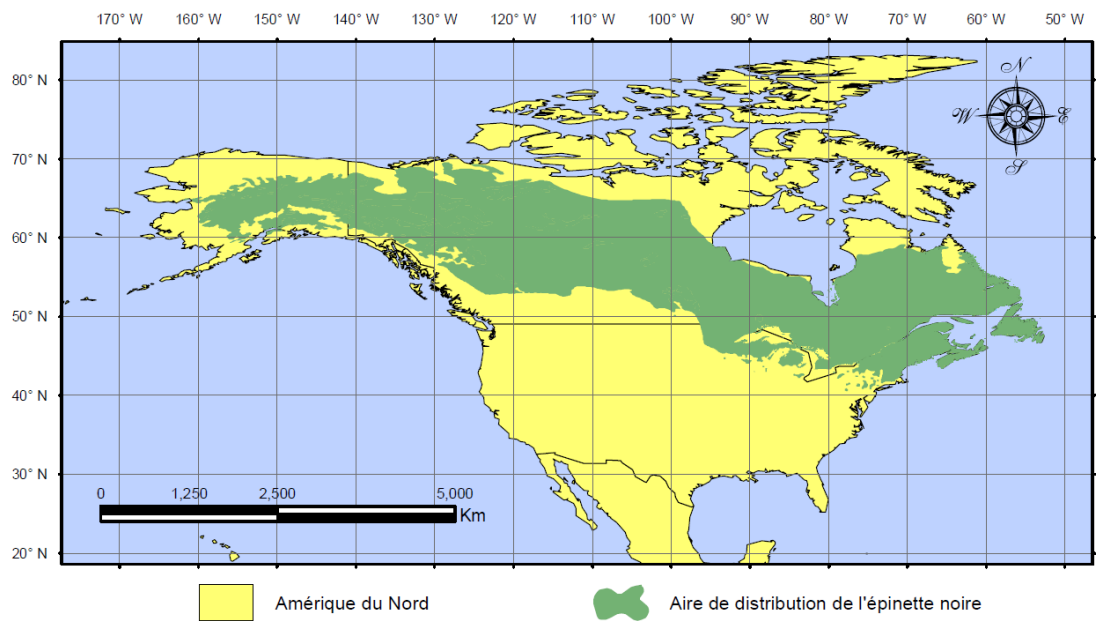
**Tableau 1.5.** Caractéristiques climatologiques de la région d'étude

Domaine bioclimatique	Région écologique	Température moyenne annuelle (°C)	Degrés -jours de croissance (≥5 °C)	Longueur de la saison de croissance (jours)	Précipitations totales (mm)	Indice d'aridité	Fraction nivale (%)
Sapinière à bouleau blanc de l'Est	5f.- Massif du Mont Valin	- 1,5 à 1,5	1050 à 1250	130 à 150 (4)	1000 à 1300(4)	1,0 à 4,0	30 à 35 (3)
Pessière à mousse de l'Est	6h.- Collines du Lac Péribonka)	-2,0 à 1 (1)	850 à 1100	120 à 140	900 à 1300(2)	1,0 à 3,0	35 à 45 (2)

Source: Robitaille et Saucier (1998) et MFFP (2007). (1) Simulations à l'aide de BioSIM, version 8.3.8 (J. Régnière et R. Saint-Amant [2004]). (2) C. V. Wilson (1971); H. Proulx, G. Jacques, A.-M. Lamothe et J. Litynski (1987). (3) P.-J.-H. Richard (1987). (4) C.-V. Wilson (1971).

c) Peuplements d'étude et portrait forestier:

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) est l'une des plus importantes essences commerciales pour l'industrie dans les forêts boréales nord-américaines en raison de sa grande zone de distribution et son bois qui possède d'excellentes propriétés (Saucier *et al.*, 1998 ; Zhang et Koubaa, 2008). Uniquement au Québec, les forêts d'épinettes noires couvrent une superficie totale de 41 millions d'hectares (Saucier *et al.*, 1998), correspondant à 17% de la surface de forêt boréale canadienne (Figure 1.11). L'épinette noire est la principale essence pour la production de bois servant à l'industrie de pâte et papier au Canada, et représente environ 75% du volume commercial de conifères récoltés au Québec (NFD, 2017). L'épinette noire a un bois plus dense, un module d'élasticité et de rupture plus élevé que le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.) (Giroud *et al.*, 2016 ; Tableau 1.6).



**Figure 1.11.** Aire de distribution de l'épinette noire. Carte créée avec les données de la Base de données nationales sur les forêts du Canada, 2016. Miguel Montoro, 2017.

La classification des zones forestières développée par Rowe (1972) montre que la Côte-Nord fait partie de la section forestière de Chibougamau-Natashquan, tandis que le secteur Mont Valin est inclus dans la section Laurentide-Onatchiguay, ces deux sections sont au sein du domaine de l'épinette noire. Dans l'ensemble, l'épinette noire et le sapin baumier sont les espèces dominantes des deux régions et ils forment la majeure partie du couvert forestier. Selon Robitaille et Saucier (1998), le sapin baumier domine les sites mésiques dans le sud, tandis que la fréquence de l'épinette noire s'accroît à mesure que la latitude augmente. Les inventaires forestiers montrent que plus de 85 % des peuplements forestiers ont un couvert résineux dans la zone d'étude (MFFP, 2017a). Plus de la moitié des peuplements (57%) appartient aux classes d'âge de 90 ans et plus et sont ainsi considérés matures et surannés (De Grandpré *et al.*, 2008). Actuellement, près de 70% des peuplements de conifères de la Côte-Nord ont des structures diamétrales irrégulières ou en «J» inversé (Boucher, De Grandpré et Gauthier, 2003).

Par ordre d'abondance, les peuplements les plus importants dans la région à l'étude sont les pessières noires, les pessières noires à sapin, les sapinières à épinette noire et les sapinières (Figure 1.12 (MFFP, 2007)). Les pessières noires ont une strate de mousses formée habituellement par différentes espèces d'hypnacées (hypne de Schreber [*Pleurozium schreberi*], d'hypne cimier [*Ptilium crista-castrensis*] et d'hypne éclatante [*Hylocomium splendens*]) (Doucet et Côté, 2009 ; MFFP, 2007). La strate arbustive est dominée par un couvert dense d'éricacées (kalmia à feuilles étroites [*Kalmia angustifolia*], lédon du Groenland [*Ledum groenlandicum*], airelle à feuilles étroites [*Vaccinium angustifolium*], airelle fausse-myrtille [*Vaccinium myrtilloides*]) (Doucet et Côté, 2009) quand la canopée est partiellement ouverte. Les forêts pures d'épinettes noires peuvent avoir une structure dense et équiennes quand elles ont été régénérées après un feu sévère. Dans ce type de peuplement, le sapin baumier peut être présent en sous-bois, et prendra alors plus d'importance au fur et à mesure de la succession naturelle avec l'ouverture de la canopée (MFFP, 2007).





**Figure 1.12.** Pessière à mousses sur la Côte-Nord. Miguel Montoro, 2013.

Dans les régions écologiques de ce projet, les principaux facteurs de perturbation forestière sont les feux, la tordeuse des bourgeons de l'épinette, les chablis et les coupes forestières. Une description générale basée sur les informations fournies par De Grandpré *et al.* 2008 sera effectuée par la suite pour chaque facteur de perturbation.

Feux: Le cycle de feu dans l'aire d'étude est long et il est estimé à environ 227 ans (Cyr, 2011). Les incendies forestiers cartographiés depuis 1920 jusqu'à 2003 sur la Côte-Nord montrent que durant cette période, près de 85% des superficies incendiées sont le résultat de 15 feux de plus de >1000 km<sup>2</sup>, soulignant les quatre événements les plus importants en 1921, 1941, 1959 et 1991 (De Grandpré *et al.*, 2008).

Tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE): Trois épidémies à grande échelle ont été identifiées dans différentes régions du Québec durant le siècle dernier (1910-1920, 1947-1957 et 1975-1991) (Boulangier et Arseneault, 2004 ; Jardon, Morin et Dutilleul, 2003 ; Morin et Laprise, 1990 ; Morin, Laprise et Bergeron, 1993). La troisième épidémie a touché le territoire à l'étude au cours des années 1970. Sur le territoire, elle fut à son maximum de 1974 à 1978

et elle prit fin au milieu des années 1980 (Hardy, Mainville et Schmitt, 1986). Les superficies forestières ayant été affectées par cette épidémie sont de l'ordre de 1000 à 2000 km<sup>2</sup> (MFFP, 2007). La seconde épidémie (1947-1957), a été mineure ou légère dans la région d'étude, parce qu'une grande partie des aires défoliées étaient localisées dans un seul endroit à l'est de la rivière Saguenay selon Hardy, Mainville et Schmitt (1986). Par contre, il n'y pas eu d'étude de reconstruction des épidémies de la TBE à ce jour pour la Côte-Nord au niveau de la tige (De Grandpré *et al.*, 2008). Actuellement, la région est affectée par une épidémie sévère. Selon le dernier rapport sur les aires infestées par la TBE au Québec, la progression de l'épidémie a été particulièrement forte dans la région de la Côte-Nord (MFFP, 2016). 53,5 % des superficies totales provinciales touchées en 2016 correspondent à la région administrative de la Côte-Nord. En effet, la dernière épidémie a eu un grand impact dans notre aire d'étude, à un point tel qu'un site a été infecté en 2014 et un autre en 2015.

Chablis: Dans notre aire d'étude, ceux-ci sont un facteur de perturbation secondaire clé dans les vieux peuplements (MFFP, 2007). Les inventaires effectués afin d'évaluer les dommages ont permis de constater que, dans certains cas, jusqu'à 80% des arbres d'un peuplement étaient affectés, avec une moyenne de plus de 30% d'arbres affectés par une importante chute de neige accompagné de forts vents sur la Côte-Nord (De Grandpré *et al.*, 2008), qui s'estime à une perte entre 5 et 10% du volume total. La mortalité des arbres par chablis dans la région de la Côte-Nord pour l'intervalle temporel 2006-2010, présente une moyenne de 20% d'arbres morts à cause de cette perturbation naturelle (Gómez, 2013).

Coupes forestières: Elles constituent le principal facteur de perturbation anthropique des forêts des Collines du Lac Péribonka. Selon le MFFP (2007), 15 % des terrains forestiers productifs ont été soumis aux coupes totales entre 1970 et 2000, mais la plupart des peuplements a été coupée dans la décennie 1990-2000.

#### 1.4.2. Caractéristiques du dispositif expérimental

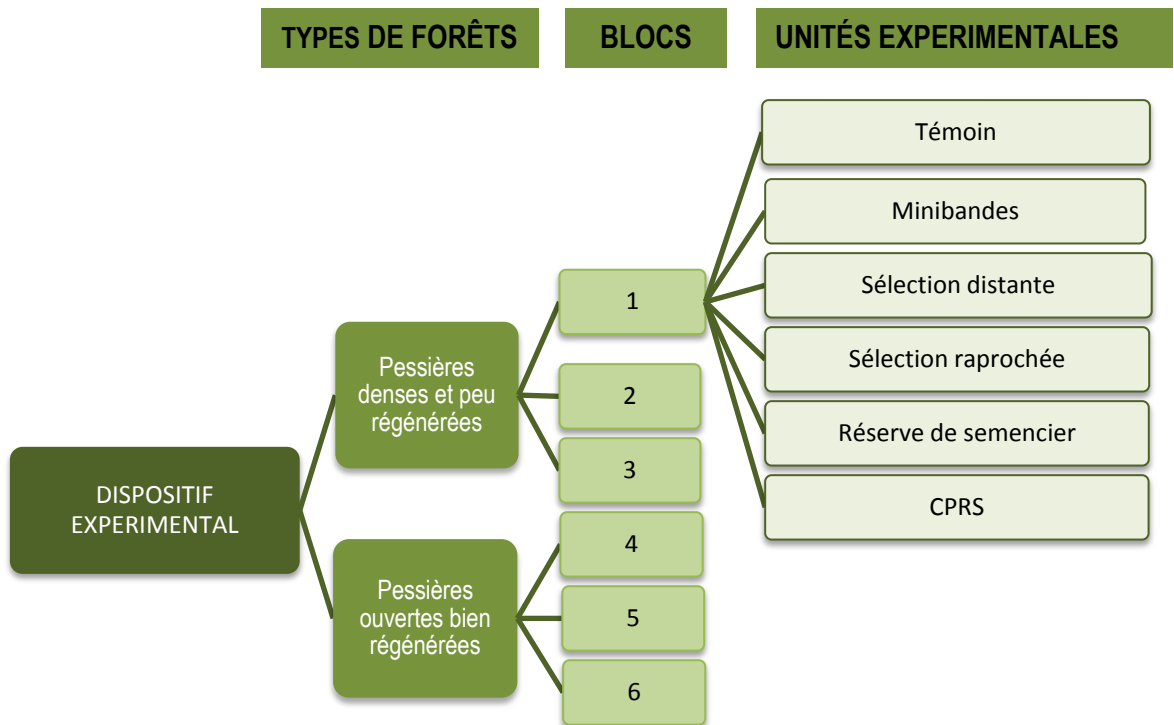
Le dispositif expérimental a été mis en place en 2003 et suit un plan factoriel en blocs aléatoires complets (Figure 1.13). Il est composé de six blocs qui correspondent à chaque site d'études. Tous les blocs sont dans des peuplements matures, pures, équiennes et naturels qui ont pour origine un feu et dont l'épinette noire formait au moins 80% de la surface terrière, ce qui en faisait l'essence dominante.

La moitié des blocs a été établie dans des structures de peuplements denses et peu régénérés, tandis que l'autre moitié a été installée dans des futaies ouvertes et bien régénérées. Dans le cas des peuplements denses et peu régénérés, le peuplement devait être composé de tiges marchandes (DHP > 9 cm) avec un plein boisement (couvert >80%) et avec une absence totale ou quasi-totale de régénération préétablie sous couvert. L'utilisation de ces deux types de peuplement est justifiée pour deux raisons:

1) Bien que le système des CPR semble a priori destiné aux peuplements équiennes non régénérés, nous croyons pertinent de tester son application dans les peuplements plus âgés avec une certaine régénération sous couvert dans un contexte d'aménagement écosystémique. En effet, la récolte progressive du couvert dominant permet de maintenir des peuplements originaux dans ces forêts résiduelles sur une plus longue période qu'avec une CPRS, tout en assurant une amélioration progressive des conditions de croissance pour la régénération sous couvert. De plus, l'augmentation de l'ouverture du couvert risque d'augmenter la taille moyenne des semis sous couvert, ce qui aurait un impact sur la production des peuplements de seconde venue (Pothier *et al.*, 1995).

2) On constate généralement que dans les vieilles futaies dominées par l'épinette noire, la régénération préétablie est largement dominée par le sapin baumier, une essence commercialement moins intéressante que l'épinette noire. Un système de coupes progressives

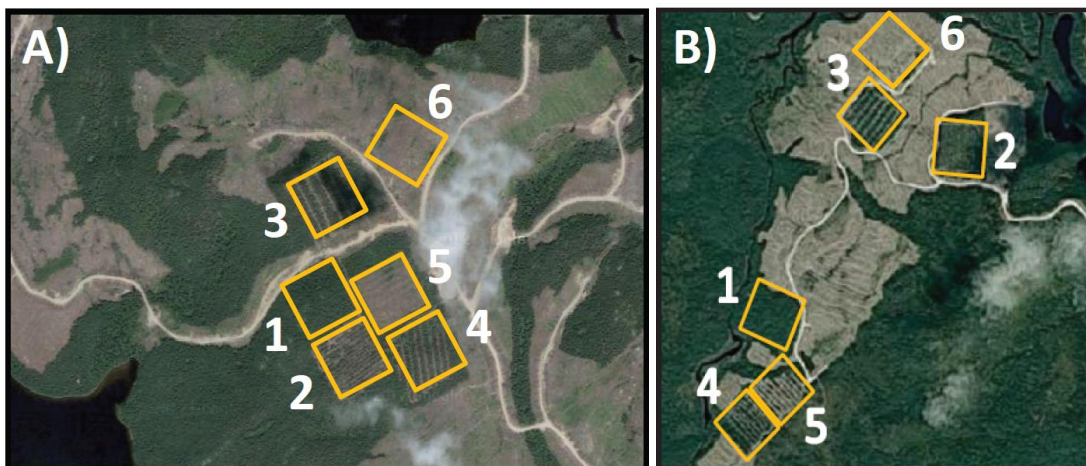
associé à une intervention de scarifiage sous couvert permettrait d'enrichir la strate de régénération en épinette, ce qui pourrait d'atténuer le phénomène d'ensapinage souvent constaté dans les peuplements issus de CPRS.



**Figure 1.13.** Structure du dispositif expérimental.

Chaque bloc d'étude a six unités expérimentales (Figure 1.13). Les unités expérimentales sont carrées (175 m × 175 m) et entourées d'une zone tampon de 30 m et ont une surface de trois hectares (Figure 1.14). Les unités expérimentales ont été choisies de manière à être relativement homogènes et comparables au sein d'un même bloc en termes de composition et de densité. Les stations à forte pente (>30%) ou à forte rugosité ont été exclues dans la mesure du possible. Dans chaque unité expérimentale, l'un des traitements suivants a été attribué aléatoirement (Figure 1.14) : 1) témoin sans intervention, 2) coupe progressive en

minibandes, 3) coupe progressive avec sélection rapprochée, 4) coupe progressive avec sélection distante, 5) réserve de semenciers et 6) CPRS. Récemment, une visite virtuelle a été créée sur notre dispositif de recherche, on vous invite à découvrir nos projet en cliquant sur le lien suivant: <http://partenariat.qc.ca/visites-virtuelles/>



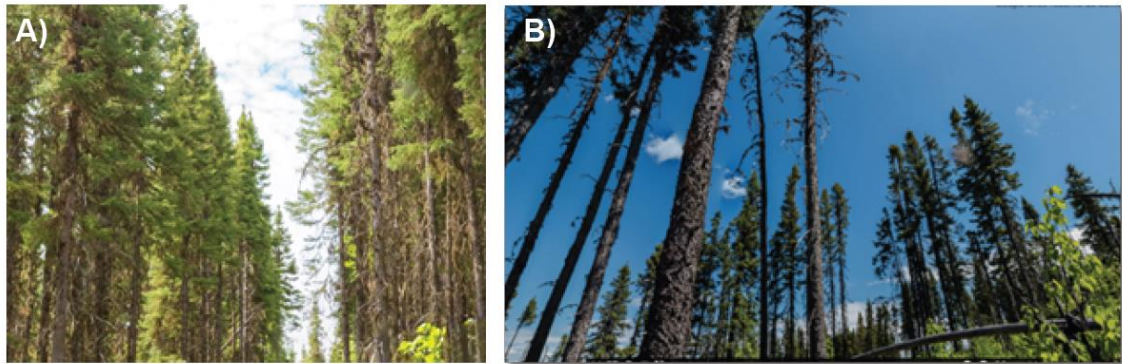
**Figure 1.14.** Orthophotographie avec la distribution des unités expérimentales dans deux blocs à l'étude (A et B). 1) témoin, 2) minibandes, 3) sélection distante, 4) sélection rapprochée, 5) réserve de semencier et 6) CPRS. Source: Google Map. Miguel Montoro, 2017.

### 1.4.3. Description des systèmes sylvicoles

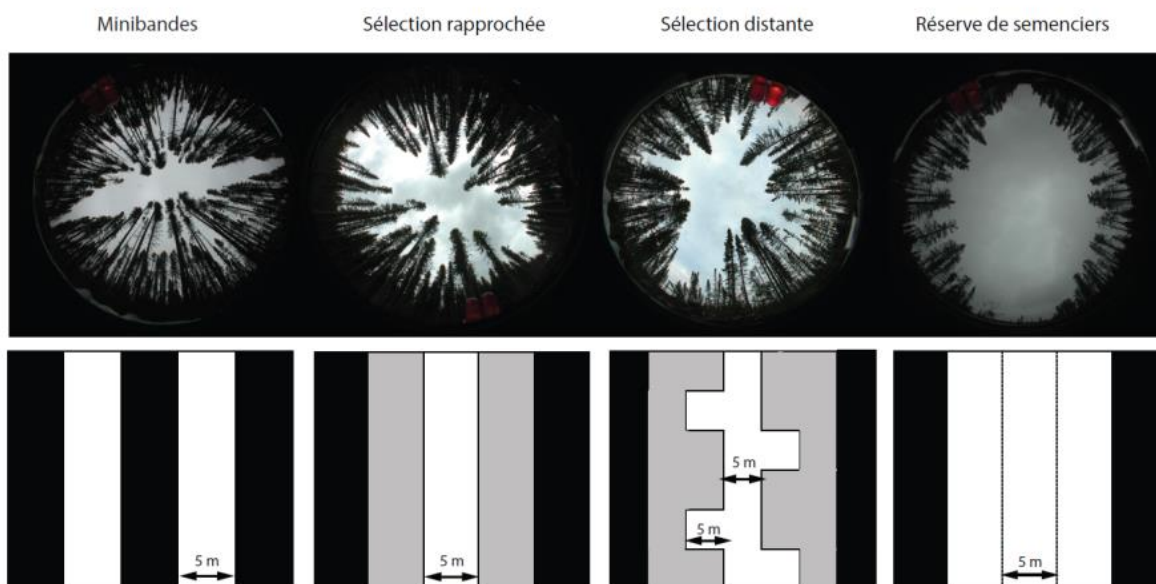
Pour ce projet, nous avons comparé trois variantes du système de CPR, une coupe avec réserve de semencier, une CPRS et un témoin sans intervention. Il s'agit dans tous les cas de systèmes de CPR à deux interventions, la première visant l'établissement et le développement de la régénération et la seconde la récolte finale du peuplement résiduel. Dans les coupes progressives, le développement de la régénération s'effectue sous couvert partiel, tandis que pour la coupe avec réserve de semenciers, il s'effectue à découvert. Les systèmes varient

selon le patron de distribution spatial du réseau de sentier et la répartition de l'intensité de coupe dans le peuplement. L'intensité de la coupe partielle était de 50% pour les traitements de CPR, de 75% pour la réserve de semencier et de 100% pour la CPRS. Plus de détails sur les traitements sylvicoles sont disponibles dans les chapitres suivants.

Les systèmes sont conçus de manière à optimiser les déplacements des équipements et à concentrer la récolte partielle à proximité de l'abatteuse. Lors du choix des arbres à abattre, la récolte est concentrée dans les grandes tiges de manière à réduire les coûts de récolte par mètre cube. On présume que le peuplement résiduel, incluant les bandes intactes, produit suffisamment de graines et d'ombrage pour assurer la régénération. L'expérimentation porte sur la première intervention de coupe et de traitement de scarifiage. Les coupes ont eu lieu à l'été et l'automne 2003 (Figure 1.15 et 1.16).



**Figure 1.15.** État des peuplements résiduels après coupe. A) Minibandes. B) Réserve de semencier. Miguel Montoro, 2013.



**Figure 1.16.** Description des traitements sylvicoles expérimentaux. Les photographies hémisphériques montrent l'intensité des coupes et l'ouverture du peuplement après l'intervention. Les schémas carrés sont les patrons spatiaux des traitements où les aires blanches indiquent la récolte de 100% des arbres, tandis que les régions noires représentent les surfaces intactes et les aires grises montrent le prélèvement de 50% des arbres dans la bande résiduelle.

#### 1.4.4. Traitement de scarifiage:

Le scarifiage consiste à repousser les débris de coupe et la couche d'humus, de manière à exposer l'horizon minéral superficiel, tout en évitant de creuser trop profondément et d'exposer les horizons profonds, pour favoriser l'ensemencement des arbres sur pied (Ford-Robertson, 1971).

Le traitement du sol a été réalisé avec l'objectif de maximiser le nombre et la distribution des lits de germination favorables à l'établissement de l'épinette noire. Seules les unités expérimentales de coupes partielles font l'objet d'un scarifiage. Le scarifiage est réalisé à la



pelle rétrocaveuse de moyenne dimension (10 tonnes), équipé d'un godet d'un mètre cube, à partir des sentiers de débardage existants (Figure 1.17A). Le scarifiage est effectué par placeaux sous couvert rectangulaires (poquets) de 1 m x 2 m dans le sentier et entre les arbres dans la bande d'intervention située de part et d'autre du sentier, jusqu'à concurrence de 1000 placeaux/ha (Figure 1.17B). Pour limiter les blessures aux tiges résiduelles, l'opérateur avait la consigne de ne pas effectuer de placeaux à moins d'un mètre d'une tige marchande. De plus, l'opérateur devait s'abstenir d'effectuer un placeau là où un groupe de régénération d'épinette de plus de 30 cm était établi. La présence de blocs erratiques et d'affleurements rocheux est un autre facteur qui limite parfois le respect du patron de scarifiage.



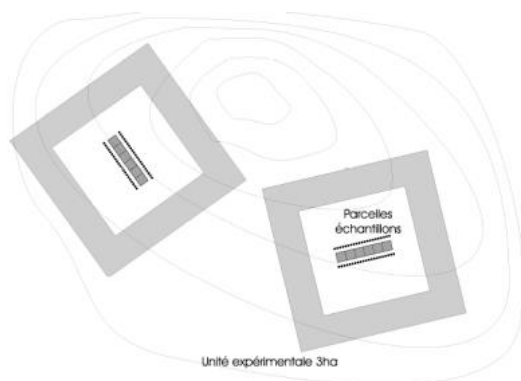
**Figure 1.17.** Traitement de scarifiage. A) Pelle rétrocaveuse dans un sentier de débardage. B) Placeaux de scarifiage. Roger Gagnon, 2003.

#### 1.4.5. Plan d'échantillonnage général

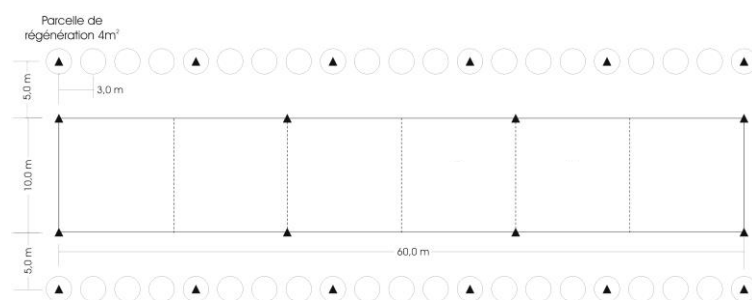
Toutes les unités expérimentales, ainsi que la bande de protection d'environ 30 mètres, ont été rubanées. Une placette échantillon principale de forme rectangulaire a été établie de manière permanente au centre de chaque unité expérimentale avant traitement, les côtés faisant 10 m par 60 m (*Figures 1.18 et 1.19*). Le plus grand axe de la parcelle est placé perpendiculairement à la pente et aux bandes résiduelles, de manière à être représentatif de l'ensemble des conditions environnementales dans les sentiers de débardage et entre ceux-ci.



Quarante-deux micro-parcelles de régénération de 4 m<sup>2</sup> sont établies systématiquement le long de deux transects à l'extérieur de chaque placette principale (Figure 1.19). Il s'agit de parcelles circulaires de 1,13 m de rayon. Les centres des parcelles sont équidistants aux trois mètres. Chaque rangée de parcelles est distante de 5 m du bord de la parcelle principale (Figure 1.19).



**Figure 1.18.** Exemples de la répartition des unités expérimentales en fonction du relief.



**Figure 1.19.** Représentation schématique d'une placette échantillon principale et des 42 micro-parcelles de régénération qui l'accompagnent.

Ce dispositif a été créé en 2003. Au cours des 10 années de fonctionnement, des mesures ont été effectuées avant le traitement, immédiatement après le traitement et aussi 10 ans après celui-ci. Les mesures réalisées pour la caractérisation du peuplement ont été: a) analyse de la structure d'âge des peuplements avant la coupe et b) inventaire des arbres résiduels pour l'étude de la croissance et de la mortalité :

**a) Analyse de la structure d'âge des peuplements avant coupe:** Cette analyse a été effectuée pour caractériser et décrire la structure de chacun des peuplements, car l'âge est une variable clé dans les études de croissance. L'extraction d'échantillon pour l'étude de la

structure d'âge a été effectuée dans les parcelles d'études de 400 m<sup>2</sup> dans les unités expérimentales des CPRS. L'âge a été ensuite déterminé grâce au dénombrement des cernes de croissance sous une loupe binoculaire sur des sections transversales de souche laissées au niveau du sol par l'intervention de coupe.

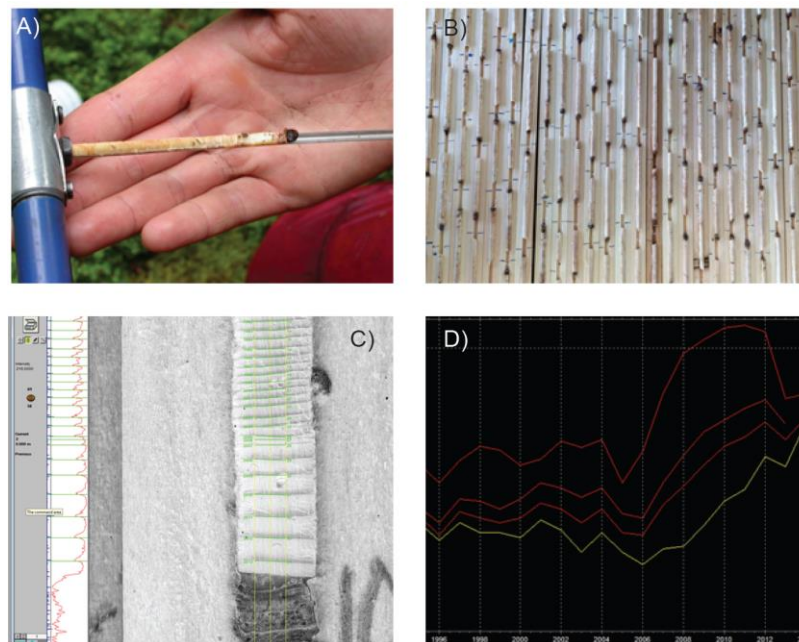
**b) Inventaire d'arbres:** L'objectif de l'inventaire est d'estimer les caractéristiques dendrométriques des peuplements avant et après traitement (volume sur pied vivant et mort, surface terrière, hauteur dominante et densité, pour chaque essence et pour l'ensemble du peuplement). Pour cela, toute tige sur pied d'une espèce arborescente commerciale ou non commerciale dans la placette d'échantillon principale, d'un DHP supérieur à 9 cm a été inventoriée et identifiée pour comparer les mesures successives avant et après l'intervention (Figure 1.20). Les mesures effectuées sont les suivantes: essence, code d'état, qualité, DHP, position et blessure. Un autre inventaire des arbres résiduels a été réalisé pour recueillir des mesures supplémentaires pour permettre une étude plus détaillée des peuplements. A cet effet, les sujets mesurés sont les arbres numérotés aléatoirement 20, 40, 60, 80, 100 et 120. Les variables étudiées sont la hauteur totale et la hauteur de la base du houppier.



**Figure 1.20.** A) Identification des arbres dans la placette principale d'échantillonnage. B) Mesure de DHP. Guillaume Grosbois, 2014.

#### 1.4.6. Méthodologie pour l'étude de la croissance

L'étude de la croissance a été effectuée avec des méthodes de dendroécologie (Figure 1.21). Un minimum de 35 arbres ont été échantillonnés par unité expérimentale, une seule carotte a été prise par individu à 1,30 m de hauteur à l'aide d'une sonde de Pressler (1039 carottes au total). La taille de l'échantillonnage a été basée sur les résultats de Vincent, Krause et Zhang (2009). Les carottes ont été préparées (séchées, collées dans le support de bois et sablées) en suivant le protocole de dendroécologie développé par (Krause et Morin, 1995). Par la suite, les cernes de croissance annuelle des 30 dernières années ont été mesurés avec l'aide du logiciel WinDendro™ (Guay, Gagnon et Morin, 1992). L'interdatation des séries de croissance a été réalisée pour vérifier que les mesures correspondent aux mêmes années en utilisant le logiciel TSAP-Win™ (Rinn, 2003).



**Figure 1.21.** Méthodologie pour l'étude dendrologique de la croissance. A) Extraction de carotte avec une sonde de Pressler. B) Préparation d'échantillon dans le support en bois. C) Mesure des cernes en utilisant le logiciel WinDendro™. D) Interdatation avec TSAP-Win™. Miguel Montoro, 2013-2016.

### 1.4.7. Méthodologie pour l'étude de la mortalité

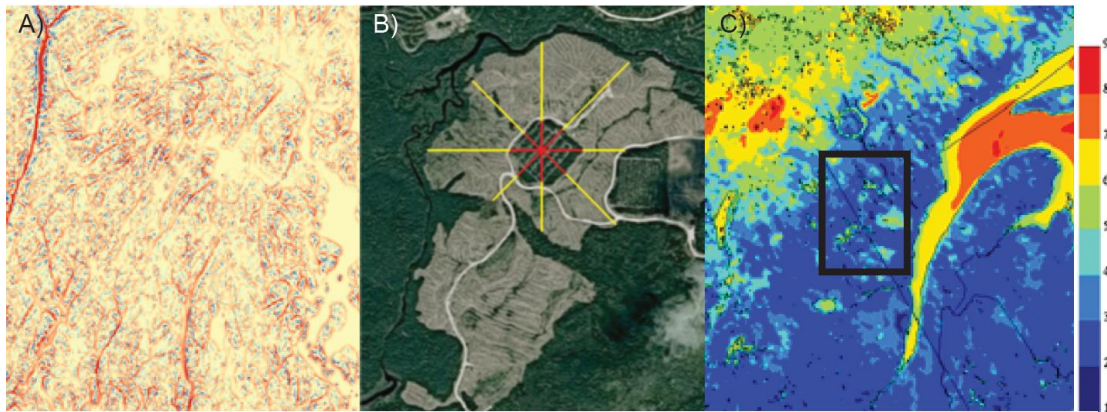
Pour aborder l'étude de mortalité par chablis, deux échelles ont été prises en compte : l'une à l'échelle individuelle (arbre) et l'autre au niveau du peuplement (unité expérimentale). Pour procéder à l'étude de la mortalité dans chacune des échelles identifiées, une sélection de variables d'intérêts basée dans la littérature du sujet a été effectuée (Gardiner, 1995 ; Mitchell, 1995 ; Ruel, Mitchell et Dornier, 2002 ; Ruel, Raymond et Pineau, 2003 ; Scott et Mitchell, 2005 ; Ulanova, 2000).

À l'échelle de l'arbre, deux types de variables ont été considérées, les facteurs dendrométriques (DHP, surface terrière équivalente, hauteur totale et hauteur de houppier) et de l'état de l'arbre (type de mortalité, croissance avant coupe, compétition, qualité, blessure). Ces informations ont été récoltées dans les inventaires réalisés, voir la section 1.4.5. relative au plan d'échantillonnage général pour plus de détails (Figure 1.22). Les mesures ont été prises à trois reprises; avant la coupe, un an après le traitement, et 10 ans plus tard.



**Figure 1.22.** Exemples des variables utilisées à l'échelle de l'arbre pour l'étude de la mortalité. A) Blessures causées pour la machinerie. B) Exemple de chablis renversé avec un déracinement total. C) Chablis au bord du sentier de récolte. Miguel Montoro, 2013.

À l'échelle de l'unité expérimentale, les variables sélectionnées sont reliées avec les facteurs déterminants le phénomène de chablis (Figure 1.23): topographiques (pente, Topex, type de drainage) et géographiques (vitesse du vent à 10 mètres de hauteur, distance aux coupes adjacentes, rayon moyen de forêt résiduel). Il est intéressant de noter que la plupart des variables proposées ont été collectées par d'autres sources externes, ainsi que calculées en utilisant des photographies aériennes, parce qu'elles n'ont pas été mesurées lors du travail sur le terrain (à l'exception de la pente).



**Figure 1.23.** Exemples des variables utilisées à l'échelle de l'unité expérimentale pour l'étude de la mortalité. A) Données de Topex obtenus à partir du Ministère de ressources naturelles et de la faune. B) Calcul de la distance aux coupes adjacentes et rayon de forêt résiduelle pour chaque unité expérimentale. C) Cartographie de la vitesse du vent à 10 m de hauteur du atlas éolienne du Canada où le rectangle noire représente l'aire d'étude et l'échelle à droite montre une échelle de couleurs de la vitesse du vent minimum (bleu) à maximum (rouge).



#### 1.4.8. Méthodologie pour l'étude de la régénération

La méthodologie pour l'étude de la régénération a quatre sections principales. La première porte sur toutes les mesures nécessaires pour évaluer la densité des gaules et des semis, la seconde se concentre sur la croissance des semis établi avant et après la coupe, la troisième porte sur une caractérisation du substrat et la dernière a comme objectif l'évaluation du pourcentage de la transmission lumineuse. La prise de données a été réalisée une année avant ainsi qu'une et dix années après l'intervention dans chaque micro-parcelle de 4 m<sup>2</sup>. Ces aspects sont développés ci-dessous :

**(i) Inventaire de densité des gaules et des semis:** L'objectif du présent inventaire est d'évaluer l'effet des traitements sur la densité, la hauteur et le coefficient de distribution de la régénération de l'épinette noire. Pour ce faire, tous les semis ou gaules ligneuses d'essence commerciale résineuse ou feuillue de plus d'un an, dont le DHP est inférieur ou égal à 9 cm ont été notés sur le terrain par un dénombrement des semis par espèce et par classe de hauteur.

**(ii) Inventaire et croissance des semis:** Cet inventaire a pour but d'évaluer l'établissement, la croissance et le développement des semis. Pour cela, la sélection des sujets mesurés correspond à l'individu résineux le plus grand de chaque micro-parcelle, quel que soit l'espèce. Les semis sélectionnés ont été identifiés avec une étiquette d'aluminium nouée lâchement au pied de la tige. Pour chaque individu les mesures suivantes ont été prises: essence, origine (sexuée ou marcotte), profondeur de germination des semis (cm), position, hauteur, accroissement en hauteur, détermination de l'âge, mesure du diamètre de la tige, détermination de la croissance annuelle et de la qualité. Cette dernière est une mesure indirecte de la relation entre la longueur de la cime vivante et la hauteur totale, beaucoup d'auteurs l'ont considérée comme l'un des meilleurs indicateurs de la vigueur pour des

essences de conifères tolérantes à l'ombre (Ruel, Doucet et Boily, 1995 ; Tesch et Korpela, 1993).

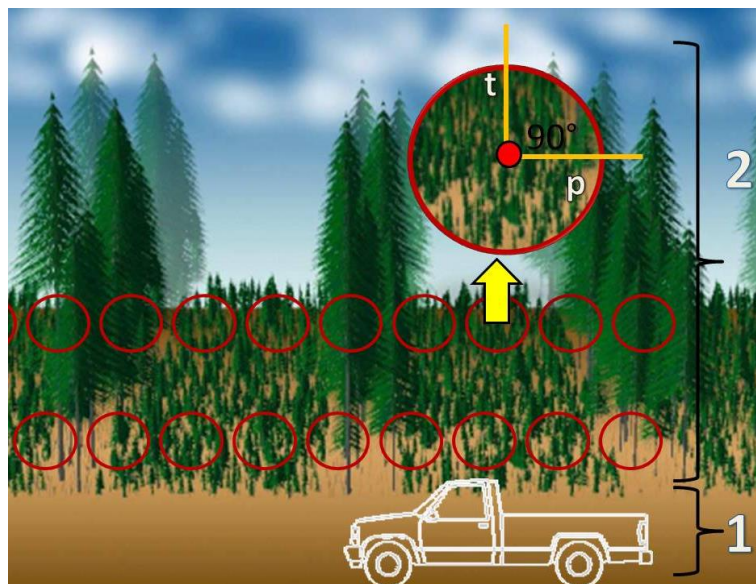
**(iii) Caractérisation des substrats:** Le but de ce travail était de connaître les différents types de substrat au niveau de la surface de la parcelle, du lit de germination et sa composition végétale, afin de pouvoir évaluer l'influence du substrat sur la régénération (densité, composition et distribution) dans le cadre de notre dispositif expérimental. Les variables suivantes ont été notées : le substrat de surface au niveau de la micro-placette classé selon Sutherland et Foreman (1995), la profondeur du substrat, le substrat dominant au niveau du lit de germination et le substrat de surface classé selon l'espèce(s) dominante(s).

**(iv) Mesure du pourcentage de la transmission lumineuse:** L'objectif de ce travail est d'étudier l'effet de la lumière sur la régénération naturelle en milieu forestier afin de connaître et d'établir une relation entre l'ouverture du peuplement, la croissance et la densité de la régénération. La méthode standard consiste à prendre la mesure de transmission de rayonnement photosynthétiquement actif (%PAR, 400-700 nm) pendant la saison de croissance. Dans cette étude, la méthode sous couvert (*overcast method*) a été utilisée qui estime instantanément le %PAR sous la lumière diffuse (Paquette, Bouchard et Cogliastro, 2007 ; Parent et Messier, 1995). Les mesures du rayonnement lumineux ont été prises à l'aide de deux capteurs Licor (Figure 1.24):

- Capteur de lecture in situ: Deux mesures ont été prises dans chaque parcelle d'échantillonnage, une avec une orientation parallèle et l'autre transversale (90°) à la ligne de parcelle des emplacements. Toutes les mesures ont été effectuées à partir du centre de chaque micro-parcelle à 10 cm au-dessus du sol de la forêt

- Capteur de référence: Ce capteur est situé en milieu ouvert et effectue des mesures en continu. Il doit être placé aussi haut que possible (à l'aide d'un grand trépied et/ou d'un véhicule) à proximité (<300 m) du capteur de lecture in situ.

Les deux capteurs sont reliés par portable à des enregistreurs de données (LiCor li-1400). Les mesures sont prises pour les deux points simultanément, car les capteurs ont été synchronisés avant d'être utilisés. Cela permet de limiter les erreurs dues aux variations temporelles et de calculer le pourcentage de transmission de chaque point de mesure (% PAR en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Paquette, Bouchard et Cogliastro, 2007). Cette méthode a été utilisée dans des études sylvicoles ayant des caractéristiques et des objectifs similaires à ceux poursuivis dans ce projet, comme par exemple la coupe de jardinage (Beaudet, Messier et Leduc, 2004), la coupe à blanc ou les coupes partielles (Cogliastro, Benjamin et Bouchard, 2006). Son utilité a également été prouvée lors d'autres études sur la physiologie et la morphologie de la végétation de sous-bois (Delagrange *et al.*, 2004 ; Machado et Reich, 1999).



**Figure 1.24.** Mesure du pourcentage de la transmission lumineuse. 1) capteur de référence, 2) capteur in situ, t et p sont les lectures transversales et parallèle à la micro-placette. Miguel Montoro, 2014.



## 1.5. Structure de la thèse

Cette thèse de doctorat est le résultat d'un travail de recherche réalisé au Laboratoire d'écologie végétale et animale de l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) pendant le parcours du programme de doctorat en biologie (4 ans). La thèse est composée de VI chapitres. À travers une description du contexte et de la problématique d'étude basée sur une revue bibliographique, l'introduction générale (Chapitre I) présente le cadre théorique, les objectifs principaux de ce projet et amène ensuite une description détaillée du dispositif expérimental et de la méthodologie générale utilisée dans cette étude. Ensuite, les quatre chapitres suivants (du Chapitre II à V) décrivent les différentes études réalisées pendant le parcours de ce projet de recherche. Enfin, une conclusion générale (Chapitre VI) comportant une discussion du travail effectué, les contributions majeures des résultats obtenus, les limitations de la recherche et les recommandations pour de futures recherches sera présentée.

Le mémoire de la thèse est structuré sous forme d'une thèse par publications scientifiques. Les chapitres I et VI soit l'introduction et les conclusions générales sont rédigées en français. Les sections relatives à des articles scientifiques publiés, soumis ou en préparation pour publication dans une revue scientifique internationale avec un comité de révision par des pairs (du Chapitre II à V) sont, elles, rédigées en anglais. Les références bibliographiques et le matériel supplémentaire sont attachés à la fin de cette thèse de doctorat. Ce projet de recherche a été financé de février 2013 à juillet 2016 par le Fonds de recherche Nature et Technologie du Québec (FQRNT), de juillet 2016 à juin 2017 par le Programme de Modélisation de la Complexité de la forêt et par le Service canadien de forêts. D'autres subventions spécifiques de la Fondation de l'Université du Québec à Chicoutimi et le Centre d'étude de la forêt (CEF) ont été reçues pour la publication dans des journaux OpenAccess, la réalisation d'un stage à l'étranger avec des experts du domaine forestier, ainsi que pour la participation à des conférences internationales.

Le chapitre II a comme but d'évaluer les réponses de la croissance des peuplements résiduels 10 ans après différents traitements sylvicoles. L'étude porte sur des traitements sylvicoles expérimentaux et utilise des techniques de dendroécologie pour mesurer la croissance annuelle radiale à l'aide des cernes de croissance des arbres. Ce design expérimental a pris en compte l'effet de la structure du peuplement, de la position spatiale, des traitements sylvicoles et des statuts écologiques des arbres sur la croissance, en considérant un grand nombre d'échantillons (1039 arbres). *Le chapitre a été développé grâce au travail du candidat et à la participation de Hubert Morin, Jean-Martin Lussier et Denis Walsh à l'élaboration, l'analyse et la révision du manuscrit.*

Le chapitre III a comme point de départ les résultats obtenus dans le Chapitre II et il explore les types de réponse de la croissance après coupe avec des nouvelles méthodologies basée sur des approches de modèles non-linéaires et à l'échelle individuelle. L'objectif de ce chapitre est de réussir à expliquer avec plus de précisions et de détails la croissance radiale après coupe pour mieux comprendre la grande hétérogénéité et la variabilité détectées dans le chapitre II. La méthode utilisée se base sur la création des modèles de croissance pour chaque arbre d'étude en utilisant la fonction non-linéaire de Schnute. Par la suite, une caractérisation et une interprétation écologique de patrons généraux a été effectuée. *Ce chapitre est le fruit du travail du candidat. Sergio Rossi, Jean-Martin Lussier, Denis Walsh et Hubert Morin ont participé à l'élaboration de ce chapitre.*

Le chapitre IV aborde une étude de la mortalité 10 ans après coupes partielles, en considérant les différents types de mortalité par chablis (cassés et renversés) et morts debouts. Son but principal est de répondre à deux questions : Quelle est la mortalité 10 ans après une coupe partielle? Quels sont les facteurs déterminants pour chaque type de mortalité? La méthodologie utilisée pour évaluer les facteurs impliqués dans le processus de mortalité a considérée des variables au niveau géographique et topographique, du peuplement et de l'arbre. Ce chapitre a permis de mettre en évidence l'importance de prendre en compte les chablis après coupes partielles dans l'aménagement et la planification forestière boréale dû à

ses implications économiques (pertes) et écologiques (perturbation naturelle). *Ce chapitre est le fruit du travail du candidat. Hubert Morin et Jean-Martin Lussier qui ont participé à l'élaboration de ce chapitre. En plus, ce volet comprend la collaboration et l'implication de Jean-Claude Ruel comme expert du sujet d'étude pendant le parcours de la recherche.*

Le chapitre V vise à déterminer des impacts de nos traitements de coupe sur la densité et la croissance de la régénération des pessières noires. La méthodologie a été centrée sur l'évaluation des variations selon la distribution du réseau de sentier de débardage et l'intensité du scarifiage. La lumière, le substrat, la perturbation des sols et l'intensité de coupe exercent une influence importante sur la régénération. En conséquence, les variables précédentes ont été prises en compte dans les analyses pour évaluer les facteurs qui ont influencé la croissance et la densité des semis après coupe. Ce chapitre est une étude bonus de la présente thèse. *Le chapitre a été développé par le candidat avec la participation de Jean-Martin Lussier et Hubert Morin.*

Les principales conclusions de cette thèse de doctorat sont abordées dans le Chapitre VI. Cette section finale contextualise les principales contributions de la thèse et présente des indications à suivre pour des futures recherches dans le domaine des coupes partielles en forêt boréale.

Les articles scientifiques de cette thèse sont présentés différemment du format de publication adopté dans les publications originales, afin de suivre les règlements de l'Université de Québec à Montréal (UQAM). Le lecteur peut obtenir les manuscrits dans leur format publié en se reportant au site web officiel de chaque journal suivant les références indiquées dans cette thèse.



## CHAPTER II

RADIAL GROWTH RESPONSE OF BLACK SPRUCE STANDS TEN YEARS AFTER  
EXPERIMENTAL SHELTERWOODS AND SEED-TREE CUTTINGS IN BOREAL FOREST



## PUBLISHED ARTICLE

*Title:* Radial growth response of black spruce stands ten years after experimental shelterwoods and seed-tree cuttings in boreal forest

*Authors:* Miguel Montoro Girona<sup>1</sup>, Hubert Morin<sup>1</sup>, Jean-Martin Lussier<sup>2</sup> and Denis Walsh<sup>1</sup>

*Affiliations:*

<sup>1</sup> Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, Québec, G7H 2B1, Canada

<sup>2</sup> Canadian Wood Fibre Centre, Natural Resources Canada, 1055 du P.E.P.S., Québec, QC G1V 4C7, Canada

*Corresponding author:* Miguel Montoro Girona, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boul de l'Université, Saguenay, G7H2B1, Québec, Canada, Tel: (001) 418-545-5011 p.2330, e-mail : [miguel.montoro1@uqac.ca](mailto:miguel.montoro1@uqac.ca)

*Keywords:* dendroecology; ecosystem management; edge effect; even-aged stands; growth yield; partial cutting; sustainable forest management.

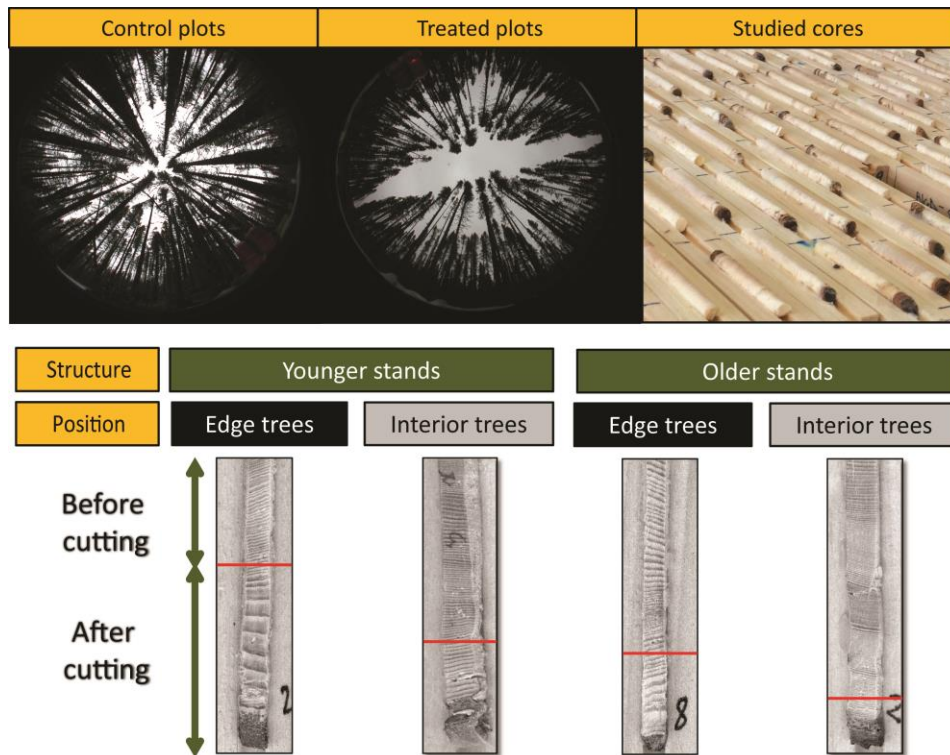
*Reference:* Montoro Girona, Miguel, Hubert Morin, Jean-Martin Lussier et Denis Walsh. 2016. «Radial Growth Response of Black Spruce Stands Ten Years after Experimental Shelterwoods and Seed-Tree Cuttings in Boreal Forest». *Forests*, vol. 7, no 10, p. 240.

## 2.1. Abstract

Partial cutting is thought to be an alternative to achieve a sustainable management in boreal forest. However, the effects of intermediate harvest intensity (45-80%) on growth remain unknown in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) stands, one of the most widely distributed boreal species with great commercial interest. In this study, we analysed the effect of three experimental shelterwood and one seed-tree treatments on tree radial growth in black spruce even-aged stands, 10 years after intervention. Our results show that radial growth response 8 – 10 years after cutting was 41 to 62% higher than in untreated plots, with stand structure, treatment, tree position relative to skidding trails, growth before cutting and time having significant interactions. The stand structure conditioned tree growth after cutting, being doubled in younger and denser stands. Tree spatial position had a pronounced effect on radial growth, trees at the edge of the skidding trails showed twice the increase in growth compared to interior trees. Dominant trees before cutting located close to the skidding trails manifested the highest growth response after cutting. This research suggests that the studied treatments are effective to enhance radial wood production of black spruce especially in younger stands, and that the edge effect must be considered in silvicultural management planning.



## 2.2. Graphical abstract



### 2.3. Introduction

The boreal forest produces more than 33% of world lumber (Gauthier *et al.*, 2015). Global demand for industrial wood is expected to double in 2030-2050 (Smeets et Faaij, 2007), consequently harvesting pressure on the boreal biome will increase significantly. Clearcutting is one of the most widely-used practices in boreal forest silviculture (Groot *et al.*, 2005), due to economic considerations: cheaper operational cost and greater harvested volume of timber (Rosenvald et Lohmus, 2008). However, the impacts of clearcutting on the simplification of stand structure (Bouchard et Pothier, 2011), biodiversity (Lindenmayer et Franklin, 2002) and sustainability (Fuller, Harrison et Lachowski, 2004) of the boreal forest have been criticized and society has expressed its concern.

In recent years, reducing the impacts on ecosystems and preservation of biodiversity have emerged as major concerns that have led to important changes in forestry practices (FAO, 2014). These issues have modified traditional forest management (Puettmann, Coates et Messier, 2009), mostly centered on wood production. It is from this perspective that the concept of forest ecosystem management has emerged, becoming established as a tool to achieve boreal forest sustainability (Gauthier *et al.*, 2009). Partial cuttings are included in current forest ecosystem management strategies (Fenton *et al.*, 2009). Their main goal is to combine timber harvesting, preservation of the structure and ecological processes responsible for maintaining forest productivity in the long term to ensure integrity, biodiversity and sustainability (Gauthier *et al.*, 2009).

In the last 15-20 years, many partial cutting treatments have been developed in boreal forests (Thorpe et Thomas, 2007). Partial cutting induces an increase in residual tree growth following the decrease in stand density (Latham et Tappeiner, 2002) and due to a higher availability of resources such as solar radiation, water and soil nutrients (Thibodeau *et al.*, 2000). The effects of shelterwood and thinning on wood production of residual trees are becoming better

understood in the boreal forests of Scandinavia (Mäkinen, Nöjd et Isomäki, 2002 ; Mehtätalo *et al.*, 2014 ; Pape, 1999) and North America (Bella et DeFranceschi, 1974 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). However, the effects of partial cutting treatments on growth in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) stands are still poorly quantified. The growth response of black spruce has been studied in immature even-aged stands with commercial thinning treatments (Krause, Laplante et Plourde, 2011 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009) and in mature uneven-aged stands with Harvest Advance Regeneration Protection treatments (HARP) (Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007). However, there are currently no studies published on the effects of intermediate harvest intensity (45-75%) in mature even-aged black spruce stands, such as shelterwood and seed-tree cuttings. Results from commercial thinning or HARP cannot be directly extrapolated to shelterwood or seed-tree treatments, because of major differences in harvest intensity and initial stand structure. This study will help to provide knowledge in this field by expanding the range of stands and studied treatments to assess the impact of partial cutting on growth and yield of the boreal forest.

The growth of trees is not homogeneous at stand, spatial and temporal levels, and may be affected by many factors. Stand characteristics influence tree growth: Several studies on black spruce stands have identified that the radial growth usually decreases gradually with stand age (Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007) and high tree density (Alteyrac *et al.*, 2005 ; Mailly, Turbis et Pothier, 2003). Mechanized partial cutting operations increase the heterogeneity in the opening of the canopy, through the network of regularly spaced extraction trails. The ecological conditions at the edges of trails are substantially different to the interior of the residual strip: more accessibility to nutrients, higher lateral light and wind exposure (Baker *et al.*, 2013 ; Chen, Franklin et Spies, 1993 ; Harper *et al.*, 2005 ; Sandoval et Cancino, 2008). Phenomena such as inter-tree competition and mortality may therefore be modified (Chen, Franklin et Spies, 1993 ; Genet et Pothier, 2013 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). Residual trees on the edges of trails will likely thus have a

higher growth response after cutting than trees located inside the strip. However, soil compaction caused by machines on extraction trails, may have potential negative impacts on soil productivity and root development (Kozlowski, 1999 ; Labelle et Jaeger, 2011). There has been recent interest in evaluating the influence of tree spatial position on growth (Fraver *et al.*, 2014 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Thorpe *et al.*, 2010), and it has been demonstrated for several species that tree growth decreases with distance from the edge (Bowering, LeMay et Marshall, 2006 ; Cancino, 2005 ; Mayaka, 1994). However, the edge effect on growth in black spruce even-aged stands submitted to partial cutting treatments is still unknown. Finally, since growth is dynamic, the effects of silvicultural treatments and stand characteristics change over time. The general temporal growth response after partial cutting treatments is in three steps: 1) no response stage for two to five years; 2) increased growth period for 10 years and 3) growth reduction step to before cutting levels (Thorpe et Thomas, 2007). These steps depend on regions, species, age structure, tree status and treatments, so it is necessary to account for these essential factors when evaluating the growth response after partial cutting.

In this study, we investigated the ten years growth response of even-aged black spruce stands submitted to three experimental variants of mechanized shelterwood and seed-tree silvicultural system in the boreal forest of eastern Canada. Our main goals were: (i) to evaluate the effect of the study treatments on tree radial growth, (ii) to investigate the effects of stand structure, tree position in the residual strip, growth before cutting and time on tree ring growth response of trees. The hypotheses were:

- (i) Shelterwood and seed-tree treatments will show a significant increase in radial growth compared to untreated control plots.
- (ii) No significant differences will be found in radial growth among shelterwood treatments, however seed-trees will produce a greater growth response than shelterwood because of a higher harvested intensity.
- (iii) Younger and denser stands will have a faster and greater growth response, due to the growth decrease with age.

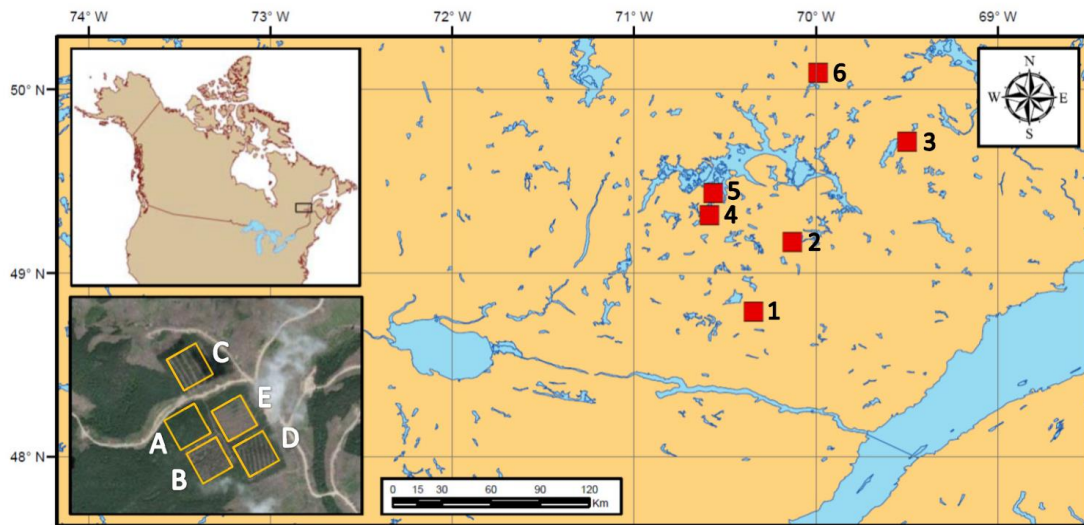
- (iv) Edge trees will manifest greater differences in terms of radial growth, because they have less competition and more accessibility to nutrients and light compared to interior residual trees.
- (v) Suppressed trees before cutting will display stronger growth responses after treatment than dominant trees due to tree selection in the residual strip.

The results should help to better understand the effects of partial cutting in order to improve silvicultural practices within the context of forest ecosystem management.

## 2.4. Material and Methods

### 2.4.1. Study area

The study was conducted in even-aged natural boreal forest stands of the Monts-Valin and North Shore region of Quebec, Canada. The studied area extended from 48°45' to 50°10' latitude north and from 69°15' to 70°45' longitude west in the balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.)-white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and the eastern black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) –feathermosses bioclimatic zones (Saucier *et al.*, 1998)(Figure 2.1). The climate is subhumid subpolar, with a short vegetation season of 140 days (Rossi *et al.*, 2011). Annual mean temperature is -2 to 1.5 °C and average annual precipitation is 950 to 1350 mm (Robitaille et Saucier, 1998). Surface deposits consist primarily of thick glacial till, and rocky outcrops are frequent at the top of steep slopes (Waldron, Ruel et Gauthier, 2013). The predominant soil is humo-ferric podzol.



**Figure 2.1.** Location of the experimental blocks (1-6). The orthophotograph shows the 3-ha experimental units of block number 2, where: A) control, B) mini-strip shelterwood, C) distant selection, D) close selection and E) seed-trees.

#### 2.4.2. Experimental design

The experimental design was factorial in complete randomized blocks. Six blocks were sampled, corresponding to different study sites. Blocks had five experimental units with one replicate of each silvicultural treatment and one untreated control plot (Figure 2.1, Figure S2.1 and Figure S2.2). Two stand structures were selected: three blocks were established in low regenerated dense forests (younger stands), while another three were installed in well regenerated open forests (older stands). In all cases, black spruce formed at least 75% of the stand basal area. Experimental units consisted of permanent square plots of 3 ha, chosen as being relatively homogeneous and comparable within the same block in terms of species composition and stand density. The experimental factors were the combinations of silvicultural treatment and spatial position of trees relative to the extraction trails (two classes: edge or

interior) for a total of 8 levels (4×2) plus a control. We considered the edge surface as the area at less than 1.25 m on each side of the trails. The silvicultural cuttings were done in 2003.

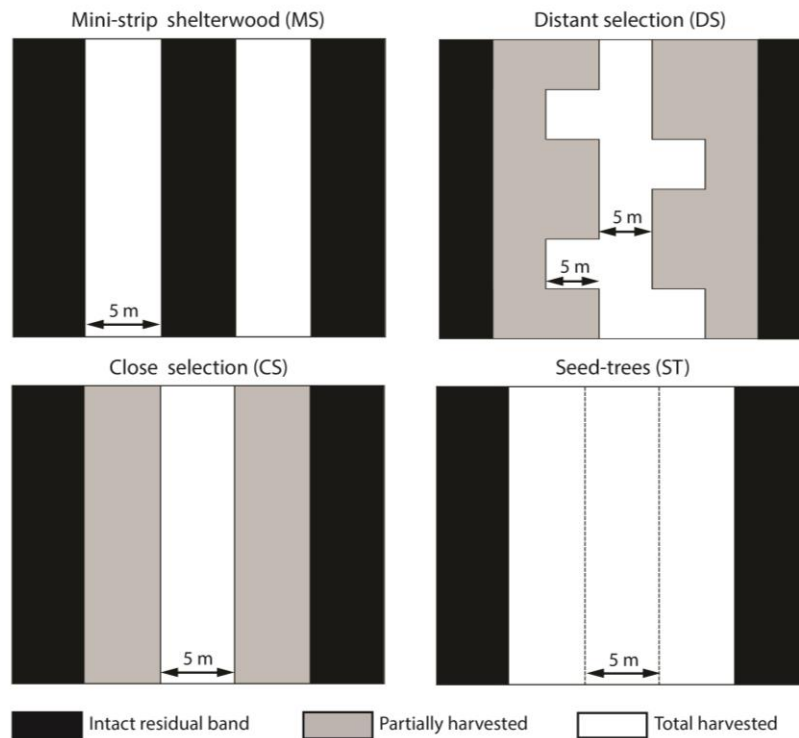
### **2.4.3. Silvicultural treatments**

Four cutting treatments were evaluated: mini-strip shelterwood (MS), distant selection (DS), close selection (CS) and seed-trees (ST) (Table 2.1). The first three are partial cutting treatments and are variants of uniform shelterwood. This silvicultural system is applied in premature even-aged stands, with the main goal of promoting advanced regeneration through a uniform opening of the canopy (Matthews, 1989 ; Smith *et al.*, 1997) followed by an overstory removal to produce a new even-aged stand (Raymond, 2013). The main differences between the studied treatments are in the spatial distribution of skidding trails and characteristics of the residual strip (Table 2.1 and Figure 2.2). Harvest intensity of the intervention was 50% of basal area for MS, DS and CS, and 75% in ST. MS consists of a succession of 5 m wide cut strips, with 5 m wide residual strips. ST has wider 15 m cut strips with 5 m wide intact residual strips. In the case of CS and DS, trails are set at 20 m and 30 m intervals, respectively, and trees are partially harvested on each side of the trails, at a maximum distance of 5 m from the trail edge (Table 2.1 and Figure 2.2). DS has secondary trails transverse to the main operational trails, each separated by 10 m.

**Table 2.1.** Characteristics of experimental treatments.

Treatment	Partial cutting	Basal area harvested (%)	Residual strip		Skidding trail		Secondary trail	Edge surface <sup>(b)</sup> (%)
			Width (m)	Intact surface (%)	Width (m)	Surface (%)		
Mini-strip shelterwood	Yes	50	5	100	5	50	No	50
Distant selection	Yes	50	25	20	5 or 10 <sup>(a)</sup>	17	Yes	24.5
Close selection	Yes	50	15	33	5	25	No	16.3
Seed-trees	No	75	5	100	15	75	No	50

Note: a) corresponds to the variability in the intervention as a consequence of secondary trails; b) the edge surface was estimated considering 1.25 meters next to the edge on both residual strip sides.



**Figure 2.2.** Spatial patterns of study treatments. White areas represent total harvested surface or intervention trails, black areas indicate the intact residual strip and grey areas are the surface of the partially harvested residual strip.



#### 2.4.4. Plot measurements and compilation

In each block, a permanent rectangular (10×60 m) sampling plot was established in the center of the experimental unit. The sampling covered the spatial heterogeneity of each silvicultural treatment (trails, edge and residual strip). The measurements were taken in 2002 one year before cutting (b.c.) and ten years after cutting (a.c.). Measurements were taken on trees with diameter at 1.3 m (DBH) greater than 9 cm for all tree species (n = 3739 and n = 2243 b.c. and a.c. respectively): tree species, DBH, wound state and position were noted. A subsample of randomly selected trees was taken (n = 168 b.c. and n = 99 a.c.) with the following additional variables: total tree height, crown length and second DBH measurement. The stand characteristics (density, mortality, basal area and volume) were estimated with the first series of data.

Competition data were by position classes (edge and interior trees) 10 years a.c. for black spruce trees (n = 240). Hegyi's competition index (CI<sub>i</sub>) was selected because it is the most strongly correlated with basal area growth in black spruce stands (Mailly, Turbis et Pothier, 2003). The distance (Dist<sub>ij</sub>) and DBH of each neighbouring tree (j) within a 4 m radius of the subject tree (i) were measured to calculate the CI<sub>i</sub>:

$$CI_i = \sum_{j=1}^n \left( \frac{DBH_i}{DBH_j} \times \frac{1}{Dist_{ij}} \right)$$

For the study of age structure, wood disks (n = 349) were collected at the root collar in square plots of 400 m<sup>2</sup> (20 × 20 m) in the cutting area from each block. The age was determined using a binocular microscope to count the tree rings.

#### **2.4.5. Dendroecological data**

In each plot, 38 cores were taken randomly (one per tree) at 1.3 m height in the summer of 2014. The sample number was chosen following the recommendations by Vincent et al., (2009), requiring a minimum of 35 trees per plot to represent individual variation of growth in black spruce stands. The sampling was stratified by the position of trees relative to the residual strips, therefore half of the cores were taken on edge trees and the other half on interior trees (Figure S2.1). A total of 1039 black spruce cores were collected.

The samples were prepared, measured and analyzed conforming to standard dendroecological protocol (Krause et Morin, 1995). Cores were air-dried, mounted on wood boards and sanded before tree rings were measured with WinDendro™ system (Guay, Gagnon et Morin, 1992) or a manual Henson micrometer with an accuracy of 0.01 mm. The tree-ring series measurements covered the last 30 years, and were cross-dated using TSAP-Win™ (Rinntech, Heidelberg, Germany).

#### **2.4.6. Data analysis**

##### **a) Radial growth model**

A repeated measurement analysis of variance (RM-ANOVA) was conducted to assess annual tree ring width a.c. using MIXED procedure of SAS 9.2 (SAS Institute, Inc., Cary, NC, USA), assuming a first-order autoregressive covariance structure. The proposed model includes blocks and trees as random effect, and stand structure, treatment, position (edge and interior) and their pairwise interactions as fixed effect. Treatment and position were combined in a single factor to simplify the model structure. Orthogonal contrasts were used to analyse the different combinations of Treatment × Position (Piepho, Williams et Fleck, 2006). Growth before cutting (GBC) corresponds to the average ring width over 20 years b.c. and was

considered as a continuous predictor. Logarithmic transformation on annual tree ring width was used to satisfy the assumptions of normality and homogeneity of variance. The SLICE statement was performed to partitioned analysis of the LS-means for the interactions. The coefficient of determination ( $R^2$ ) was estimated according to Selya *et al.* (2012).

#### b) Factors influencing growth response

A second explanatory analysis was conducted to identify *a posteriori* the most influential factors on tree radial growth responses a.c. applying the percentage growth change filter (PGC) (Nowacki et Abrams, 1997). This technique is an effective analytical tool to determine natural or anthropic disturbances in the tree-ring series, and to estimate the number of released trees after partial cutting (Copenheaver et Abrams, 2003 ; Payette, Filion et Delwaide, 1990). PGC series were calculated for each core using the equation:  $PGC = [(M_2 - M_1)/M_1] \times 100$ , where  $M_2$  and  $M_1$  are the anterior and posterior 4 years radial growth mean. We evaluated radial growth increase (>100% in the PGC series average) for the 20 years b.c. and 10 years a.c. for each tree by stand structure, treatment, position and year.

Step-wise multiple linear regressions were used to identify which factor influenced the differences in radial-growth responses for edge, interior and control trees, and to include predictors that were not initially part of the experimental plan. The mean tree ring width a.c. was used as dependent variable for testing the sequential hypotheses. A logarithmic transformation was done on radial growth to ensure the homogeneity of variance and normality assumption. The predictor variables were: stand structure, stand age, harvest density, mortality, treatment, dominant height, wound state, DBH b.c. and growth b.c. (GBC). Logarithmic or angular transformations were applied to predictors when necessary. Factors were selected minimizing the Bayesian Information Criterion (BIC). Multi-collinearity was verified *a posteriori* on predictor variables using the variance inflation factor (VIF) (Graham, 2003). Analyses were conducted using JMP Pro 12 software (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

Analysis of covariance (ANCOVA) was done when comparing stand structure, treatment, position and time effects on annual tree ring width, using GBC as covariate. Variable and covariate were Naperian logarithmic transformed to stabilize the variance. The SLICE statement was performed to partitioned analysis of the LS-means for the GBC × structure × treatment/position × year interaction. To simplify the analyses, time was studied in two periods (0-5, 6-10 years a.c.), and GBC was analysed in three levels (<0.4, 0.4 to 0.8, and >0.8 mm year<sup>-1</sup>).

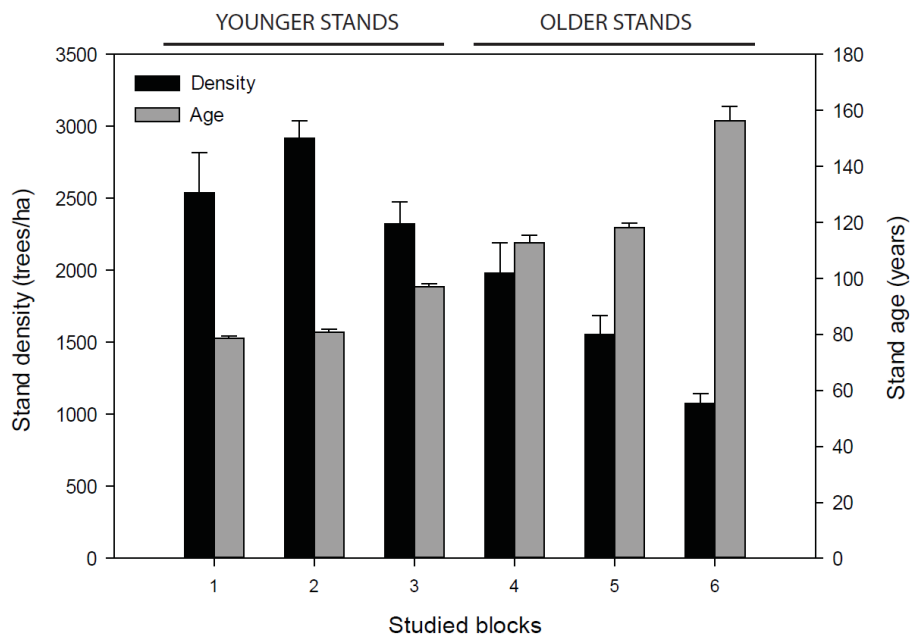
## 2.5. Results

### 2.5.1. Stand attributes

The age analysis determined that all our study sites were even-aged stands, and confirmed that they likely originated from forest fire disturbances. Mean aged ranged between  $79 \pm 0.39$  and  $156 \pm 4.9$  years for the youngest and oldest stands respectively (Figure 2.3). Stand age revealed that the low regenerated dense blocks (> 2000 trees/ha) correspond to younger stands (< 100 years). Younger and older stands were significantly different in terms of density ( $p < 0.05$ ) and age ( $p < 0.05$ ). In the younger stands, 100% of trees were in the same 20-year age-class within each block. Older blocks showed more variability in age structure; only 72% of trees were in the same age-class. Mean density values b.c. were 69% higher in younger than older stands (Table 2.2); volume and basal area values were also between 15-25% higher in younger stands.

The inventories one year a.c. revealed the residual stand characteristics (Table 2.2). The mean residual basal area for shelterwood treatments was  $23.6 \pm 3.0$  and  $16.4 \pm 4.9$  m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> in younger and older stands respectively, nearly 50% less than control plots. The volume harvest coefficient was close to 50% in shelterwood and 75% for ST in each stand. The mortality b.c. in the study blocks was  $6.5 \pm 1.0\%$  of trees, but 10 years a.c. it reached  $30.6 \pm 3.4\%$  in

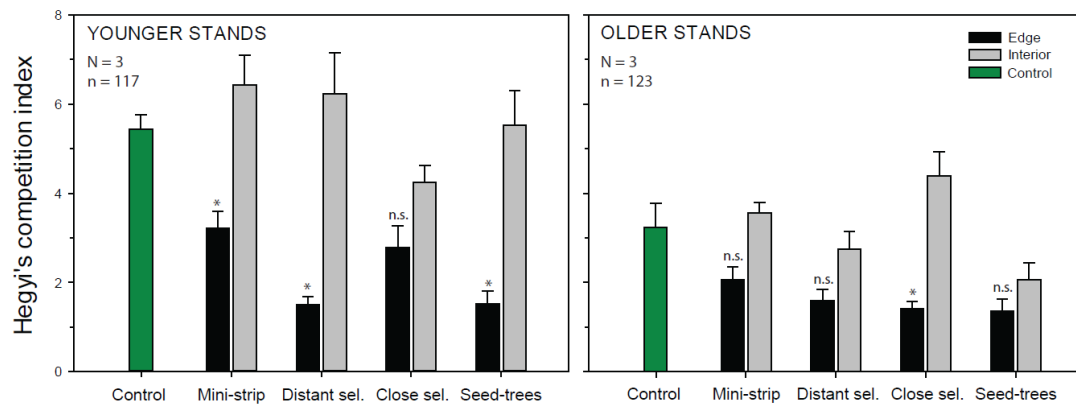
shelterwood treatments and  $59.7 \pm 9.5\%$  in ST. Older stands showed higher levels of mortality especially in ST treatment (around 70% of trees). The number of wounded trees was  $27\% \pm 2.3\%$  of residual trees in CS and DS, and less (around 20%) in the case of MS and ST. The  $CI_i$  values were 38% higher in younger than older stands (Figure 2.4). The highest competition values ( $> 5$ ) were detected for interior trees of MS, DS, and control plots of younger stands, and the lowest values ( $< 2$ ) for edge trees of DS and ST in both older and younger stands.  $CI_i$  for control trees was significantly higher than edge trees ( $p < 0.05$ ), but no different from interior trees for older and younger stands. The interior trees showed mean competition values 1.6 to 4 times higher than edge trees in the study treatments. However, in older stands these differences in  $CI_i$  were lower than in younger stands (Figure 2.4).



**Figure 2.3.** Mean density and age representation by studied blocks. Vertical bars show the standard error.

**Table 2.2.** Stand characteristics by silvicultural treatment for each stand structure before and after cutting (mean  $\pm$  standard error).

Treatment	Density (tree ha <sup>-1</sup> )			Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )			Volume (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )		
	Initial	Residual	Harvested (%)	Initial	Residual	Harvested (%)	Initial	Residual	Harvested (%)
Control									
-Younger	2316.7 $\pm$ 464.6	2316.7 $\pm$ 464.6	0	38.6 $\pm$ 2.5	38.6 $\pm$ 2.5	0	192.9 $\pm$ 15.8	192.9 $\pm$ 15.8	0
-Older	1272.2 $\pm$ 398.6	1272.2 $\pm$ 398.6	0	25.2 $\pm$ 6.9	25.2 $\pm$ 6.9	0	138.9 $\pm$ 42.2	138.8 $\pm$ 42.2	0
Mini-strip shelterwood									
-Younger	2355.6 $\pm$ 209.1	1427.8 $\pm$ 138.9	39.4	35.8 $\pm$ 4.2	21.4 $\pm$ 3.2	40.2	169.4 $\pm$ 36.6	100.2 $\pm$ 22.4	40.9
-Older	1888.9 $\pm$ 502.4	888.9 $\pm$ 317.6	53.0	33.8 $\pm$ 8.2	15.5 $\pm$ 5.8	54.1	174.2 $\pm$ 39.4	78.1 $\pm$ 29.3	55.2
Distant selection									
-Younger	2894.4 $\pm$ 373.3	1722.2 $\pm$ 352.5	40.5	41.5 $\pm$ 3.4	23.2 $\pm$ 5.2	44.1	188.2 $\pm$ 10.5	99.9 $\pm$ 23.9	47.0
-Older	1461.1 $\pm$ 231.8	838.9 $\pm$ 198.2	42.6	32.6 $\pm$ 5.8	18.3 $\pm$ 6.1	43.9	187.8 $\pm$ 37.2	104.7 $\pm$ 40.1	44.2
Close selection									
-Younger	2794.4 $\pm$ 382.0	1483.3 $\pm$ 285.9	47.0	49.5 $\pm$ 5.4	26.3 $\pm$ 2.7	46.9	255.9 $\pm$ 28.8	136.0 $\pm$ 10.6	46.9
-Older	1566.7 $\pm$ 337.2	900.0 $\pm$ 279.0	42.6	30.1 $\pm$ 5.8	15.5 $\pm$ 4.9	48.5	162.0 $\pm$ 27.9	78.3 $\pm$ 24.6	51.7
Seed-trees									
-Younger	2683.3 $\pm$ 211.7	850.0 $\pm$ 78.8	68.3	40.5 $\pm$ 3.0	11.7 $\pm$ 1.4	71.1	190.1 $\pm$ 32.6	51.6 $\pm$ 10.0	72.9
-Older	1538.9 $\pm$ 174.9	400.0 $\pm$ 50.9	74.0	32.9 $\pm$ 3.4	8.3 $\pm$ 0.9	74.8	185.3 $\pm$ 17.4	46.2 $\pm$ 4.1	75.0



**Figure 2.4.** Hegyi's competition values in the study treatments by stand structure and spatial position in the residual strip 10 years after cutting. Vertical bars show the standard error. Asterisks show significant differences between edge and interior trees by treatment ( $p < 0.05$ ). n.s. represents no significant difference.

### 2.5.2. Radial growth response

Residual trees showed an increase in radial growth after partial cutting. Mean radial growth 8 – 10 years a.c. in the study treatments was between 41 to 62% higher than in control plots ( $0.49 \text{ mm year}^{-1}$ ). A mixed model determined that the growth response after partial cutting treatment was different for position classes, stand structure, growth tree ratio b.c., and years after intervention and the combination of these factors (Table 2.3). This model explained 42% of total variance.

Percentage of growth change (PGC) gave a clearer view of the variations in growth response over time (Figure 2.5). PGC results with the minimum threshold 100% highlighted the growth model effects, and showed the number of released trees a.c. The structure influenced the radial growth response of residual trees; overall the mean PGC values of younger stands were more than double older stands a.c. (Figure 2.5). When tree position was confounded in a stand level average, DS and MS presented the best growth performance in younger stands, and CS

in older stands. However, CS and ST were the treatments with lowest growth responses for younger and older stands respectively, and showed the lowest number of released trees. The control plots in older stands showed stable values during the study period, contrary to younger control plots that displayed a growth increase (13% of trees).

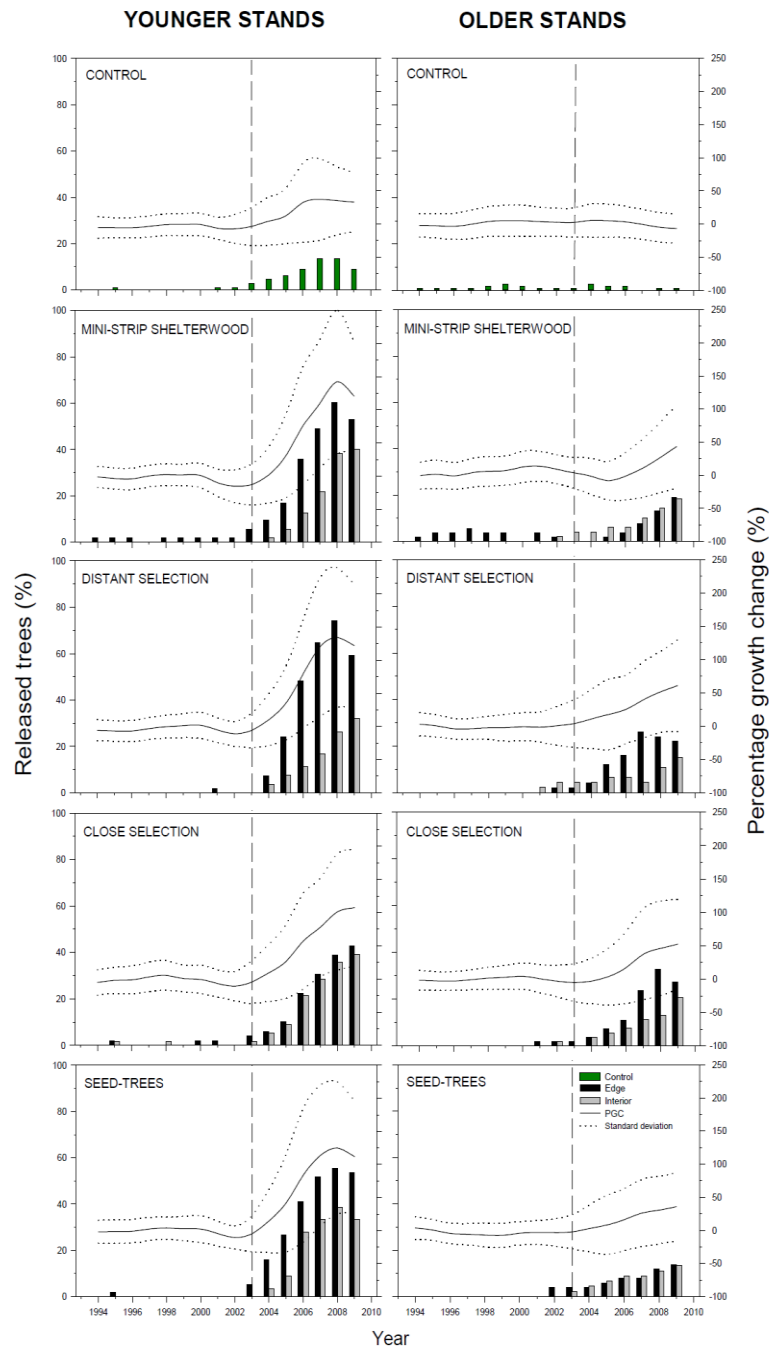
A general pattern was detected in the growth response over time for younger stands, characterized by three general steps: 1) no response phase during the first 2-3 years a.c. (two years for MS, DS and ST, but three years for CS); 2) growth increase period (3-9 years a.c. in our study); 3) growth decline, after maximum peak growth 9 years a.c. However, older stands showed high variability and slow growth response in time (usually no peak 9 years a.c.). This pattern is not evident on PGC (Figure 2.5) because of the smoothing effect from the moving average. Furthermore, a time delay was registered between edge and interior trees in younger stands; in the case of MS the edge trees reacted one year before interior trees, therefore, the growth peak in interior trees was identified one year later (Figure 2.5). The response time is the time after cutting necessary to find significant differences in growth between control and treatment plots. In our studied treatments, response time was five years for younger stands (except CS that was one year more) and six years for older stands (Figure 2.5).

The edge trees showed a higher response than interior residual strip trees in terms of radial growth and released trees number; this effect was greater in younger stands, especially in DS and MS (Figure 2.5). 74 and 60% of DS and MS edge trees had doubled the growth 9 years a.c. in comparison with 26 and 38% for interior trees (nearly 50% more). On the contrary, the difference between position classes was lowest (3%) for CS in younger stands. The highest growth response of interior trees was registered in MS and ST younger stands (38 and 39% of released trees).



**Table 2.3.** Analysis of variance for repeated measurements (RM-ANOVA) results for after cutting growth response of black spruce residual trees. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two stand structures, four cutting treatments plus a control, position classes, time effect (10 years after cutting) and growth before cutting (GBC) as a covariate. Only the significant interactions and orthogonal contrasts are shown.

<b>Effect</b>	<b>df</b>	<b>ddf</b>	<b>F</b>	<b>Pr &gt; F</b>
Structure	1	4	10.74	0.0306
Treatment/Position –factor	8	32	2.82	0.0172
<i>Treatment</i>	4	32	2.91	0.0368
- Control vs treated plots	1	32	5.72	0.0228
- Partial cuttings vs seed-tree	1	32	2.01	0.1662
- Close selection vs seed-tree	1	32	4.54	0.0408
- Mini-strip vs distant selection	1	32	1.24	0.2733
<i>Position</i>	1	32	8.52	0.0064
Year	9	36	15.54	<0.0001
Structure × Year	9	36	4.74	0.0003
Treatment/Position × Year	72	288	1.96	<0.0001
Structure × Treatment/Position × Year	72	288	1.40	0.03
GBC	1	9368	906.07	<0.0001
GBC × Structure	1	9368	5.14	0.0234
GBC × Treatment/Position	8	9368	2.62	0.0073
GBC × Year	9	9368	13.16	<0.0001
GBC × Structure × Year	9	9368	3.39	0.0004
GBC × Treatment/Position × Year	80	9368	2.05	<0.0001
GBC × Structure × Treatment/Position × Year	80	9368	1.34	0.0226



**Figure 2.5.** Mean (continuous black lines) and standard deviation (dotted grey lines) of percentage growth change (PGC) for annual tree ring width of studied trees by stand structure and treatment. Bar charts show the percentage of released trees (>100% PGC) by position, treatment and structure. Vertical dashed lines indicate the year of intervention (2003).

Multiple linear stepwise regression results showed the factors that influenced the growth response of trees in each position (Table 2.4 and Figure 2.6). The variance explained ranged from 56% for edge trees to 73% for interior trees; residual plot distribution indicated an adequate fitting with a normal distribution of errors. The growth response of control trees had the highest  $R^2$ , and was the simplest model influenced by only two factors (age and GBC). Edge trees growth response was conditioned by the effect of treatment, structure, stand age, mortality and GBC. This was thus the most complex model, showing the lowest fitting. Instead, the interior trees response had intermediate fitting ( $R^2=0.61$ ), and decreased with stand age and increased with harvested density, DBH b.c., mortality and GBC. No significant treatment effect was detected for interior trees following the stepwise variable selection.

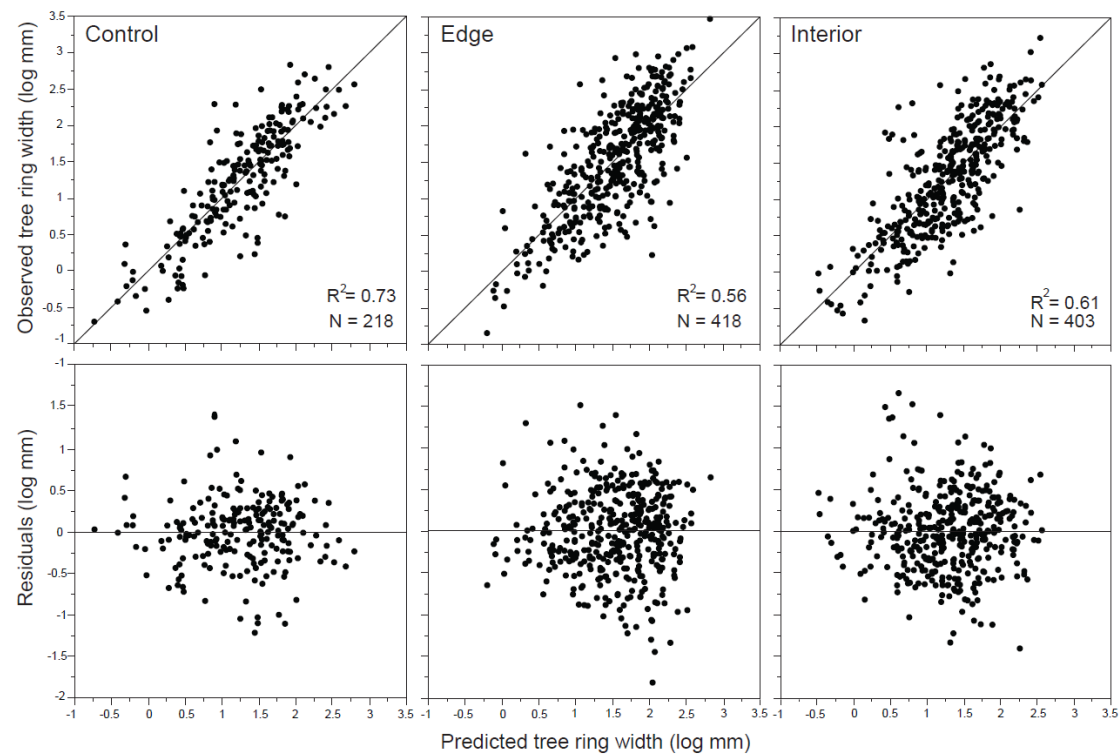
GBC had a great impact on growth response, and the relationship between growth before and after cutting over 10 years was linear (Figure 2.7); treatment, position, time and stand structure mostly affected the slope of this relationship. For all trees in older stands and interior trees in younger stands, differences were small when GBC was less than 0.4-0.5 mm year<sup>-1</sup>. The results showed that for edge position in younger stands suppressed trees strongly increased their radial growth a.c., mostly with DS and MS (Figure 2.7). In these cases, the edge trees with GBC less than 0.2 mm year<sup>-1</sup> increased their radial growth five-fold between 6-10 years a.c. On the contrary, the lowest relative growth response was identified for interior trees in older stands with ST and CS (trees with GBC less than 0.2 mm year<sup>-1</sup> only doubled the radial growth a.c.). However in absolute values, trees with greater growth prior to cutting showed higher growth response.

Differences between treatments for the relationship between GBC and post-treatment growth were significant only for edge trees in younger stands, 6-10 years after treatment (Table 2.5 and 2.6). In this case, for trees with lower growth prior to treatment (<0.2 mm year<sup>-1</sup>) all treatments caused a significant increase in growth in comparison with the control, but none of them significantly outperformed the others. However, MS and DS showed a slightly superior

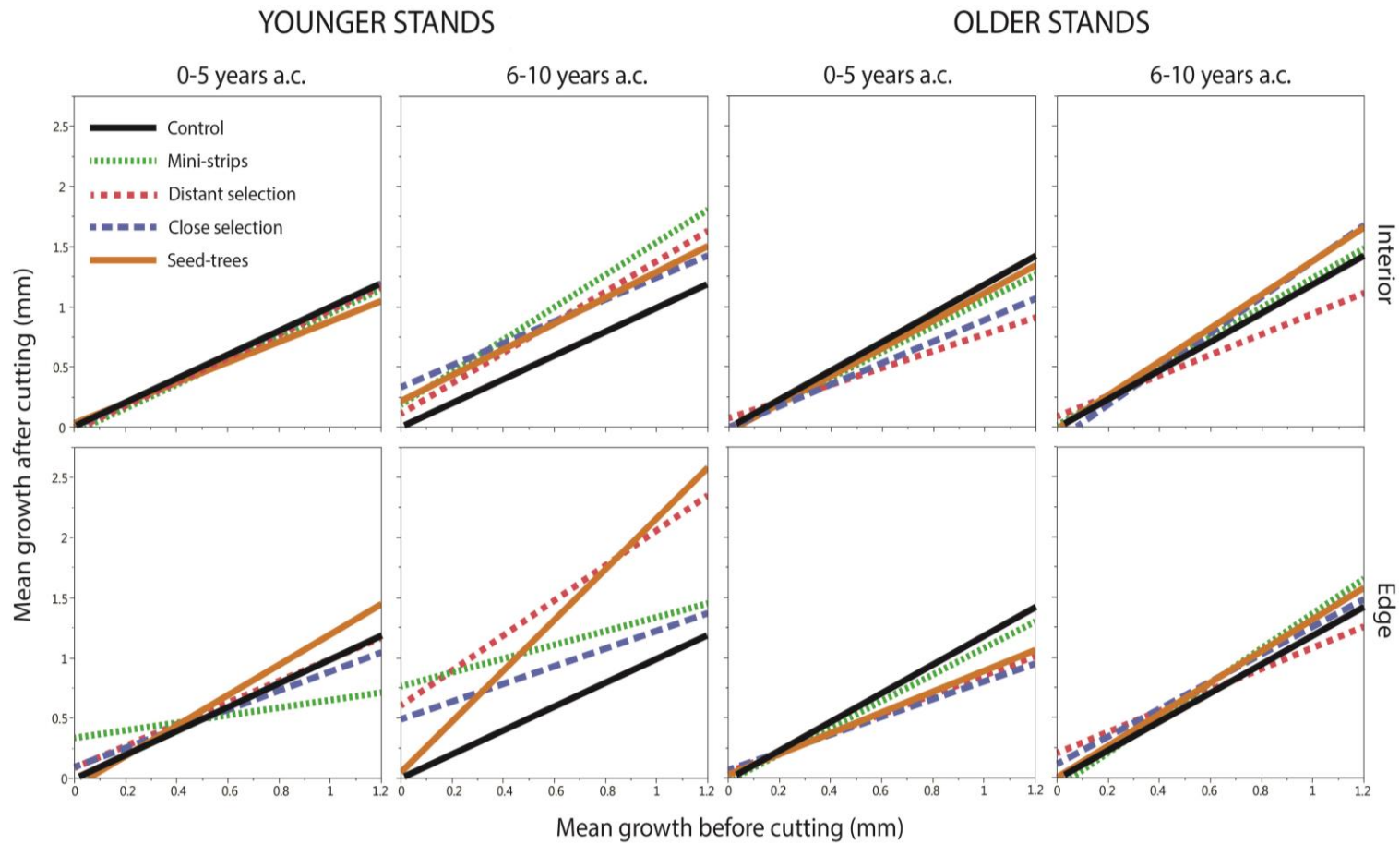
but non-significant response than CS and ST for slow-growing trees. Stronger differences were observed for trees with high GBC ( $>1$  mm year<sup>-1</sup>). CS and MS showed significantly lower responses than other treatments, with values comparable to the control. For trees with high GBC, DS showed the greater growth response, closely followed by ST.

**Table 2.4.** Best model selected with step-wise multiple linear regressions statistics for the growth responses of black spruce trees for position classes and control trees. Results from stepwise multiple linear regressions using the forward procedure with Bayesian Information Criterion (BIC) as indicator, N= total number of trees, VIF = Variance Inflation Factor, GBC = growth before cutting.

	R <sup>2</sup>	N	Parameter	Estimate	SE	t ratio	VIF	p-value
Control	0.73	218	stand age	0.20	0.04	4.88	1.07	<0.0001
			GBC	0.93	0.06	15.66	1.61	<0.0001
Edge	0.56	418	treatment	-0.09	0.03	-2.74	1	0.0064
			structure	0.08	0.04	2.34	2.32	0.0190
			stand age	-0.13	0.04	-3.37	2.45	0.0008
			mortality	0.12	0.02	4.11	1.72	<0.0001
			GBC	0.73	0.04	16.42	1.2	<0.0001
Interior	0.61	403	stand age	-0.19	0.05	-3.45	1.48	0.0006
			harvest density	0.73	0.30	2.45	3.15	0.0149
			DBH b.c.	0.02	0.005	3.42	4.54	0.0007
			mortality	0.18	0.06	3.12	5.17	0.0019
			GBC	0.84	0.04	19.90	1.18	<0.0001



**Figure 2.6.** Observed vs. Predicted tree ring width and Residual for the models by position class.



**Figure 2.7.** Simple effects of the interaction of treatment/position with growth before cutting, time and stand type on radial growth after cutting.

**Table 2.5.** Statistics of the analysis of the LS-means (Slicing) for the GBC × structure × treatment/position × year interaction.

Structure	Years	Growth before cutting (mm year <sup>-1</sup> )	df	ddf	F	Pr>F
Younger	0-5	0.2	8	36	1.24	0.3027
Younger	6-10	0.2	8	36	5.41	0.0002
Older	0-5	0.2	8	36	0.39	0.9170
Older	6-10	0.2	8	36	1.43	0.2189
Younger	0-5	0.6	8	36	0.44	0.8857
Younger	6-10	0.6	8	36	2.73	0.0183
Older	0-5	0.6	8	36	0.98	0.4663
Older	6-10	0.6	8	36	0.49	0.8555
Younger	0-5	1.0	8	36	1.40	0.2282
Younger	6-10	1.0	8	36	2.69	0.0197
Older	0-5	1.0	8	36	1.78	0.1144
Older	6-10	1.0	8	36	0.64	0.7395

**Table 2.6.** LS-means comparisons for the relationship between growth before and after cutting by treatment and position in younger stands for 6-10 years post-treatment.

Position class	Treatment	Growth before cutting (mm year <sup>-1</sup> )		
		0.2	0.6	1.0
Interior	Control			n.s.
	Mini-strip shelterwood			n.s.
	Distant selection			n.s.
	Close selection			n.s.
	Seed-trees			n.s.
Edge	Control	c	c	c
	Mini-strip shelterwood	a	ab	bc
	Distant selection	a	a	a
	Close selection	ab	bc	c
	Seed-trees	ab	a	ab

Note: n.s. corresponds to no significant differences. Treatments followed by letters are significantly different ( $p = 0.05$ ), where  $a > b > c$ .



## 2.6. Discussion

### 2.6.1. Radial growth response

Quantifying tree growth response following partial cutting treatments is essential for the planning of the long-term timber supply within the context of sustainability of forests to conciliate ecosystem management with wood production. However, improvement of tree growth is not the principal goal in shelterwood systems (Raymond, 2013), and the potential of residual trees to increase in wood volume is usually not considered (Smith *et al.*, 1997 ; Thorpe et Thomas, 2007). Some authors indicated that these treatments could probably stimulate tree growth during the period of regeneration before final cutting (Baldwin Jr, 1977 ; Burgess, Pinto et Wetzell, 2002). The results of our study confirmed this in black spruce stands.

The residual trees experienced a substantial increase in radial growth. This response is similar in amplitude to other boreal forest studies conducted with different species and partial cutting treatments: Thorpe (2007) observed double increases in growth rate 8-9 years a.c. with higher harvest intensities in uneven-aged black spruce stands. Fifteen years after different thinning (23 to 44% basal area removed) in young and pure jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) stands, 30 to 70% increases were observed in radial growth (Bella et DeFranceschi, 1974). In old-growth white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) stands 62% basal area increase was detected in treatment versus control plots 14 years after seed-tree treatment (66% basal area removed)(Youngblood, 1991). In planted Norway spruce stands (*Picea abies* (L.) Karst.), growth augmented by 41% three years after heavy thinning (40% basal area removed) (Pape, 1999) or 46 to 71% with intermediate thinning 9 years a.c. (Mäkinen, Nöjd et Isomäki, 2002).

Previous research showed that black spruce response depends on the intensity of the partial cutting: the increase in growth is often marginal or not significant for treatments with harvest

intensity less than 30%, while it is marked and significant for 50% harvested (Goudiaby *et al.*, 2012 ; Soucy, Lussier et Lavoie, 2012 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). Here, we show that the radial growth response is similar in a harvest intensity range between 45 and 80%. Supported by the findings of previous researches, we can confirm that heavy thinning, HARP, shelterwood and seed-tree treatments have similar growth response in black spruce stands.

### **2.6.2. Factors influencing growth response**

#### **a) Initial stand age and density effects**

Age and density are essential factors in the forest structure, and influence the growth response, in our experimental treatments we confirmed the decline in growth with age already observed in other studies (Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Seymour et Kenefic, 2002 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007). In younger and denser stands (80-100 years, 2300-2900 trees/ha), radial growth response doubled while older and open stands (110-160 years, 1300-1900 trees/ha) showed non significant increase, thus confirming hypothesis 3 (Figure 2.5). The growth response in older and open stands was lower and shorter, probably due to older trees with lower photosynthetic rates (Yoder *et al.*, 1994) and shorter periods of cambial activity and xylem cell differentiation than in younger trees (Rossi *et al.*, 2008). Older trees were also closer to their maximal height, leaving little room for vertical crown expansion after the release from lateral competition. Growth-age predictions in Thorpe *et al.* (2007), were similar to the results found in our study for older stands. This could be explained, by the fact that their model did not consider the spatial position and GBC.

#### **b) Silvicultural treatment effect**

Contrary to our expectations, no significant differences were found between experimental shelterwoods and seed-trees, with the exception of CS and ST that showed a small significant difference. This difference can be explained by the different stand structure. In older stands,

CS is the most effective treatment on radial growth and ST the least. Thus, treatments showed different growth responses for each stand structure (Figure 2.5). According to the results of released trees, we consider that DS and MS are the best options to promote radial growth in younger stands. However, in future research, we recommend studying the volume loss caused by post-treatment mortality at stand level to assess if the growth responses of the residual trees are able to compensate the reduction in stand density by the partial cutting treatments.

Some minor differences in harvested intensity of our studied treatments were observed between older and younger stands (e.g. MS). It reflects the random variability one can expect from “real-life” mechanized operations with no tree or trail marking prior to the harvest. The causes of such variations are site topography that does not allow regularly spaced trails and different operators who select tree in the application of the silvicultural prescription. These elements are part of the experimental error, and are assumed as such.

### c) Edge effect

The edge effect created by skidding trails in partial harvests is one of the strongest effects measured in our study, and a subject little studied in boreal forests (Harper *et al.*, 2015). To our knowledge, this is the first evaluation of edge effect on radial growth after partial cutting in black spruce even-aged stands and one of the few studies with dendroecological data.

Our findings confirm that the edge effect of skidding trails on tree radial growth response is a complex phenomenon, that interacts with many factors such as stand age and density, trail distribution within the treatments, mortality and tree social status. The stand structures showed different growth response in edge trees that varied depending on stand age and density (Cancino, 2005 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007). The results indicated more edge effect influence in younger stands, in accordance with Harper *et al.* (2015). In the case of older

stands, the growth response of edge trees was similar to the results obtained by Genet et Pothier (2013) for black spruce and balsam fir mixed stands in old-growth irregular forest.

Different edge effect growth responses among the studied treatments could be explained by the fact that each treatment has a specific spatial pattern and, consequently, different edge surface and residual strip width (Table 2.1 and Figure 2.2). From these results, we can expect that treatments with more edge surface would register higher augmentation in radial growth at the stand level, especially in younger stands where edge effect was greater. For instance, CS was the treatment with the least edge surface, we speculate that this could explain the lowest growth response in younger stands.

In younger stands, the radial growth of edge trees was twice that of interior trees in DS, MS and ST confirming hypothesis 4. This result is in agreement with the findings in *Pinus radiata* (Cancino, 2005) and *Trypochiton scleroxylon* (Mayaka, 1994) stands that indicated a decrease of 50% in DBH growth for interior trees. In *Pinus contorta* 31% greater stand basal area was detected in edge trees between 3 and 15 years after road construction (Bowering, LeMay et Marshall, 2006). In the case of *Pinus taeda* and *Liriodendron tulipifera*, differences of 5.2 and 8 cm have been identified between interior and edge trees 20 years after edge creation (MCDonald et Urban, 2004). Thus, it seems that the soil compaction and wounds to the roots and trunk on edge trees caused by machines during the cutting operations did not have a negative impact on growth response in the short term, as shown also in Picchio *et al.* (2011). This lack of impact may be related to the high ecological resilience to soil disturbances of this species, which occupies a wide spectrum of environments such as peatlands, permafrost soils, higher northern latitudes or mixed forest (Burns et Honkala, 1990), and grows at elevations ranging from sea level to 1500 m (Groot et Horton, 1994). Black spruce has the ability to endure stress situations like extreme water deficit (Belien *et al.*, 2014), and can develop adventive roots exceeding 2 meters (60% of total root length) in one year (Krause et Morin, 2005).

Growth differences between edge and interior trees were correlated with the measured  $CI_i$  (Figure 2.4), this relationship has been reported in the literature (Genet et Pothier, 2013 ; Roberts et Harrington, 2008 ; Sandoval et Cancino, 2008). Edge trees in younger stands of DS showed the lowest competition values, and it was the studied shelterwood with the highest growth response. In DS, the numerous small gaps created by the combination of main and secondary trails and the tree selection inside the residual strip explain this situation. In ST, the creation of large gaps contributed to a comparable reduction in  $CI_i$  due to the high mortality a.c. of residual trees. Tree selection and mortality in the residual strip promoted the reduction in tree density and produced an increased canopy opening that favored the edge influence on residual trees (Fraver *et al.*, 2014 ; Harper *et al.*, 2005). However, for interior trees in the same stand type,  $CI_i$  values for all the treatments were close to trees in control plots. The comparable value of  $CI_i$  between MS and CS suggests that tree-selection in CS was not sufficient to significantly reduce competition in comparison with a partial cutting without tree selection. On the contrary, tree selection influenced the smallest differences between edge and interior trees in CS. However, in DS the growth response of interior trees was lower than CS, probably due to the residual strip being the widest in the studied treatments (Figure 2.2).

In older stands, the variability of  $CI_i$  may be caused either by more heterogeneous initial tree distribution, or by random mortality that occurred after the partial cutting treatment (e.g. ST). Overall, relative differences in  $CI_i$  between edge and interior trees and between treatments were less than for younger stands, which is correlated with the smaller growth response of older stands to the treatments. This could be explained by the fact that the same man-made gaps created in each treatment are proportionally less important in older stands than in younger ones, because of differing initial tree spacing and size.

The presence of a growth response even in interior trees that are not submitted to tree selection suggests that the depth of edge effect probably extends close to 1.25 m from the trails, the distance that we arbitrarily chose for selecting edge trees. We speculate that the

depth of edge effect will be higher in older than younger stands due to less density, and in treatments with tree selection and high mortality a.c. In future investigations, measuring the tree distance from trails, as in Genet and Pothier (Genet et Pothier, 2013), could be added to our methodology for a more precise evaluation.

#### d) Time response

The growth response was not immediate after treatment, the majority of trees showed a no response step (0-3 years a.c.) in agreement with previous researches (Krause, Laplante et Plourde, 2011 ; Thorpe et Thomas, 2007 ; Youngblood, 1991). A possible explanation is resource allocation in the root system due to a stress response to new conditions a.c. (higher wind penetration, light intensity and transpiration) in order to promote stability, and uptake of water and nutrients (Nicoll et Dunn, 2000 ; Ruel, Larouche et Achim, 2003 ; Urban, Lieffers et MacDonald, 1994 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). The growth response was delayed around 5-6 years, similarly to the results found in other partial cutting studies (Bebber *et al.*, 2004 ; Youngblood, 1991). We speculate that the no response step and the cores extraction at breast height (1.3 m) influenced the time of delay.

The temporal response in tree growth a.c. was affected by stand structure and tree positions in the residual strip. Our growth response in younger stands showed a peak 9 years a.c. then started to decrease. We hypothesize that the growth in younger stands continues to decrease gradually to the values shown b.c. (Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007). On the contrary, the growth peak in older stands was not obvious due to the high variability of trees. Long-term monitoring is needed to confirm this. The response time in growth was 5 years in younger stands; this can be explained by windthrow disturbance in a younger control plot (the same year as cutting). We speculate that without this event the response time would be close to 3 years a.c.

Different growth temporal responses were observed between position classes, edge trees in MS and ST reacted one year before interior trees in younger stands (Figure 2.5); the growth peak was the ninth year a.c. in MS and DS edge trees but interior trees continued to grow beyond that year (Figure 2.5). This delay in temporal response could be explained by the edge trees having more accessibility to nutrients, higher soil temperature, lower competition, higher lateral light intensity than interior trees (Baker *et al.*, 2013 ; Chen, Franklin et Spies, 1995 ; Harper *et al.*, 2005 ; Sandoval et Cancino, 2008), and reacted earlier. However, ST interior and edge trees experienced the growth peak in the same year. Probably, the skidding trails area three times wider (15 m) than MS and DS, and the narrow residual strip (5 m) could affect the edge influence on growth response. In older stands, this delay in temporal response was not observed; we concluded that differences in the temporal response between edge and interior trees are not obvious in older stands.

#### e) Growth before cutting effect

Our results show that the growth response of residual trees depends on GBC. The study demonstrated that suppressed trees show better growth ratio before and post-treatment than dominant trees, in agreement with other studies (Krause, Laplante et Plourde, 2011 ; Pape, 1999 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). Nonetheless, this phenomenon is influenced by structure, treatment and spatial position effects (Figure 2.7). The response is amplified in younger and higher initial density stands in MS and DS treatments, notably for edge trees. This could be explained by suppressed trees experiencing more difficult growing conditions b.c. in high density stands, and the edge position decreases the competition for light and nutrients. Other factors that could influence the growth response in suppressed trees is the tree-selection, and mortality in the residual strip, but only for edge trees in young stands, 6 to 10 years after treatment. Edge and suppressed trees in ST and CS of younger stands had slightly lower growth response than other treatments. This may be caused at least partly by greater drought stress or insolation from the large canopy openings or because ST was the silvicultural treatment with elevated mortality in our study (around 70% of trees), and edge trees with low

DBH have high probability of death a.c. (Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). Overall, growth response was stronger for dominant than for suppressed trees in absolute terms thus not confirming hypothesis 5. This supports the hypothesis of asymmetric competition for light as the main process in the studied stands (Weiner et Thomas, 1986). For dominant trees on the edge of trails, DS and ST caused the strongest response, probably because of the elimination of a greater number of competitors in the immediate surroundings of the residual trees in comparison with other treatments.

## 2.7. Conclusions

First, the experimental shelterwood and seed-tree methods are effective treatments to promote residual trees growth. MS and DS are the most productive treatments in terms of radial growth for younger stands. Second, the stand structure, edge effect and growth before cutting are key parameters for optimizing the radial growth performance and we recommend the inclusion of these variables in the silvicultural planning and forest management of black spruce stands. Based on our results, age structure and density are two elementary criteria in stand selection before cutting to maximize the mean radial growth of the treatments; the experimental shelterwood treatments were more efficient in younger and denser stands. An edge effect on growth response has been demonstrated for the first time in black spruce even-aged stands; this suggests caution in the interpretation of traditional growth studies, in which spatial distribution or position classes of the trees were typically not taken into consideration. The growth before cutting was one of the most influential variables in the growth response, and it helped to understand that dominant trees manifest a better growth response in absolute terms. Finally, the studied treatments could be considered as a silvicultural alternative for the implementation of sustainable forest management in the boreal forest.

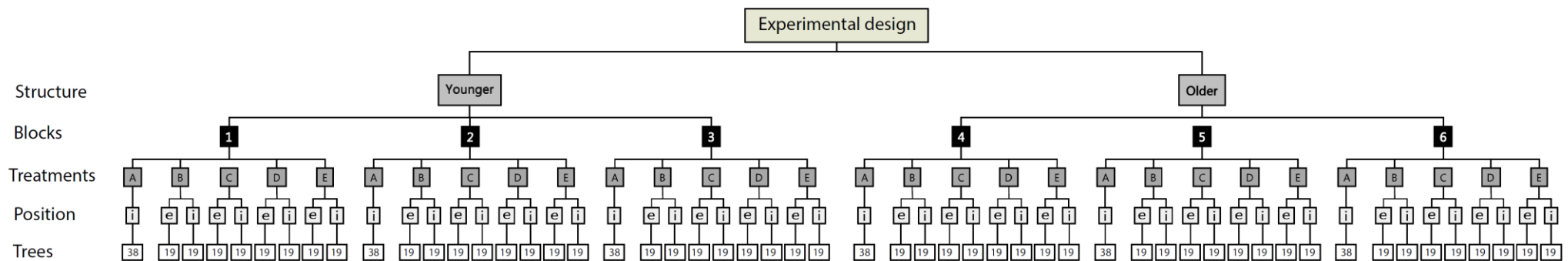


## 2.8. Author Contributions

Miguel Montoro Girona conceived and designed the study, carried out field and lab work, analyzed the data and wrote the paper. Hubert Morin provided substantial input to the design and funding of the project. Jean-Martin Lussier designed the experimental site, contributed to the funding, and provided statistical and interpretation inputs. Denis Walsh collaborated in the growth model design and supervised the statistical analyses. All authors contributed to the revision of the manuscript.

## 2.9. Supplementary Materials

**Figure S2.1.** Schematic representation of experimental design. Stand structures (younger and older) are indicated as supra-variable in the design. The blocks are numbered (1 to 6), the experimental units are capital letters: control plots (A) and study treatments (B-C-D-E), the position classes of trees are lowercase letters: edge (e) or interior (i) and the quantity of tree samples by position class is indicated with the corresponding number.



**Figure S2.2.** Average tree characteristics and species composition by silvicultural treatment for each stand structure before cutting (mean  $\pm$  standard error).

Treatment/Structure	N	DBH (cm)		Tree height (m)		Species composition (%)					
						Black spruce		Balsam fir		Others	
Control											
-Younger	417	14.7	$\pm 1.4$	16.3	$\pm 0.9$	97.3	$\pm 1.3$	0.7	$\pm 0.3$	2.0	$\pm 1.0$
-Older	229	15.6	$\pm 1.8$	17.3	$\pm 0.9$	98.7	$\pm 1.3$	1.3	$\pm 1.3$	-	-
Mini-strip shelterwood											
-Younger	424	13.8	$\pm 0.9$	19.0	$\pm 1.1$	93.0	$\pm 3.8$	6.0	$\pm 3.8$	1.0	$\pm 1.0$
-Older	340	14.8	$\pm 0.4$	17.0	$\pm 0.6$	96.3	$\pm 2.7$	3.7	$\pm 2.7$	-	-
Distant selection											
-Younger	521	13.3	$\pm 0.3$	16.7	$\pm 0.9$	96.5	$\pm 1.8$	1.1	$\pm 0.6$	2.4	$\pm 1.2$
-Older	263	16.4	$\pm 0.6$	18.0	$\pm 0.6$	91.2	$\pm 3.8$	7.1	$\pm 4.5$	1.7	$\pm 1.0$
Close selection											
-Younger	503	14.7	$\pm 0.6$	17.3	$\pm 0.3$	92.4	$\pm 6.4$	0.4	$\pm 0.3$	7.2	$\pm 7.0$
-Older	282	15.2	$\pm 0.1$	17.7	$\pm 0.7$	95.8	$\pm 2.3$	4.2	$\pm 2.5$	-	-
Seed-trees											
-Younger	483	13.7	$\pm 1.0$	15.7	$\pm 0.9$	98.9	$\pm 0.9$	1.1	$\pm 1.0$	-	-
-Older	277	16.07	$\pm 0.1$	18.0	$\pm 0.6$	98.7	$\pm 1.3$	1.3	$\pm 1.3$	-	-



## CHAPITRE III

UNDERSTANDING TREE GROWTH RESPONSES AFTER PARTIAL CUTTINGS:

A NEW APPROACH



## PUBLISHED ARTICLE

*Title:* Understanding tree growth responses after partial cuttings: A new approach

*Authors:* Miguel Montoro Girona<sup>1\*</sup>, Sergio Rossi<sup>1</sup>, Jean-Martin Lussier<sup>2</sup>, Denis Walsh<sup>1</sup> and Hubert Morin<sup>1</sup>

*Affiliations:*

<sup>1</sup> Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, Québec, G7H 2B1, Canada

<sup>2</sup> Canadian Wood Fibre Centre, Natural Ressources Canada, 1055 du P.E.P.S., Québec, QC G1V 4C7, Canada

*Corresponding author:* Miguel Montoro Girona, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boul de l'Université, Saguenay, G7H2B1, Québec, Canada, Tel: (001) 418-545-5011 p.2330, e-mail : [miguel.montoro1@uqac.ca](mailto:miguel.montoro1@uqac.ca)

*Keywords:* black spruce, boreal forest, dendrochronology, edge effect, ecosystem management, growth model, nonlinear function, Schnute function, seed-tree, shelterwood.

*Reference:* black Montoro Girona M, Rossi S, Lussier J-M, Walsh D, Morin H (2017) Understanding tree growth responses after partial cuttings: A new approach. PLoS ONE 12(2): e0172653. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172653>

### 3.1. Abstract

Forest ecosystem management heads towards the use of partial cuttings. However, the wide variation in growth response of residual trees remains unexplained, preventing a suitably prediction of forest productivity. The aim of the study was to assess individual growth and identify the driving factors involved in the responses of residual trees. Six study blocks in even-aged black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] stands of the eastern Canadian boreal forest, were submitted to experimental shelterwood and seed-tree treatments. Individual-tree models were applied to 1039 trees to analyze their patterns of radial growth during the 10 years after partial cutting by using the nonlinear Schnute function on tree-ring series. The trees exhibited different growth patterns. A sigmoid growth was detected in 32% of trees, mainly in control plots of older stands. Forty-seven percent of trees located in the interior of residual strips showed an S-shape, which was influenced by stand mortality, harvested intensity and dominant height. Individuals showing an exponential pattern produced the greatest radial growth after cutting, and were edge trees of younger stands with higher dominant height. A steady growth decline was observed in 4% of trees, represented by the individuals suppressed and insensitive to the treatment. The analyses demonstrated that individual nonlinear models are able to assess the variability in growth within the stand and the factors involved in the occurrence of the different growth patterns, thus improving understanding of the tree responses to partial cutting. This new approach can sustain forest management strategies by defining the best conditions to optimize the growth yield of residual trees.



### 3.2. Introduction

Forest ecosystem management proposes partial cuttings as an alternative to achieve the sustainability of forestry in the boreal regions (Fuller, Harrison et Lachowski, 2004 ; Gauthier *et al.*, 2009 ; Liu, Ruel et Zhang, 2007). Partial cuttings integrate ecological and economic factors such as stand growth, tree quality, product yields (McComb, Spies et Emmingham, 1993 ; Miller, 1993), and increase the habitat for wildlife by maintaining the overstory residual cover (Fuller, Harrison et Lachowski, 2004). Consequently, the use of partial cuttings in silviculture is increasing in North America, and in particular in Eastern Canada (Canadian Forest Service, 2016). However, investigations are needed to combine the best treatment for each species according to their ecological requirements, in order to maximize radial growth of the residual trees and enhance their economic value for lumber production. Forests are dynamic and complex systems, involving a number of ecological factors and processes interacting at multiples scales. It is thus necessary to develop tools that consider the spatio-temporal heterogeneity in growth, including nonlinear responses to the environment (Messier, Puettmann et Coates, 2013). Tree growth models contribute to quantifying forest productivity, and are decision-support tools in sustainable forest management (Sharma et Parton, 2007). However, the traditional models have often simplified the growth response to environmental factors by assuming linear relationships between variables (Fernández-de-Uña, Cañellas et Gea-lzquierdo, 2015 ; Messier *et al.*, 2016 ; Ni *et al.*, 2002). The growth response has a mostly sigmoid form, and more appropriate methods should be chosen to describe these complex biological mechanisms e.g. individual nonlinear approaches (Cavazos, Comrie et Liverman, 2002 ; Vaganov, Hughes et Shashkin, 2006). Individual-tree models allow the growth process to be simulated under different experimental management regimes (Pretzsch, 2009).

There is high diversity in the approaches and multiplicity in the forms of nonlinear growth functions (Sharma et Parton, 2007), and some of them, like the Chapman-Richard, Weibull and Schnute functions, have demonstrated good performance (Dorado *et al.*, 2006 ; Peng, Zhang

et Liu, 2001 ; Sharma et Zhang, 2004 ; Wang *et al.*, 2015 ; Zhang, 1997). At the moment, the majority of studies on nonlinear growth modelling in the boreal forest have focused on the height and diameter relationship using inventory data to estimate the timber volume and growth yield (Rijal, Weiskittel et Kershaw, 2012 ; Sharma et Parton, 2007 ; Sharma et Zhang, 2004 ; Zhang, Peng et Dang, 2004), climate and growth relationship (Subedi et Sharma, 2013), and stand structure in the context of natural succession (Peng, Zhang et Liu, 2001). Although, an increasing effort has been made to develop individual-tree diameter growth models, this has been limited in boreal forests, especially after partial cutting (Zhang, Peng et Dang, 2004). The majority of growth studies are based on the traditional forest inventories with diameter measurements, and nonlinear models based on tree-ring chronologies are not common. Tree-ring series provide more accurate estimations of radial growth than inventories data because they allow reconstruction at fine resolution (Thürig *et al.*, 2005). Consequently, developing a new approach to study the growth response after partial cutting with dendroecological data and using nonlinear functions would be a major contribution in forest science.

Growth can vary greatly among trees, and stand and individual characteristics play a crucial role in this variation (Adame, del Río et Canellas, 2008). Tree-growth is related to stand development, and mediated by age-structure (Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007), basal area (Alteyrac *et al.*, 2005 ; Mailly, Turbis et Pothier, 2003), and neighbour tree mortality (Fraver *et al.*, 2014). In the case of individual variables, it has been demonstrated that inter-tree competition (Adame, del Río et Canellas, 2008 ; Fraver *et al.*, 2014 ; Linares, Camarero et Carreira, 2010) and microclimate (Orwig et Abrams, 1997) affects growth, being influenced by the tree spatial position (Fraver *et al.*, 2014 ; Montoro Girona *et al.*, 2016), and its status, represented by the crown length (Rötzer *et al.*, 2010) and tree diameter (Krause, Laplante et Plourde, 2011 ; Zhang, Peng et Dang, 2004). As these variables are heterogeneous within a stand, understanding the variability in the growth response among trees clearly requires the application of individual-tree models.

Black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] is one of the most important commercial trees in North-America because of its transcontinental distribution and wood properties such as high density, elasticity, resistance and fibre length (Giroud *et al.*, 2016 ; Jamarillo-Correa, Beaulieu et Bousquet, 2004 ; Lessard *et al.*, 2014). Thanks to its high plasticity, black spruce grows in broad environmental conditions and latitudes (Burns et Honkala, 1990), ranging from sea level to 1500 m (Groot et Horton, 1994) enduring extreme stress situations (Belien *et al.*, 2014). Black spruce is the main species in the eastern - Canadian boreal forest, representing approximately 75% of the total gross merchantable volume (Giroud *et al.*, 2016), and its wood is highly valued by the industry (Zhang et Koubaa, 2008). Despite the advances in the knowledge related to the growth responses of this species to partial cuttings, 50% of growth in residual trees remains unexplained (Montoro Girona *et al.*, 2016 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Thorpe et Thomas, 2007 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). The abovementioned studies suggest that the heterogeneity in growth response is due to soil conditions, root formation, or spatial variation, but with the current state of knowledge, these remain hypotheses. As a result, an important part of the variability in the individual growth response of trees after partial cuttings remains unaddressed. Deeper investigations are thus necessary to understand the factors involved in the heterogeneity of tree-growth due to the important implications for forest management to improve the forecast accuracy of growth models, maximize radial growth yield (e.g. stand selection), and adapt these treatments to boreal conditions in order to maintain the sustainability of North-American forestry.

In this study, we propose a new analytic tool to characterize and analyse individual radial growth by using the nonlinear Schnute function. The aim of our approach is to (i) develop individual models of growth response after partial cuttings; (ii) identify the driving factors influencing the frequency of the different tree growth patterns.

### 3.3. Material and Methods

The "Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP)" of Quebec provided the specific permissions necessary to develop our research, supervised the project and contributed to the funding by a "Fonds de recherche du Québec –Nature et technologies (FRQNT)" subvention. Authors confirm that the study did not involve endangered or protected species.

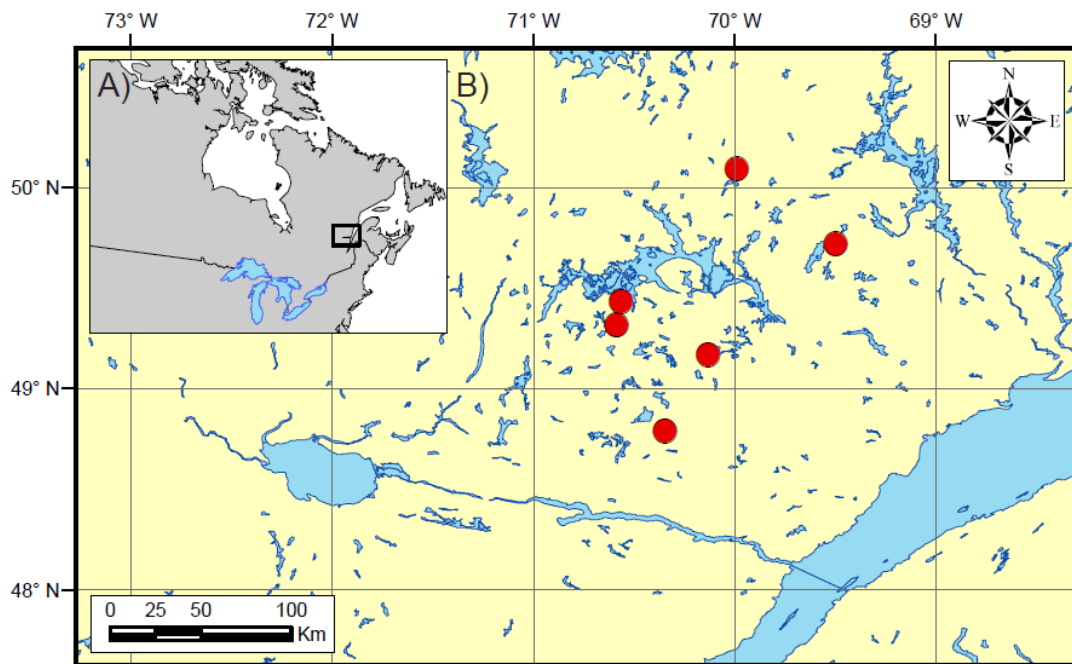
#### 3.3.1. Study area

The study was conducted in natural boreal forest stands of the Monts-Valin and North-Shore regions of Quebec, Canada (Figure 3.1A). These regions represent the main area of forest exploitation, and the stands were selected for their high productivity. The study area includes two bioclimatic zones: the balsam fir [*Abies balsamea* Mill.]–white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and the eastern spruce–feathermosses (Saucier *et al.*, 1998) (Figure 3.1B). The climate is subhumid subpolar, characterized by a short vegetation season of 140 days (Rossi *et al.*, 2011). Annual temperature ranges between -2 and 1.5 °C, with annual precipitation of 950-1350 mm (Robitaille et Saucier, 1998).

#### 3.3.2. Experimental design

In 2003, the Canadian Forest Service performed a factorial experiment with completely randomized blocks in mature even-aged stands dominated by black spruce to assess the tree growth response after experimental partial cuttings (Piepho, Williams et Fleck, 2006). Two structure types were selected: young and low-regenerated dense stands (80-100 years, 2600 trees/ha), and old and well-regenerated open stands (120-150 years, 1500 trees/ha). Six blocks were sampled, each one including five experimental units with a replicate of each silvicultural treatment and an untreated control (30 plots). The experimental units consisted of square permanent plots of 3 ha, and were relatively homogeneous and comparable within the

same block in terms of composition and density. Tree spatial position in the residual strips was considered in two classes: edge or interior, the edge being an area of 1.25 m in width close to the skidding trails. The treatments and tree spatial positions represented the experimental factors arranged in a 4×2 factorial design with a control (S1 Appendix).

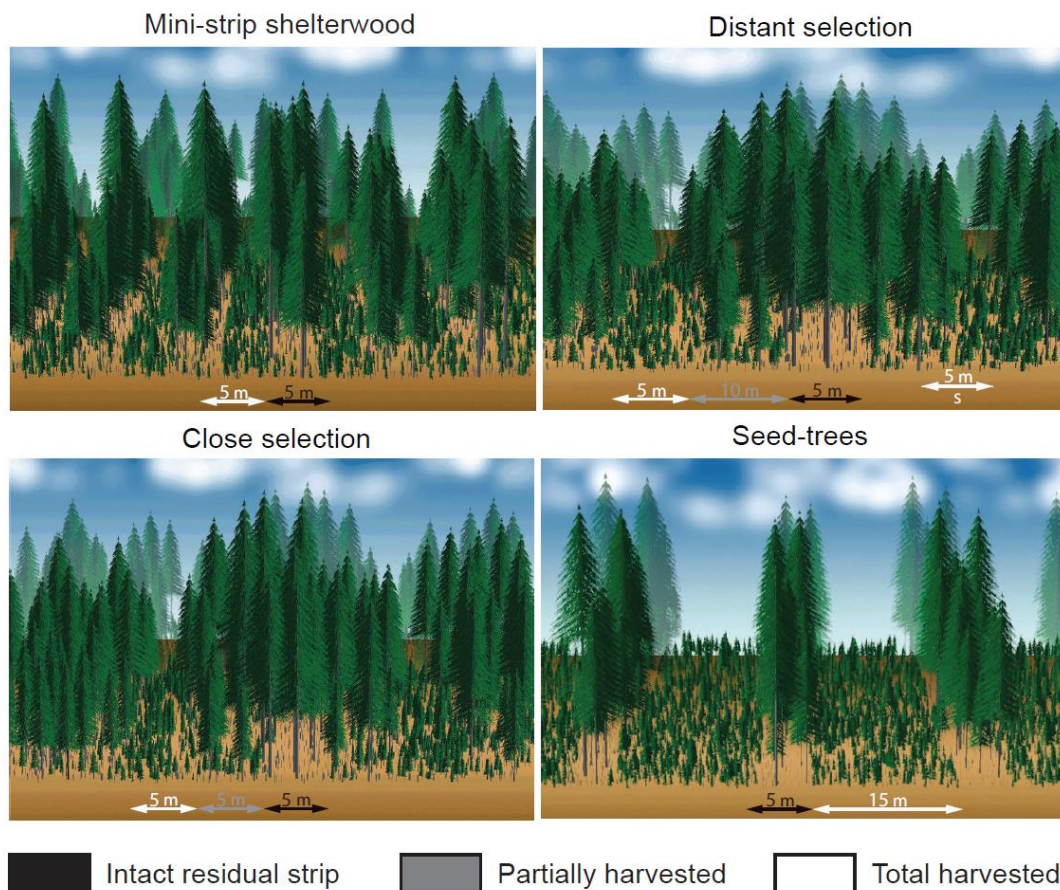


**Figure 3.1.** Geographic location of the study area in North America (A) and the experimental blocks (B).

### 3.3.3. Silvicultural treatments

Four cutting treatments were performed with single-grip harvesters and forwarders: mini-strip shelterwood (MS), distant selection (DS), close selection (CS) and seed-trees (ST). The first three treatments were variants of the uniform shelterwood system applied to promote regeneration in mature even-aged stands with a uniform opening of the canopy (Smith *et al.*, 1997). The treatments evaluated in this study differed in harvested intensity, spatial distribution

of the skidding trails and width of residual strip as shown in Figure 3.2. Prescribed harvest intensity was 50 and 75% for shelterwood and ST, respectively (Montoro Girona *et al.*, 2016). MS consists of a succession of 5 m wide cut strips, with 5 m wide residual strips. In the case of CS and DS, trails are set at 20 m and 30 m intervals, respectively, and trees are partially harvested on each side of the trails, at a maximum distance of 5 m from the trail edge. DS presents secondary trails perpendicular to the main skidding trails and separated by 10 m. ST has wider 15 m cut strips with 5 m wide intact residual strips.



**Figure 3.2.** Characteristics and trail layout of the four treatments. White arrows represent total harvested surface or skidding trails, grey and black arrows indicate the surface of the partially harvested residual strip, and intact residual strip, respectively. The secondary trail is marked with the letter S.

### 3.3.4. Plot measurements

Rectangular sampling plots (10 × 60 m) covering the spatial heterogeneity of each treatment (trails, edge and residual strip) were established in the center of each experimental unit. The measurements were taken one year before cutting (b.c.) and 10 years after cutting (a.c.) on the trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 9 cm. Two tree inventories were performed, the first one was general for all trees (n = 3739 and 2243, b.c. and a.c. respectively), and included species identification, DBH, wound severity (five levels from intact to major damage), tree state (dead or alive), and spatial position classes in the residual strip (edge and interior trees). The second inventory involved a subsample of randomly selected trees, and included tree height and crown length (n = 168 and 99, b.c. and a.c. respectively). The stand variables (density, mortality, basal area and dominant height) were estimated with the data of the inventories. Competition data were taken 10 years a.c. (n = 240). Hegyi's index ( $CI_i$ ) was selected because it is the competition performance most strongly correlated with basal area growth in black spruce stands (Mailly, Turbis et Pothier, 2003). The distance ( $Dist_{ij}$ ) and DBH of each neighbour tree ( $j$ ) within 4 m radius of the subject tree ( $i$ ) were measured to calculate the  $CI_i$ :

$$CI_i = \sum_{j=1}^n \left( \frac{DBH_i}{DBH_j} \times \frac{1}{Dist_{ij}} \right) \quad (1)$$

### 3.3.5. Assessment of radial growth

In summer 2014, increment cores were extracted at breast height with a Pressler's borer from 34 to 38 random trees per plot, resulting in 1039 sampled trees. The sampling was sized to efficiently represent the individual variation of growth in black spruce (Vincent, Krause et Zhang, 2009) and stratified on both edge and interior trees. The samples were prepared, measured and analyzed following a standard dendroecological protocol (Krause et Morin,

1995). Cores were air-dried, mounted on wooden boards and sanded. The tree rings were measured with WinDendro™ (version 2009, Regent Instruments, Quebec) or a manual Henson micrometer (LINTAB™, Rinntech, Heidelberg, Germany) with an accuracy of 0.01 mm (Guay, Gagnon et Morin, 1992). The individual tree-ring series were cross-dated using TSAP-Win™ (Rinntech, Heidelberg, Germany) (Rinn, 2003).

### 3.3.6. Individual radial growth patterns

The nonlinear Schnute function was used to study the variability of individual radial growth (Schnute, 1981) described by:

$$Y(t) = (\alpha + \beta e^{t\gamma})^\delta \quad (2)$$

where:

$$\alpha = y_1^b + \frac{(y_2^b / y_1^b)}{1 - e^{-a(T_2 - T_1)}} \quad (3)$$

$$\beta = \frac{e^{aT_1}(y_2^b - y_1^b)}{1 - e^{-a(T_2 - T_1)}} \quad (4)$$

$$\gamma = -a \quad (5)$$

$$\delta = \frac{1}{b} \quad (6)$$

$T$  is the time,  $y_1$  and  $y_2$  are the cumulative radial growth values at  $T_1$  and  $T_2$ , corresponding to the cutting year and 10 years a.c., respectively,  $a$  is the constant in growth rate parameter, and  $b$  is the increment relative to  $a$ .

For each tree, individual models were fitted to the radial growth a.c., represented by the cumulative radial growth (CRG) since the treatment, calculated in terms of tree-ring width (mm). Model fitting was performed using nonlinear regressions. The analysis resulted in four curves representing different growth patterns according to the Schnute parameters:



Curve I ( $a > 0, 0 < b < 1$ ) is sigmoid, asymptotic and with an inflection point;

Curve II ( $a > 0, b \geq 1$ ) is asymptotic without inflection point;

Curve III ( $-b \log(y_2/y_1)(t_2-t_1) < a \leq 0, 1 < b$ ) is S-shape, not asymptotic, but with an inflection point;

Curve IV ( $-b \log(y_2/y_1)(t_3-t_1) < a \leq 0, 0 \leq b \leq 1$ ) is exponential, not asymptotic, and without inflection point.

The accuracy of model fitting was evaluated using the root of weighted mean square error (RMSE).

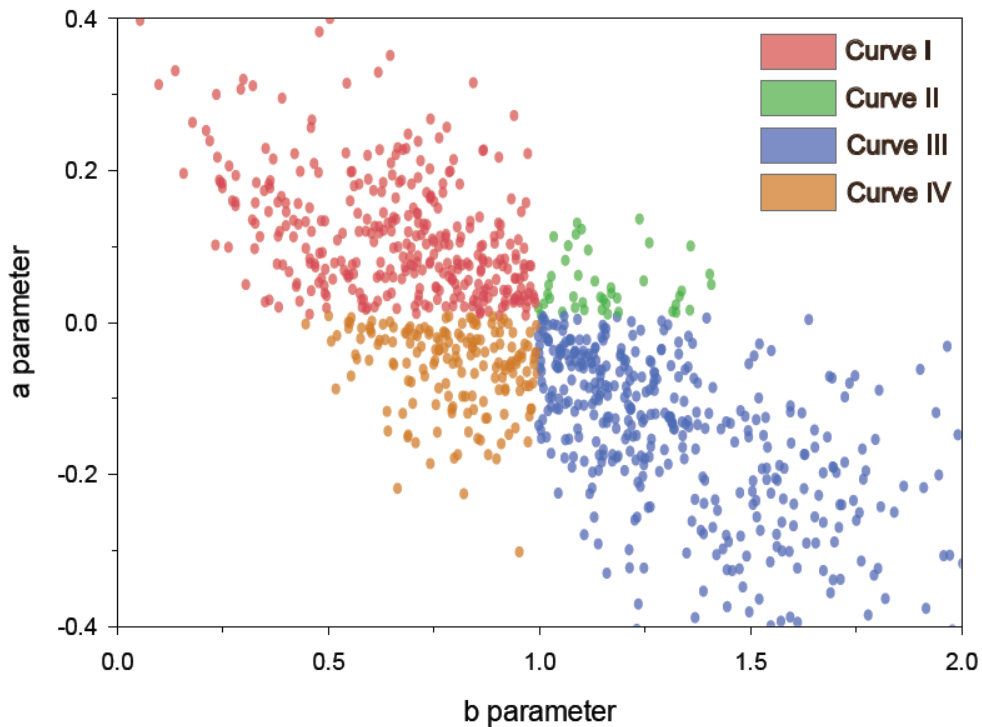
### 3.3.7. Factors influencing the growth patterns

We determined the differences in radial growth 10 years a.c. ( $y_2$ ) between growth patterns using an analysis of variance (ANOVA). Multiple and simple nominal logistic regressions were conducted to evaluate the relation between growth patterns and ecological or silvicultural traits based on structure type, stand age, harvested intensity, mortality, treatment, Hegyi's competition index ( $CI_i$ ), dominant height, tree crown length, wound state, DBH and growth before cutting (GBC). A contingency analysis was performed to study changes in the frequency of growth pattern with structure, treatment and position. Step-wise regressions were used to identify the influencing factors on the radial growth response for each Schnute curve, represented by the cumulative tree-ring width 10 years a.c. When needed, a logarithmic transformation was performed to meet the assumption of homogeneity of variance and normality. The regression models were conducted for each study curve. Factors were selected by minimizing the minimum Bayesian Information Criterion (BIC). Multi-collinearity was verified on the predictors using the variance inflation factor (VIF) (Graham, 2003).  $\eta^2$  was used for the estimation of the associated variance for each effect of the step-wise regressions (Tabachnick, Fidell et Osterlind, 2001). All statistics were performed using JMP Pro statistical software, version 12 (SAS Institute Inc., Cary, NC).

### 3.4. Results

#### 3.4.1. Individual radial growth patterns

The Schnute function represented the growth of black spruce according to four patterns (Figure 3.3). Most trees (47%) were represented by Curve III ( $n=489$ ). Curves I and IV were observed in 32 and 17% of cases, respectively, while Curve II included only 4% of trees ( $n=42$ ). The Schnute parameters showed that the growth response a.c. was nonlinear ( $a \neq 0$  and  $b \neq 1$ ) in all the trees, and Curves I and III had the highest variability (Figure 3.3).



**Figure 3.3.** Distributions of the parameters of Schnute growth function for the trees sampled.

**Table 3.1.** Estimated parameters for Schnute curves. Values in parentheses represent the 95% confidence interval.

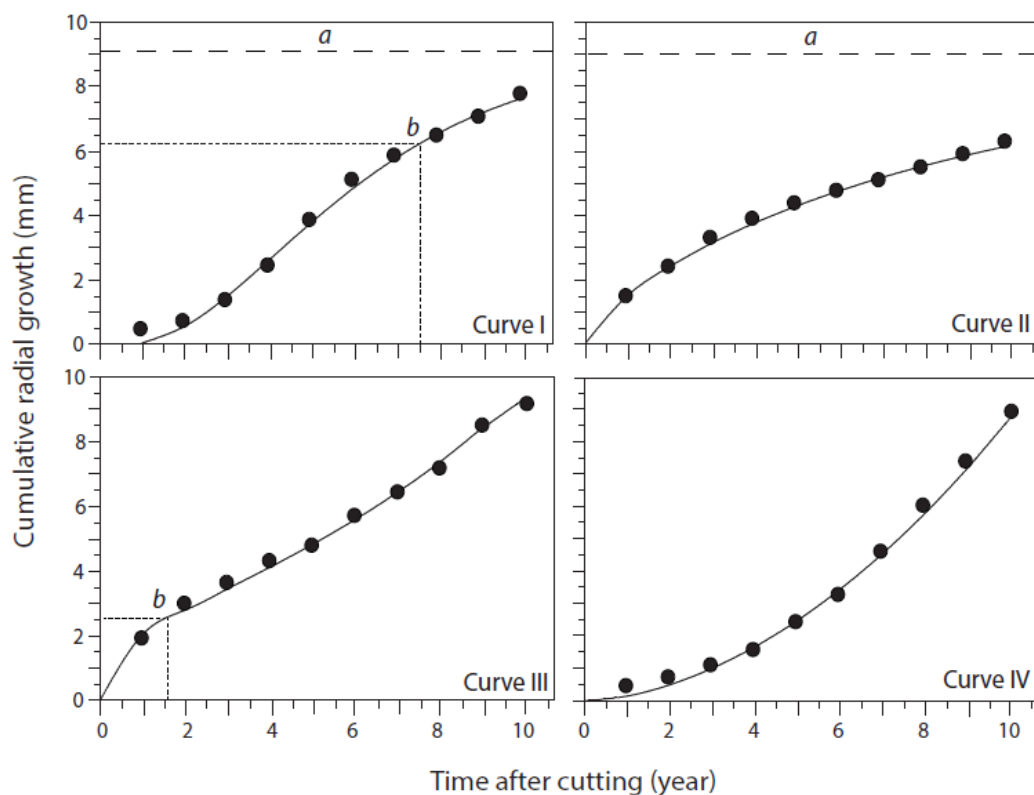
Parameter	Curve I		Curve II		Curve III		Curve IV	
a	0.10	(0.09-0.11)	0.04	(0.03-0.05)	-0.25	(-0.28 - -0.22)	-0.07	(-0.07 - -0.06)
b	0.66	(0.64-0.69)	1.16	(1.12-1.19)	1.68	(1.59-1.76)	0.80	(0.78-0.82)
y <sub>2</sub>	5.83	(5.33-6.34)	2.83	(2.16-3.50)	4.28	(4.03-4.53)	7.08	(6.48-7.69)
A	35.50	(26.02-45.00)	15.47	(9.69-21.25)	-		-	
y	12.82	(11.01-14.62)	-		3.58	(2.53-4.64)	-	
t	7.46	(5.19-9.73)	-		1.02	(0.75-1.30)	-	
RMSE	0.10	(0.09-0.12)	0.05	(0.03-0.07)	0.07	(0.06-0.07)	0.12	(0.10-0.14)
R <sup>2</sup>	0.99	(0.996-0.997)	0.99	(0.995-0.997)	0.99	(0.996-0.997)	0.99	(0.997-0.998)
N	336		42		489		172	

a, b, y<sub>2</sub> – Schnute parameters, A - asymptote, y, t - coordinates of the inflexion point, RMSE - root mean square error of estimation, N- number of trees.

The accuracy of model fitting was adequate, as indicated by the high  $R^2$  (0.99 or higher), low RMSE (ranging from 0.05 to 0.12) and stable confidence limits (within  $\pm 0.02$ ). The inflexion points identified for Curves I and III occurred between 5 and 9 years a.c., and around the first two years a.c., respectively. The horizontal asymptotes showed a high variation, and exhibited higher values for Curve I in respect to Curve II (Table 3.1 and S2 Appendix).

The Schnute curves showed important and significant differences in growth 10 years a.c. ( $p < 0.0001$ ). Curve IV had the highest radial growth, with 7.08 mm ( $y_2$  parameter, Table 3.1). The least growth (2.83 mm) was observed for Curve II, three times lower than for Curve IV. Curves I and III showed intermediate growth of 5.83 and 4.28 mm, respectively.

The growth dynamics differed between studied curves (Figure 3.4). Curve I showed a slow growth lasting up to 3 years, a growth increase of 4-7 years followed by a growth decrease. Curve II was characterized by a reduced and almost constant growth of 0.2-0.3 mm year<sup>-1</sup>. Curve III displayed a phase of fast growth increase lasting up to 3 years, followed by a small decrease until 7 years a.c., after which growth again started to increase. Curve IV had an exponential growth of 0.6-0.8 mm year<sup>-1</sup>.

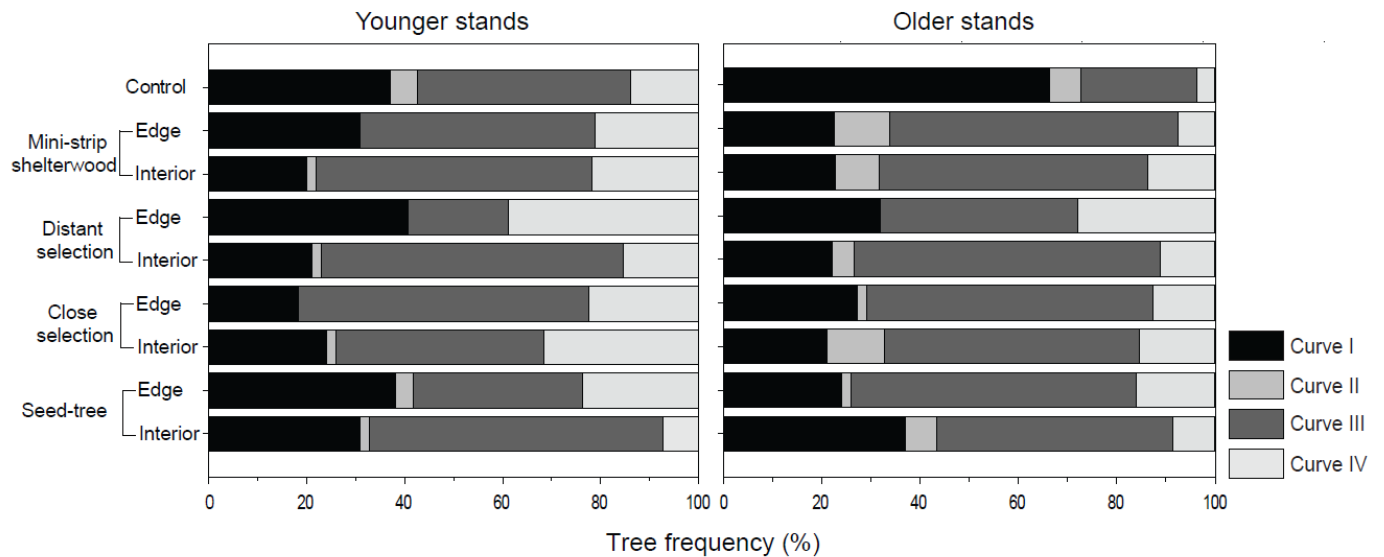


**Figure 3.4.** Examples of the four growth patterns using the Schnute function. The discontinuous horizontal lines indicate the asymptotes (a). The thin discontinuous horizontal and vertical lines show the inflexion points (b). The black dots show the cumulative radial growth values for each study year and the continuous lines represent the model fitting.

### 3.4.2. Factors influencing the growth patterns

Multiple nominal logistic regression determined that the frequency of each growth pattern varied between younger and older stands ( $p=0.0009$ ), and among silvicultural treatments and position classes ( $p<0.0001$ ). Curve I represented the growth pattern of 66 and 40% of control trees in older and younger stands, respectively (Figure 3.5). Little differences were observed among silvicultural treatments, Curve I varying from 23% in CS to 29% in ST. The effect of

position was detected in younger stands, with Curve I being 10-20% more frequent in edge than interior trees. Curve II was three times more common in older than younger stands (6 and 2% respectively), and was sporadic in edge trees and prominent in interior trees. Curve III was less present in the control (34%) than treated trees (45% in DS to 62% in CS). Curve IV was more frequent in younger stands (21%) and edge trees (22%) than in older stands (12%) and interior trees (13%). The lowest frequency of Curve IV was found in control trees of older stands (4%) and the highest in the DS edge trees in younger stands (39%).



**Figure 3.5.** Frequency of growth patterns represented by structure, treatment and spatial position in the residual strip.

The simple nominal logistic regressions described how the concurrency of the curves changed according to the stand and tree variables (Figure 3.6). Dominant height, DBH, mortality and harvested intensity were the most significant stand variables ( $p < 0.05$ ). The growth response for 50% of trees was explained by Curve I in stands with low dominant height, DBH, mortality and harvested intensity, while Curve III represented the growth response for 60% of trees in

stands with high values of these variables. The occurrence of Curve IV doubled in stands with low DBH and high harvested intensity. Generally, Curve II registered low variation in tree frequency, and was more common in stands with high DBH and low harvested intensity (Figure 3.6).

CRG was the tree variable that most influenced the frequency of curves ( $p < 0.0001$ ). Sixty percent of trees with over 25 mm of CRG 10 years a.c. were represented by Curve IV. On the contrary, the smallest radial growth response was detected by Curve II, because no tree with CRG value above 10 mm was found for this curve. Curves I and III showed intermediate CRG values, 31 and 9% of trees respectively exhibited a radial growth  $\geq 25$  mm. Crown length b.c. was a significant variable to explain the Schnute curves in the studied trees ( $p < 0.05$ ). Curve II was sporadic at low values of crown length ( $< 5$  m). Circa 60% of trees with low values of crown length b.c. were associated with Curve IV, while  $\leq 5\%$  of trees with high values were represented by this curve. Curve III was three times more frequent in trees with high values of crown length (Figure 3.6). Curve I was more common in trees with intermediate crown length b.c.

The majority of tree variables a.c. were not significant ( $p > 0.05$ ) contrary to b.c. e.g. DBH, height, crown length, wound severity and  $CI_i$ . However, these variables vary with the tree curve frequencies and showed different trends, especially  $CI_i$  and wound severity (Figure 3.6). The  $CI_i$  determined that the growth response of 30% of trees with low competition was represented by Curve I, and only 15% with high values of competition. Curve II represented well the growth response of trees with high  $CI_i$  (40%), but poorly the growth response of trees with low  $CI_i$  ( $< 5\%$ ). Wound state, identified that Curve IV was more frequent at higher damage, being the growth response for 40% of trees with severe wounds and 15% of intact trees (three times lower). Curve II was rarely represented in wounded trees, being almost inexistent for severely injured trees.

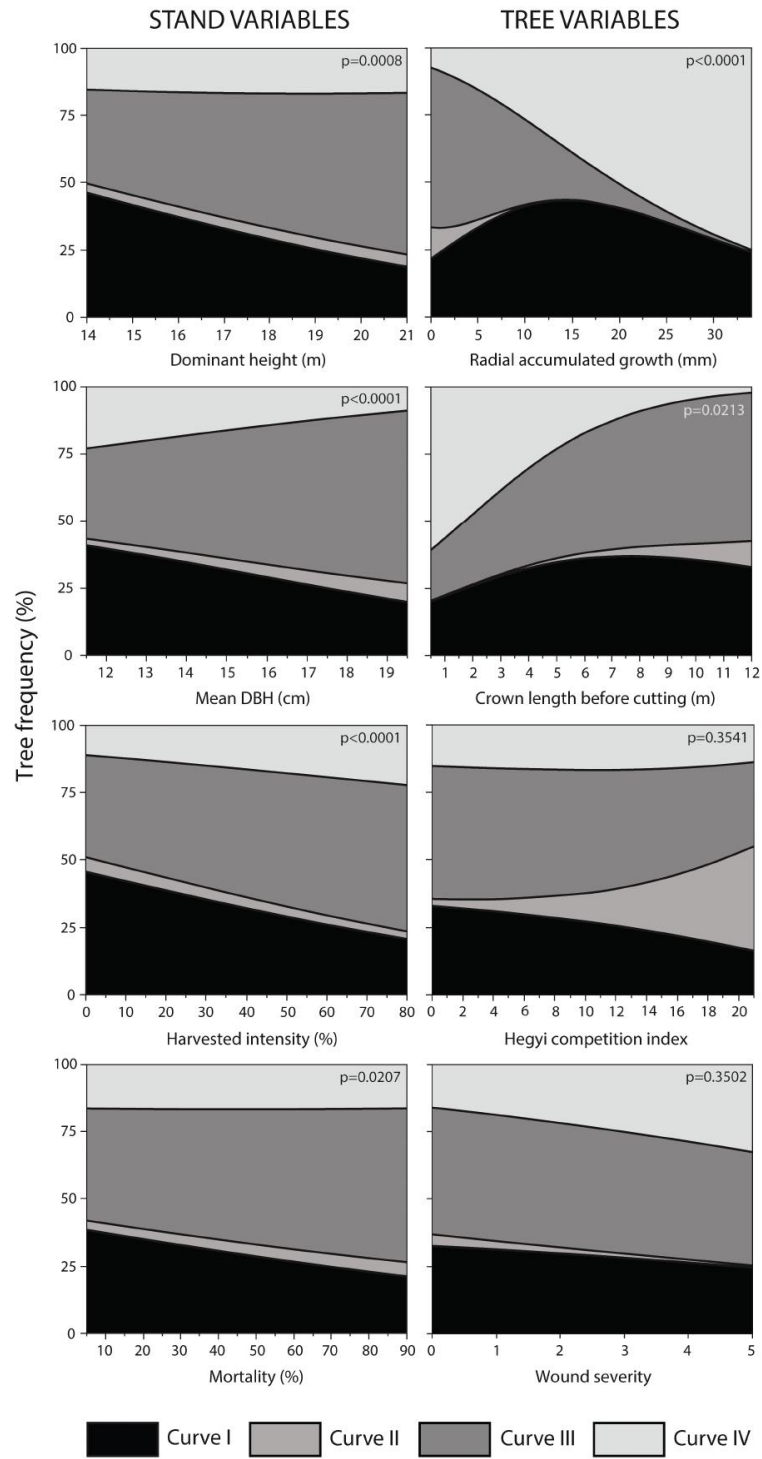
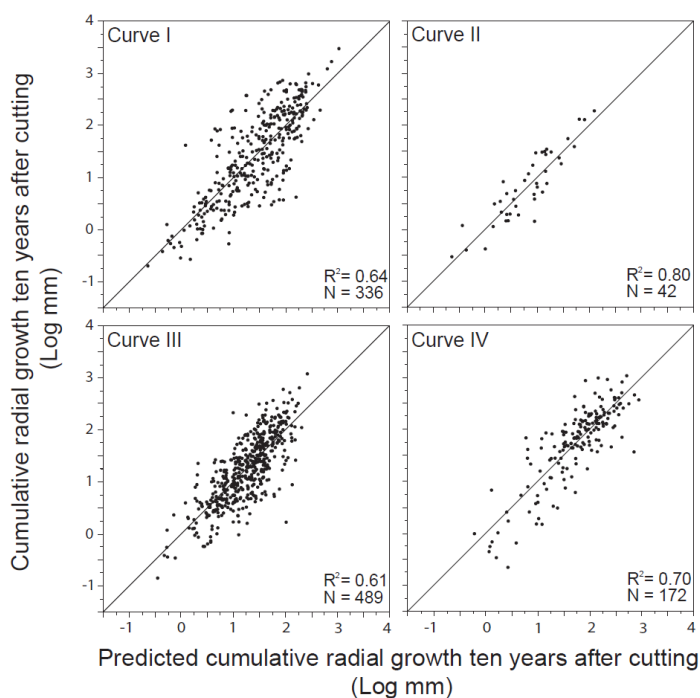


Figure 3.6. Variation in the frequency of Schnute curves according to different stand and tree variables.



The variance explained of CRG 10 years a.c. by the multiple linear regressions ( $R^2$ ) ranged from 61 to 80%; residual plot distributions indicated adequate fitting (Table 3.2; Figure 3.7). These analyses evidenced that GBC was the most important factor explaining the variations in growth response 10 years a.c. for all the studied curves ( $p < 0.0001$ ), although the spatial position, stand structure, age and mortality were secondary variables. Curve II had the highest  $R^2$ , and was the simplest model with the variation explained by only one factor (GBC). The most complex growth pattern was observed for Curve III, with six factors involved in the ecological explanation, and the lowest fitting detected in the studied curves; This growth pattern was identified in interior trees of residual stands with high harvested intensity, older age-structure, high dominant height and high mortality rates (Table 3.2). Curves I and IV showed intermediate fitting, with  $R^2$  of 0.64 and 0.70, respectively and four retained factors. In the case of Curve I, treatment and age were the most important determinant factors explaining the growth response. The growth of trees that followed the pattern of Curve IV was higher in edge trees of younger stands and positively related to dominant height and GBC (Table 3.2).



**Figure 3.7.** Observed vs. predicted growth ten years after cutting modelled by growth pattern.

**Table 3.2.** Stepwise regressions for the cumulative radial growth of black spruce for each curve of the Schnute function using the forward procedure with Bayesian Information Criterion (BIC) as indicator.

Curve	R <sup>2</sup>	N	Parameters	Estimate	±Sd error	t	VIF	p-value	Eta <sup>2</sup>
I	0.64	336	treatment	0.10±0.03		-3.00	1.34	0.0029	0.0131
			position	0.08±0.03		2.54	1.24	0.0114	0.0052
			stand age	0.19±0.03		-5.80	1.29	<0.0001	0.0662
			GBC	0.84±0.05		16.82	1.21	<0.0001	0.3023
II	0.80	42	GBC	0.99±0.07		13.00	1	<0.0001	-
III	0.61	489	treatment	0.13±0.03		-3.97	1.26	<0.0001	0.0132
			position	0.04±0.02		2.12	1.18	0.0342	0.0039
			structure	0.08±0.02		3.98	1.20	<0.0001	0.0129
			dominant height	0.04±0.01		2.66	1.06	0.0081	0.0056
			mortality	0.05±0.02		2.56	1.23	0.0108	0.0029
			GBC	0.79±0.03		23.53	1.13	<0.0001	0.4330
IV	0.70	172	position	0.07±0.03		2.38	1.00	0.0185	0.0101
			structure	0.11±0.04		3.10	1.23	0.0023	0.0172
			dominant height	0.06±0.02		2.75	1.12	0.0066	0.0135
			GBC	0.86±0.05		17.40	1.12	<0.0001	0.5421

VIF = Variance Inflection Factor, GBC = growth before cutting.

## 3.5. Discussion

### 3.5.1. Determination of growth patterns with individual nonlinear models

This study proposes an application of the Schnute function (Schnute, 1981) to describe the inter-individual variations of tree growth response after partial cutting in black spruce stands. Due to their flexibility, the equations have confirmed their ability to emulate a large spectrum of forest growth dynamics (Dorado *et al.*, 2006 ; Huang, Titus et Wiens, 1992 ; Rijal, Weiskittel et Kershaw, 2012 ; Wang *et al.*, 2015 ; Zhang, Peng et Dang, 2004), and their easy fit and quick convergence (Dorado *et al.*, 2006). In forest management, this model was used to study height-diameter relationship (Crecente-Campo *et al.*, 2010 ; Dorado *et al.*, 2006 ; Peng, Zhang et Liu, 2001 ; Wang *et al.*, 2015), individual tree basal area growth (Zhang, Peng et Dang, 2004) and the sequestration of atmospheric carbon (Bright, Cherubini et Strømman, 2012). However, to our knowledge this is the first time that the Schnute function have been used with tree-ring series characterizing individual growth responses to partial cutting.

The Schnute nonlinear model described the heterogeneity of tree growth according to four patterns. Each growth curve differed in form, and complexity, and represented the variability in the response of trees to the treatments and the ecological factors involved in growth. Curves I and III were the most representative for their sigmoid form, the well-known shape of growth response, although the inflection points showed a certain variability. Curve IV was the simplest pattern due to its exponential shape and the absence of inflection points or asymptotes, and showed the highest values in cumulative radial growth after treatment. Curve II showed the lowest growth responses, represented by a low horizontal asymptote. However, the asymptote is the least stable parameter, especially in the case of few nearby sampling points (Zhang, 1997) and this curve showed the highest dispersion and variation in the mean cumulative growth, probably due to the low numbers of trees. Certain traits should be considered to select the growth functions: monotonic increment, inflection point, horizontal asymptote and flexibility

(Crecente-Campo *et al.*, 2010). All these elements are easily estimated by the Schnute models, which have been demonstrated to be a useful and versatile function for forestry applications.

Previous studies conducted in the eastern Canadian boreal forest showed that black spruce growth after partial cutting follows three steps: (i) no response during two to five years after treatment; (ii) a rise in growth during 10 years after cutting; and (iii) a progressive return of the growth increment to that observed before treatment (Lemay *et al.*, 2016 ; Montoro Girona *et al.*, 2016 ; Thorpe et Thomas, 2007 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). Our study shows that this pattern, which corresponds to Curve I, is observed in only 32% of residual trees, and could explain why a high proportion of the growth variability remained unexplained in previous investigations based on linear stand approaches (Krause, Laplante et Plourde, 2011 ; Lemay *et al.*, 2016 ; Montoro Girona *et al.*, 2016 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). We demonstrated that the response of black spruce is heterogeneous among trees, and, in addition to the sigmoid functions (represented by Curves I and III), a part of the variability was due to the presence of other growth patterns (represented by Curves II and IV).

### **3.5.2. Factors influencing the occurrence of growth patterns**

The ecological interpretation is an important element to consider (Adame, del Río et Canellas, 2008), because biologically reasonable models generally produce more accurate predictions (Paine *et al.*, 2012 ; Sharma et Parton, 2007). Until now, all studies on black spruce have attributed the large unexplained variation (around 50%) in growth to variability among trees (Krause, Laplante et Plourde, 2011 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009) assuming the same growth pattern for all trees within a stand. With this approach, the driving factors of individual variability were never taken into account. Our new approach shows the diversity in growth response among trees, and was able to explain 61-

80% of variation in cumulative radial growth 10 years a.c. for studied curves, identifying the factors potentially involved in the occurrence of each pattern. GBC was the most important variable to explain the variation in growth response, as in other recent investigations (Montoro Girona *et al.*, 2016 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015), although spatial position, stand structure, age and mortality play an essential role in the studied curves. We raise the hypothesis that the remaining unknown variability (20-39 %) could be caused by microclimate or tree age, and we recommend considering these factors more carefully in future research. Similarly, we propose an applied individual nonlinear modeling to explain the heterogeneity and diversity of growth patterns after partial cutting.

Curve III represented most residual trees (ca 50%), mainly the interior ones in DS and MS, and was related to stand density, structure and mortality, as shown in other studies (Bredenkamp et Gregoire, 1988 ; Lei et Zhang, 2004 ; Zhao-gang et Feng-ri, 2003). Within the residual band, tree growth is affected by the competition for resources (Adame, del Río et Canellas, 2008). We explained this pattern with the temporal growth response detected. This sigmoid curve is characterized by an inflexion point at 1-2 years a.c. similar to the results obtained by Bredenkamp et Gregoire (1988); the interior trees experienced low growth increase until two years a.c. The stabilization in the growth rate (3-7 years a.c.) could be because the removal of neighbour trees in the residual strip was not strong, being harvested only 33% of trees in DS and CS. We thus hypothesize that with high harvested intensity (e.g. around 50% of interior trees) the growth response could be higher and last longer. The enhanced in growth registered at 7-10 years a.c. was explained by the competition and mortality relationship in previous studies (Lei et Zhang, 2004 ; Zhao-gang et Feng-ri, 2003). In our case, it could be related to the reduction in competition due to the mortality of residual trees by windthrow, which usually occurs between 0 and 5 years after treatment (Ruel, 2000 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008).

Curve I, the second predominant growth pattern, was associated with the control trees of older stands. However, the difference between stand structures may be explained by a windthrow event in the year of cutting that affected two younger control plots. Consequently, we argue that the true difference according to the experimental treatments has been exaggerated by this disturbance. Windthrow caused a reduction in stand density, and this could influence the growth response. These events are common in our study area, 20-30% of trees were affected by windthrow in the period 2006-2010, so our results are close to the real influence of natural disturbances (De Grandpré *et al.*, 2008). The position effect influenced this growth pattern in younger stands, being more frequent in edge trees, especially in DS and MS. We hypothesize that some edge trees experienced a stress period during the first years after cutting due to root damage or instability by wind exposure (Bladon *et al.*, 2008 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2010), which resulted in a slower growth rate between 0 and 5 years a.c. In older stands, the edge effect is less than in younger stands (Harper *et al.*, 2015 ; Montoro Girona *et al.*, 2016), this could explain why the differences between edge and interior trees was less obvious. Moreover, the growth response to partial cutting decreases with the age, with fewer released trees in older stands (Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007).

Curve IV showed an exponential increase exhibited principally in edge trees (40% in DS of younger stands) and trees that were suppressed before the treatment. This curve confirmed why the radial growth response of edge trees is greater than interior trees (Genet et Pothier, 2013 ; Montoro Girona *et al.*, 2016). Curve IV was more frequent in younger stands. Accordingly, the release of suppressed trees is more important in high density stands and edge effect was stronger in younger stands with high harvested intensity (Montoro Girona *et al.*, 2016). Partial cuttings favour suppressed trees due to reduced competition for light, water and nutrients (Krause, Laplante et Plourde, 2011), this could explain the high growth response detected. This curve showed the best performance in growth, but was detected in only 25% of trees in younger stands. The Schnute Curve IV could be used as an indicator for effectiveness of the treatments in terms of radial growth. Also, promoting the edge surface in younger stands

during the silvicultural planning can maximize this pattern after partial cuttings in the context of boreal forest management.

Curve II, with a constant growth decline was the least represented (4% of trees) in residual trees, and was characterized by the lowest cumulative growth values (50% less than Curve I). This curve represented the growth response of trees that were not released after cutting. Partial cuttings significantly reduced the occurrence of this pattern in younger stands, although this was not as clear in older stands. This can be explained by the growth decrease with age, it being more likely to find old trees with low growth responses (Thorpe et Thomas, 2007). The low CRG values detected in this curve could also be because this pattern was most usual in stands with high  $CI_i$  and low height, thus it may represent suppressed trees that were insensitive to the treatments.

In even-aged black spruce stands, the long-term diameter growth trend generally follows a classical sigmoid pattern (Rossi *et al.*, 2009). In this case, the Schnute growth curves covering a window of 10 years can be associated to the different growth phases during the tree life cycle: Curve IV may be linked to the juvenile exponential growth phase, followed in time by Curves III and I, where the growth slows down and creates an inflexion point in the growth curve, while Curve II represents the last growth phase where diameter growth shows a progressive reduction over time (Figure 3.4) (Montoro Girona *et al.*, 2016). Thus, growth patterns change among life stages of trees and with ecological conditions (tree status, competition, spatial position in the stand...). This interpretation is supported by the higher representation of Curves III and IV in young control plots, and the higher proportion of Curves I and II in older controls. The higher proportion of Curve I in younger stands than older ones may be caused by the presence of suppressed trees that died by self-thinning over time (Lussier, Morin et Gagnon, 2002), and from a windthrow event in one of the younger control plots. Our study evaluated the growth response 10 years a.c., although a longer monitoring could better estimate the growth patterns of trees.

We demonstrated that dominant height, DBH, mortality, harvested intensity and age structure affect growth after treatment in different silvicultural scenarios. These variables could therefore be good indicators for stand selection to maximize radial growth after partial cutting. Some of the variables identified in the occurrence of growth patterns were studied and considered valid to predict the growth responses in previous nonlinear model studies, e.g. dominant height was used in a lot of height-diameter models (Adame, del Río et Canellas, 2008 ; Eerikäinen, 2003 ; Sharma et Parton, 2007); the influence of stand age in the growth response a.c. was studied by Thorpe in 2007; stand density was considered the most obvious factor influencing the height-diameter relationship (Dorado *et al.*, 2006 ; Sharma et Parton, 2007 ; Sharma et Zhang, 2004 ; Zhang, Burkhardt et Amateis, 1997); tree initial DBH was one of explanatory variables used to predict the basal area periodic increment in black spruce stands by Zhang et al. 2004; and harvested intensity was identified as a determinant of the magnitude and duration of the growth response (Zhang, Burkhardt et Amateis, 1997). In the case of  $Cl_i$ , trends could be perceived but could not be statistically confirmed, likely due to the small sample size.

### 3.6. Conclusions

Our innovative approach evidenced the different growth patterns of trees that could reduce the variance unexplained by the classical models. The Schnute function has been demonstrated to have a great potential for describing the individual response of trees at fine temporal scales, and obtaining a high resolution of growth analysis with dendrological data. Within the stand, heterogeneous growth has to be accurately assessed and ecologically interpreted to correctly evaluate the effects of partial cuttings on the trees. Consequently, all knowledge that allows an understanding of how the trees can respond to a treatment is useful, and the Schnute function could be an analytic support in ecosystem management of the boreal forest.



### 3.7. Author Contributions

MMG: Conceived and designed the study, carried out field and lab work. HM: Provided substantial input to the design. MMG DW: analyzed the data. JML: Designed the experimental site. HM JML: Contributed to funding. MMG SR JML: Wrote the paper. SR JML: Provided statistical and interpretation inputs. All authors contributed to the revision of the manuscript.



## CHAPTER IV

### TREE MORTALITY AFTER EXPERIMENTAL SHELTERWOODS AND SEED-TREE CUTTINGS IN UNMANAGED BOREAL FOREST



## RESEARCH ARTICLE

## SUBMITTED MANUSCRIPT

*Title:* Tree mortality after experimental shelterwoods and seed-tree cuttings in unmanaged boreal forest

*Authors:* Miguel Montoro Girona<sup>1</sup>, Hubert Morin<sup>1</sup>, Jean-Martin Lussier<sup>2</sup> and Jean-Claude Ruel<sup>3</sup>

*Affiliations:*

<sup>1</sup> Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, Québec, G7H 2B1, Canada

<sup>2</sup> Canadian Wood Fibre Centre, Natural Resources Canada, 1055 du P.E.P.S., Québec, QC G1V 4C7, Canada

<sup>3</sup> Université Laval, Faculté de Foresterie et Géomatique, Sainte-Foy, Quebec (QC), Canada

*Corresponding author:* Miguel Montoro Girona, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boul de l'Université, Saguenay, G7H2B1, Québec, Canada, Tel: (001) 418-545-5011 p.2330, e-mail : [miguel.montoro1@uqac.ca](mailto:miguel.montoro1@uqac.ca)

*Keywords:* black spruce, even-aged stand, forest damage, natural disturbances, partial cutting, restoration, silviculture, sustainable forest management, windthrow risk.

#### 4.1. Abstract

Partial cuttings have been recommended as the best alternative to clear-cutting to achieve sustainability in boreal forest management. The success of the approach is closely linked to the residual tree mortality, since added losses by mortality could well negate the potential timber production after cutting. To better quantify tree mortality after partial cuttings in previously unmanaged boreal forests, we developed a study following two main questions: 1) What is the level of mortality ten years after cutting? And 2) What are the ecological factors involved in this phenomenon? Six study blocks comprised of mature even-aged black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] stands of the Canadian boreal forest, were submitted to three experimental shelterwood and seed-tree treatments. Tree mortality was measured before and 1 and 10 years after cutting, and dead trees were classified into standing dead, overturned or broken. Our results reveal that 60% of residual trees were dead 10 years after experimental seed-tree cutting and about half (30%) of that value in the case of experimental shelterwood cuttings. Windthrows represented 80% of residual tree mortality in black spruce stands. Broken trees were associated with stands characterized by a small diameter or high growth before cutting, in younger stands or in forest located near adjacent cuts (< 200 m). Overturning was associated with trees with severe wound damages or large diameter, in treatments with high harvesting intensity. Standing dead mortality was related to suppressed trees with small diameters in untreated plots. Understanding tree mortality by windthrow after cutting is essential to maximize the benefits of partial cuttings, to improve silvicultural planning and stand selection and ultimately reach sustainability in North-American boreal forests.

## 4.2. Introduction

Until today, 93% of the harvested area in North-American boreal forest have been cut by clearcutting (N.F.D., 2016). In recent years, management paradigms have changed to reduce the impact of harvest practices on forest ecosystems (Messier, Puettmann et Coates, 2013 ; Puettmann *et al.*, 2015). Ecosystem management has emerged with the main goal of minimizing the differences between natural and managed forests, preserving the ecological integrity and biodiversity (Grumbine, 1994). This approach has proposed an increased use of partial cutting to achieve the sustainability in boreal forestry (Gauthier *et al.*, 2009). However, these silvicultural treatments remain poorly documented in previously unmanaged boreal forests, while the losses caused by windthrow could be significant in these stands. Further research is thus necessary to evaluate the timber production of residual trees after cutting in terms of benefits and losses i.e. growth *versus* mortality.

Natural disturbance regimes determine the dynamics, the structure and the composition of forests, and control the functioning of ecosystems (Anyomi, Mitchell et Ruel, 2016). In forests with long fire cycles, insect outbreaks and windthrows play an important role (Navarro, Harvey et Morin, 2017 ; Waldron, Ruel et Gauthier, 2013). Moreover, like other mortality-inducing factors, windthrow affects wood production and may have a significant impact on the forest productivity. Understanding the factors involved in these events could thus help improving forest management strategies. However, windthrow continue to be an understudied subject in forest science although evaluating their effects on residual trees after partial cuttings is essential to consider these practices as a viable alternative in boreal forestry (Gauthier *et al.*, 2009 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2010). Previous European and North-American studies have quantified the impact of windthrow in residual forests with different partial cutting treatments, and reported that losses ranged from 15 to 62% of stems (Anyomi et Ruel, 2015 ; Hautala et Vanha-Majamaa, 2006 ; Rosensvald, Lohmus et Kiviste, 2008 ; Scott et Mitchell, 2005 ; Solarik *et al.*, 2012). Mortality was assessed to be from 2.5 to 4 times higher than in untreated stands

1-6 years after partial cutting (Bladon *et al.*, 2008). Windthrow is a key factor to consider in forestry planning due to strong economic and ecological implications but remains hard to predict (Díaz-Yáñez *et al.*, 2016 ; Klaus *et al.*, 2011 ; Ulanova, 2000).

Windthrow is a complex phenomenon with many influential factors such as forestry practices, stand characteristics and geographical conditions (Mitchell, 2012 ; Ruel, 1995). Partial cutting treatments can affect the risk of windthrow, canopy opening increases wind penetration (Gardiner *et al.*, 1997 ; Ruel, 2000). Also, machinery can cause wounds in roots and stems of residual trees followed by fungus contamination and rot, contributing to the vulnerability of trees to windthrow (Bladon *et al.*, 2008 ; Krause *et al.*, 2014). Few studies have quantified the impact of stand characteristics before treatment on the losses after partial cutting in previously unmanaged forests (Riopel, Bégin et Ruel, 2010). At the stand level, forest structure can have an impact on the risk of mortality, as it has been demonstrated that open and older stands are more susceptible to wind (Prévost et Dumais, 2014 ; Scott et Mitchell, 2005). Tree vulnerability to windthrow differs in terms of ecological status (dominant *versus* suppressed trees) and spatial position e.g. edge effect (Lavoie *et al.*, 2012 ; Rich, Frelich et Reich, 2007 ; Seidl, Rammer et Blennow, 2014 ; Solarik *et al.*, 2012 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). It has been reported that tall dominant trees with large diameter located at the edges of skid trails are more susceptible to overturning (Coates, 1997 ; Mitchell, 2012 ; Rich, Frelich et Reich, 2007). Also, windthrow differences exist among conifer species in boreal forests (Ruel, 2000). Geographical and topographical characteristics, such as contiguous clearcutting areas, climate and exposure also determine windthrow events (Achim *et al.*, 2005 ; Waldron, Ruel et Gauthier, 2013). The fragmentation of territory created by adjacent cuttings increase the edge area influencing the wind exposition (Harper *et al.*, 2016 ; Scott et Mitchell, 2005). High wind speed and topographic exposure have been related with wind tunnel effect and catastrophic windthrow (Anyomi, Mitchell et Ruel, 2016 ; Seidl, Rammer et Blennow, 2014 ; Waldron, Ruel et Gauthier, 2013). Since driving factors can vary significantly between regions, results obtained in one ecosystem cannot be directly extrapolated to partial cuttings in North-



American boreal forest (Ruel, 2000 ; Ulanova, 2000). Moreover, much of the existing literature deals with stands under well-defined management scenarios. Studies that evaluated mortality in a silvicultural gradient with different harvest intensities are thus rare in unmanaged stands, especially for black spruce forests where partial cutting has not been a common practice (Prévost et Dumais, 2014 ; Solarik *et al.*, 2012 ; Urgenson, Halpern et Anderson, 2013).

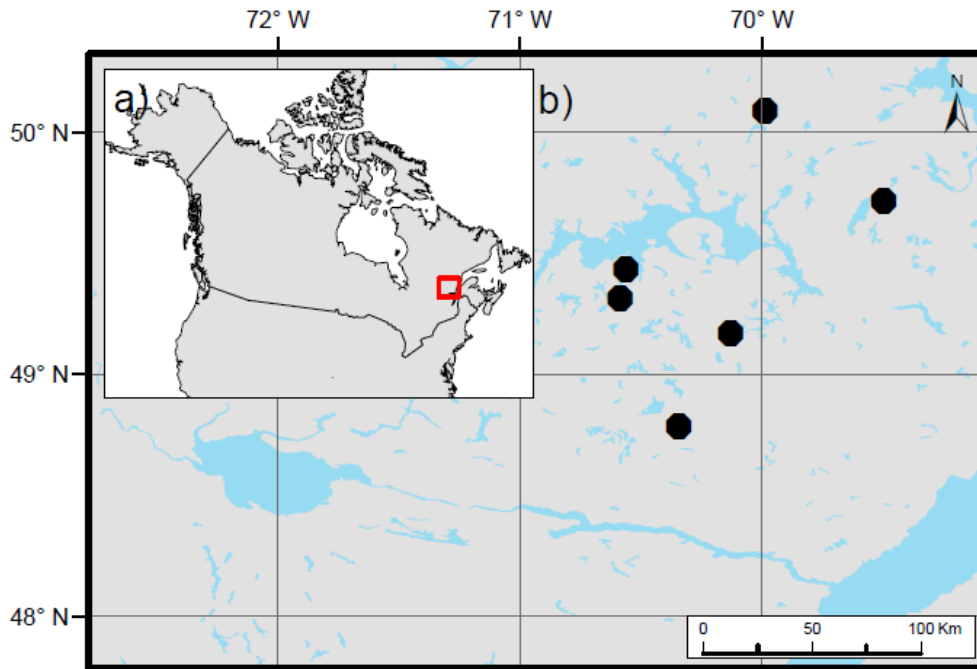
This study examines the amount and nature of mortality, 10 years after different experimental shelterwood and seed-tree cuttings in black spruce unmanaged even-aged stands. The aim of our research is to (i) quantify the mortality across a gradient of silvicultural treatments from 0 to 75% of harvest intensity; (ii) determine the key driving factors influencing the different types of mortality in residual stands.

### 4.3. Material and Methods

#### 4.3.1. Study area

The study was conducted in the boreal forest of Quebec, Canada (Figure 4.1A). The stands were located in the Monts-Valin and North Shore regions, which include two bioclimatic zones: the balsam fir [*Abies balsamea* Mill.]–white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and the eastern spruce–feathermosses (Saucier *et al.*, 1998) (Figure 4.1B). The climate is subhumid subpolar where mean annual temperature ranges between -2 and 1.5 °C, with annual precipitation of 950-1350 mm (Robitaille et Saucier, 1998). Annual mean wind speed in the study area ranged to 3.0 to 4.3 m/s (Environment Canada, 2017). The relief is undulated and heterogeneous with a mean altitude ranging from 460 to 680 m. The surface deposits consist primarily of thick glacial till, and rocky outcrops are frequent at the top of steep slopes (Robitaille et Saucier, 1998). As fire cycles are long, between 270 to over 500 years (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008), windthrow and spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) outbreaks are

considered as the main natural disturbances in the forest dynamics (Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000).



**Figure 4.1.** A) Study area in North America. B) Location of study blocks in Mont-Valin and North-Shore regions (Quebec, Canada).

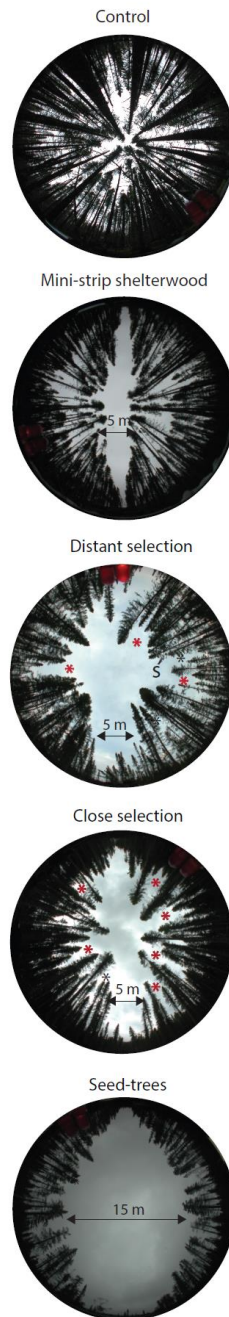
#### 4.3.2. Experimental design

In 2003, a factorial experimental design with complete randomized blocks was established in unmanaged even-aged natural stands dominated by black spruce to evaluate tree-mortality after partial cutting (Figure S4.1). These stands represent between 14-31% of forests in Eastern-Canada (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007). Two stand structures were selected: young and dense stands (80-100 years, 2600 trees/ha), and older and more open stands (120-150 years, 1500 trees/ha). Both stand structures are typical

of the regional landscape. Six blocks were sampled, corresponding to different study sites (Figure 4.1B). The blocks had five experimental units with a replicate of each silvicultural treatment and an untreated control (30 plots). The experimental units consisted of square permanent plots of 3 ha, selected to be relatively homogeneous and comparable within the same block in terms of composition and density.

#### **4.3.3. Silvicultural treatments**

Four mechanized cutting treatments were applied: mini-strip shelterwood (MS), distant selection (DS), close selection (CS) and seed-trees (ST). The first three treatments were variants of the uniform shelterwood system, and were applied with the main goal of promoting advanced regeneration through an opening of the canopy (Smith *et al.*, 1997). The treatments evaluated in this study differed in harvesting intensity, spatial distribution of the skidding trails and width of residual strip (Figure 4.2). Prescribed harvest intensity was 50 and 75% of basal area for shelterwood and ST, respectively. MS consists of a succession of 5 m wide cut strips, with 5 m wide residual strips. In the case of CS and DS, trails are set at 20 m and 30 m intervals, respectively, and trees are partially harvested on each side of the trails, at a maximum distance of 5 m from the trail edge (Montoro Girona *et al.*, 2017). DS has secondary trails transverse to the main operational trails, each separated by 10 m. ST has wider 15 m cut strips with 5 m wide intact residual strips.



**Figure 4.2.** Characteristics and spatial patterns of studied treatments on hemispheric photographs. Open areas represent total harvested surface or skidding trails and trees indicate the residual strip. Red asterisks show the surface of the partially harvested residual strip. The secondary trail is marked with the letter S. Black arrow represents the skidding trails width.

#### 4.3.4. Study variables: Measurements and compilation

##### a) Tree and stand measurements

Rectangular permanent sampling plots (10 × 60 m) covering the spatial heterogeneity of each treatment (trail, edge and residual strip) were established in the center of each experimental unit. Stand and tree measurements were taken one year before cutting (b.c.), one, and ten years after cutting (a.c.) on trees with diameter at breast height (DBH) ≥9 cm. To study mortality, each dead merchantable stem located in the sampling plot was noted and classified into three types (broken, standing dead and overturned).

Two types of inventories were conducted. The first one was general for all trees (n = 3739 and 2243, b.c. and a.c. respectively), and included species identification, DBH, wound severity (five levels from intact to major damage) and mortality. The second inventory involved a subsample of randomly selected trees, and included tree height and crown length (n = 201 and 143, b.c. and a.c. respectively). The stand variables (volume, density, harvest intensity, mortality, basal area and dominant height) were estimated from the data of the inventories (Table 4.1).

Tree-ring series allow studying the natural or anthropic disturbances in time at fine resolution. Growth before cutting (GBC) and stand age were used to provide information about the status of trees and forest structure (Montoro Girona *et al.*, 2016 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). In summer 2014, increment cores were extracted at breast height with a Pressler's borer from 34 to 38 randomly selected trees per plot, resulting in 1039 samples. Samples were air-dried, mounted on wood boards and sanded. The tree rings were measured with WinDendro™ (version 2009, Regent Instruments, Quebec) or a manual Henson micrometer (LINTAB™, Rinntech, Heidelberg, Germany) with an accuracy of 0.01 mm. The individual tree-ring series were cross-dated using TSAP-Win™ (Rinntech, Heidelberg, Germany). GBC was the mean over 20 years. For the study of age structure, wood disks (n = 349) were collected at

the root collar in square plots of 400 m<sup>2</sup> (20 × 20 m) in a cutting area from each block. The age was determined using a binocular microscope to count the tree rings.

#### b) Topographic and geographic factors

The variations of site characteristics were taken into account by measurement of relief elements (slope and topographical exposure index), climatic conditions (regional wind speed) and cutblock configuration (forest gap and adjacent cuts). When study stands were selected, sites located in areas with relatively steep slopes (>30%) and high roughness were excluded whenever possible due to mechanized harvesting constraints. Slope measurements were conducted for each experimental unit using a clinometer. Topographical exposure index (Topex) was taken using the spatial database of the *Ministère des Ressources Naturelles et des forêts* (MRNF) performed by the method of Ruel, Mitchell et Dornier (2002). Data was calculated for a 100 × 100 m grid, with a limiting distance of 500 m.

The Canadian Wind Energy Atlas compiled by Environment Canada was used to characterize regional mean annual wind speed at 10 m above ground with a resolution of 5 km (Table 4.1). In order to take into consideration the fragmentation of territory caused by anthropic or natural disturbances and cutblock configuration, three variables have been created, inspired by Scott et Mitchell (2005). The fetch index studies the relationship between the surface of gap and the adjacent cuts around each experimental unit for the 8 main cardinal directions (up to 600 m) and was estimated with measurements from aerial photographs. Forest patches were quantified using the mean radius of experimental unit centre to the edge of open areas (harvest, trail, lake, fire, avalanche, rock fall, and dam). Distance of adjacent cuts correspond to effect of cutover size and was calculated as the distance between the residual gap and the closest forest patch.

**Table 4.1.** Description of the variables examined. Types correspond to numerical (N) or categorical (C) variables.

Characteristic	Variable	Type	Unit	Description	Scale	N
	Mortality	N	%	Proportion of residual trees died 10 years after cutting.	Stand	30
	Mortality type	C	-	3 categories: 1) Broken; 2) Standing dead; 3) Overturned	Tree	2243
	DBH	N	cm	Diameter at breast height.	Tree	4446
	Height	N	m	Total height.	Tree	201
	Height /DBH	N	-	Relationship height/diameter at breast height.	Tree	201
	Crown length	N	m	Represents the ratio of crown length to tree height	Tree	201
	Density	N	trees ha <sup>-1</sup>	Number of trees per hectare.	Stand	30
	Basal area	N	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>	Represents the cross-sectional area of the tree stems measured at breast height.	Stand	30
Tree and stand measurements	Age	N	year	Mean of tree age by block.	Stand	6
	Wound state	C	-	5 categories: 1) Intact; 2) Minor damage (>25% of diameter); 3) Major damage (<25% of diameter); 4) Broken stem; 5) Root exposed or excavated with/without stem damage.	Tree	2243
	Wounded trees	N	%	Proportion of residual trees with damage.	Stand	30
	Species composition	N	%	Proportion of black spruce as main species.	Stand	30
	GBC	N	mm year <sup>-1</sup>	Mean of tree ring width (20 years b.c.)	Tree	1039
	Treatment	C	-	5 categories: 1) Control; 2) Mini-strip 3) Distant selection; 4) Close selection; 5) Seed-trees	Stand	5
	Harvest intensity	N	%	Proportion of trees harvested by experimental units	Stand	30
Topographic and edaphic factors	Slope	N	%	Measured in the stand selection. The permanent plot was established in the lowest slope point of each experimental unit.	Stand	30
	Topex	N	-	Topographical exposure index based on sum of the angle to skyline for the relief in each of the 8 cardinal directions around a point and over a limiting distance (Ruel, 2002).	Stand	30
	Topex	C	-	Topex values obtained in experimental units were classified in order to: 1=very low (-174 to -126); 2=low (-125 to -78); 3=medium-low(-77 to 30); 4=medium (-31 to 18); 5=medium-high (18 to 66); 6=high (66 to 114); 7=very high (114 to 162).	Stand	30
Geographic factors	Wind speed	N	m s <sup>-1</sup>	Mean annual wind speed estimated at 10 m above ground.	Stand	30
	Forest patch	N	m	Mean radius of forest patch estimated for the 8 cardinal directions around each experimental units.	Stand	30
	Adjacent cuts	N	m	Mean of distance of adjacent cuts around the forest patch	Stand	30
	Simple fetch index	N	-	Represent the relationship between the mean radius of forest patch and the adjacent cuts.	Stand	30

#### 4.3.5. Data analysis

##### Mortality

Differences in the percentage of mortality (dead trees/ha) 10 years a.c. among stand structures and treatments were analysed b.c. and a.c. with an analysis of variance (REML-ANOVA) using MIXED procedure of SAS 9.2 (SAS Institute, Inc., Cary, NC, USA). Blocks were considered as random effects, and stand structures, treatments and their pairwise interactions as fixed effects. Orthogonal contrasts were used to analyse the different combinations of treatments (Piepho, Williams et Fleck, 2006). Angular transformation of percentage of tree mortality was used to satisfy the assumptions of normality and homogeneity of variance. The same procedure was used to determinate the differences between each mortality type (broken, standing dead and overturned).

The probability of mortality was modeled by treatment at the stand level with survival analysis with univariate models of the timing of events data (Allison, 2010). This technique allows comparing multiple distributional models to determine which function best fits the data. Analyses were conducted using JMP Pro 12 software (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

##### Factors influencing mortality

A first explanatory analysis was conducted to identify *a priori* the most influential factors on mortality data applying the RandomForest method within the Caret R package (Kuhn et Johnson, 2013). This regression tree method provides an average model from the fit of multiple regression trees, obtained from subsamples of observations and variables. The average model can then be used to weight the importance of the predictors, and to guide further model fitting. The RandomForest method provides robust results for correlated predictor variables and small sample sizes (Culter 2007). The predictor variables were selected by mortality type using the R package randomForest (Liaw and Wiener 2002).



Step-wise multiple linear regressions were then used to identify which among the retained candidate factors influenced the stand mortality for each type (broken, standing dead and overturned). The percentage of dead trees 10 years a.c. was used as dependent variable. An angular transformation was done on mortality data to ensure the homogeneity of variance and normality assumptions. Logarithmic or angular transformations were applied to predictors when necessary. Factors were selected minimizing the Bayesian Information Criterion (BIC). Multi-collinearity was verified *a posteriori* on predictor variables using the variance inflation factor (VIF) (Graham, 2003). Finally, nominal logistic regressions were conducted to evaluate the relative frequency of dead trees between mortality types and the stand, tree and geographical traits identified previously by the step-wise multiple linear regressions. Analyses were conducted using JMP Pro 12 software (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

#### 4.4. Results

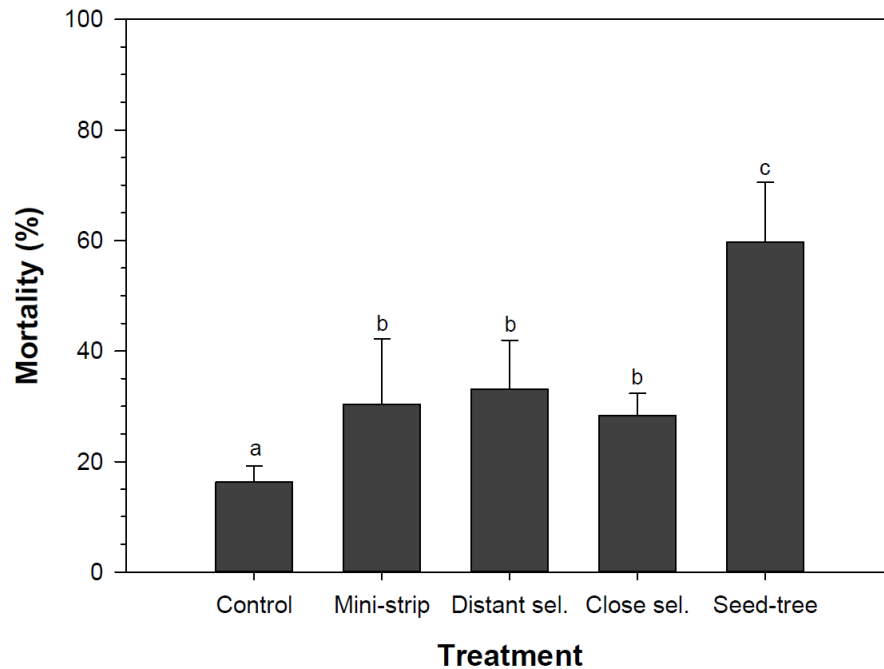
##### 4.4.1. Mortality

The mortality volume 10 years after shelterwood treatments ranged between 15 and 35% and 14 and 23% for older and younger stands respectively (Table 4.2). The density of dead trees in shelterwoods showed lower differences between stand structures (17-28 % for younger stands and 16-33% for older stands). ST was the treatment with the highest mortality in volume 10 years a.c. with 49 and 64% of dead trees for younger and older stands respectively. In terms of density older stands showed 23% more mortality than younger stands for this treatment. Control plots in younger stands showed 13% more mortality than in older stands. The mortality before treatments was uniform and low in study stands, and ranged between 0 and 8% of trees (Table 4.2).

**Table 4.2.** Stand characteristics by silvicultural treatment for each stand structure before and after cutting (mean  $\pm$  standard error).

<u>Treatment/Structure</u>	<u>Volume (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>)</u>				<u>Mortality (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>)</u>				<u>Density (tree ha<sup>-1</sup>)</u>				<u>Mortality (tree ha<sup>-1</sup>)</u>											
	<u>Initial</u>	<u>Residual</u>	<u>Harvested (%)</u>	<u>After 10 years</u>	<u>Initial</u>	<u>After 10 years</u>	<u>Initial</u>	<u>Residual</u>	<u>Harvested (%)</u>	<u>After 10 years</u>	<u>Initial</u>	<u>After 10 years</u>	<u>Initial</u>	<u>After 10 years</u>										
<b>Control</b>																								
<u>-Younger</u>	192.86	$\pm 15.83$	192.86	$\pm 15.83$	0	-	193.22	$\pm 21.99$	4.56	$\pm 1.31$	26.65	$\pm 8.47$	2316.67	$\pm 464.58$	2316.67	$\pm 464.58$	0	-	1822.22	$\pm 283.71$	88.89	$\pm 38.89$	400.00	$\pm 176.64$
<u>-Older</u>	138.81	$\pm 42.20$	138.81	$\pm 42.20$	0	-	139.25	$\pm 40.40$	9.83	$\pm 5.51$	6.04	$\pm 2.33$	1272.22	$\pm 398.65$	1272.22	$\pm 398.65$	0	-	1161.11	$\pm 336.42$	100.00	$\pm 48.11$	55.56	$\pm 5.55$
<b>Mini-strip shelterwood</b>																								
<u>-Younger</u>	169.38	$\pm 36.57$	100.18	$\pm 22.45$	40.22	$\pm 4.72$	102.56	$\pm 32.97$	2.21	$\pm 1.2$	20.38	$\pm 9.49$	2355.56	$\pm 209.13$	1427.78	$\pm 138.89$	39.44	$\pm 2.13$	1133.33	$\pm 189.54$	50.00	$\pm 28.87$	305.56	$\pm 112.77$
<u>-Older</u>	174.21	$\pm 39.36$	78.08	$\pm 29.31$	57.38	$\pm 8.13$	47.18	$\pm 7.00$	11.49	$\pm 6.39$	27.48	$\pm 18.52$	1888.89	$\pm 502.43$	888.89	$\pm 317.59$	55.14	$\pm 5.43$	505.56	$\pm 49.38$	72.22	$\pm 49.38$	300.00	$\pm 217.52$
<b>Distant selection</b>																								
<u>-Younger</u>	188.21	$\pm 10.48$	99.87	$\pm 23.95$	47.56	$\pm 11.71$	98.65	$\pm 29.68$	4.35	$\pm 0.74$	17.17	$\pm 6.02$	2894.44	$\pm 373.34$	1722.22	$\pm 352.55$	41.61	$\pm 5.66$	1244.44	$\pm 318.32$	133.33	$\pm 94.77$	405.56	$\pm 184.93$
<u>-Older</u>	187.77	$\pm 37.17$	104.70	$\pm 40.11$	48.59	$\pm 11.01$	82.98	$\pm 32.57$	6.02	$\pm 2.59$	31.4	$\pm 11.98$	1461.11	$\pm 231.81$	838.89	$\pm 198.22$	44.19	$\pm 6.25$	583.33	$\pm 158.41$	55.56	$\pm 38.89$	244.44	$\pm 68.27$
<b>Close selection</b>																								
<u>-Younger</u>	255.94	$\pm 28.79$	135.98	$\pm 10.54$	45.99	$\pm 5.76$	120.56	$\pm 9.04$	5.17	$\pm 0.69$	32.04	$\pm 6.46$	2794.44	$\pm 382.04$	1483.33	$\pm 285.94$	46.44	$\pm 7.75$	1005.56	$\pm 155.85$	88.89	$\pm 22.22$	427.78	$\pm 106.43$
<u>-Older</u>	162.04	$\pm 27.86$	78.33	$\pm 24.58$	54.43	$\pm 8.69$	74.87	$\pm 24.29$	3.86	$\pm 2.17$	12.30	$\pm 4.74$	1566.67	$\pm 337.20$	900.00	$\pm 279.05$	45.27	$\pm 6.32$	705.56	$\pm 193.49$	44.44	$\pm 27.78$	150.00	$\pm 41.94$
<b>Seed-trees</b>																								
<u>-Younger</u>	190.09	$\pm 32.66$	51.59	$\pm 9.97$	72.42	$\pm 3.79$	30.44	$\pm 9.13$	4.00	$\pm 2.42$	25.4	$\pm 12.52$	2683.33	$\pm 211.70$	850.00	$\pm 78.76$	68.21	$\pm 2.34$	427.78	$\pm 155.85$	55.56	$\pm 33.79$	372.22	$\pm 121.08$
<u>-Older</u>	185.34	$\pm 17.42$	46.21	$\pm 4.08$	75.03	$\pm 0.38$	15.20	$\pm 3.79$	4.35	$\pm 2.13$	29.68	$\pm 4.05$	1538.89	$\pm 174.89$	400.00	$\pm 50.92$	74.10	$\pm 0.46$	133.33	$\pm 25.46$	122.22	$\pm 29.40$	261.11	$\pm 38.89$

A mixed model determined not significant differences in stand mortality (trees/ha) b.c. and one year a.c. Silvicultural treatments had a significant effect on percentage of dead trees 10 years a.c. ( $p=0.0012$ ). Stand mortality in all cutting treatments was significantly higher compared to the control plots ( $p=0.0038$ ) and ST showed significant differences with shelterwood treatments ( $p=0.0006$ ); there were no significant differences among experimental shelterwoods (Figure 4.3 and Table 4.3). However, stand structure effect and its interactions on stand mortality were not significant. This model explained 68% of total variance.

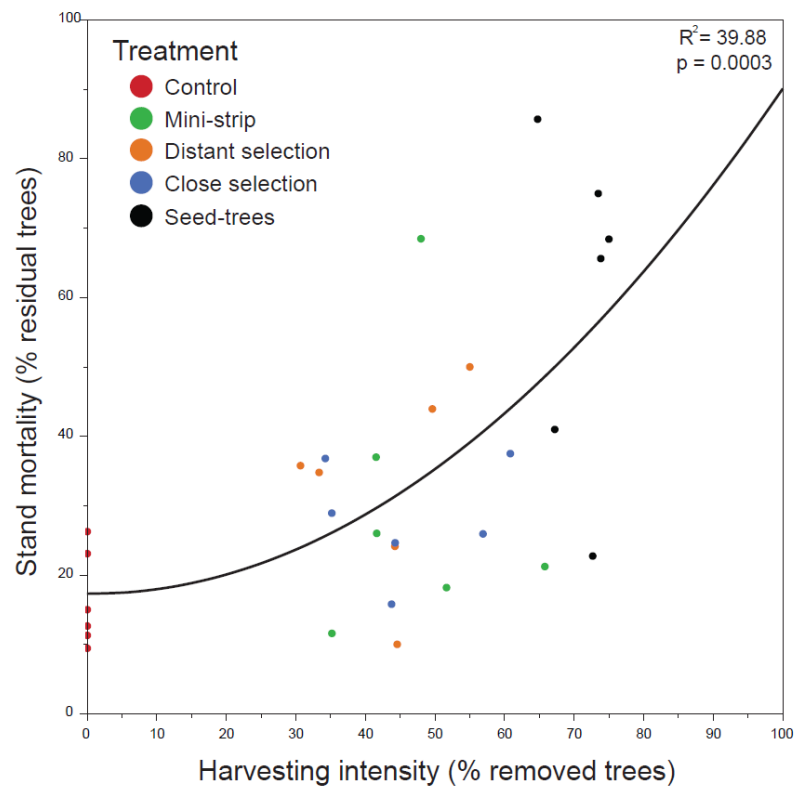


**Figure 4.3.** Mean mortality 10 years after cutting by study treatment. Vertical bars show the standard error.

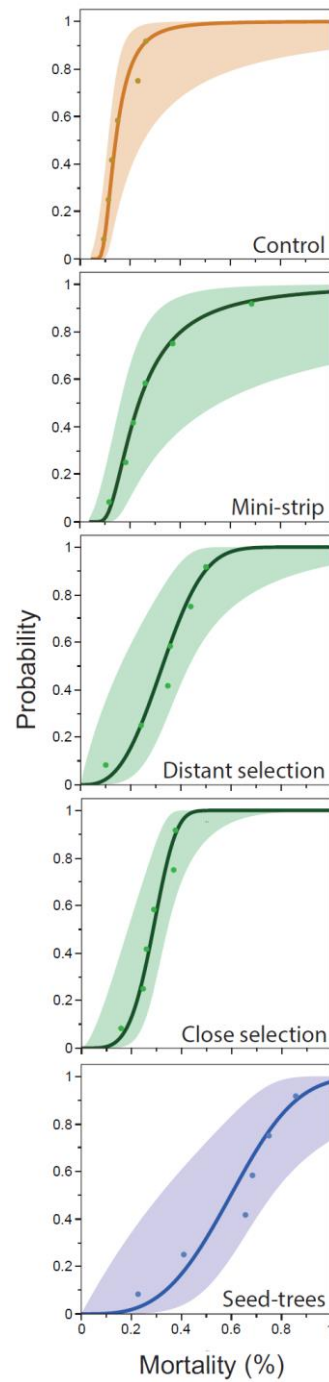
**Table 4.3.** Analysis of variance (ANOVA) results for mortality types of black spruce residual stands 10 years after cutting. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two structure types and four cutting treatments plus a control.

Typology	Effect	df	ddf	F	Pr > F
	Structure	1	1	0.14	0.7207
Total mortality	Treatment	4	16	7.20	0.0012
	- Control vs treated	1	16	11.01	0.0036
	- Seed-trees vs shelterwood	1	16	17.33	0.0006
	Structure × Treatment	4	16	1.14	0.3692
	Structure	1	1	0.46	0.5351
Broken	Treatment	4	16	1.99	0.1438
	Structure × Treatment	4	16	0.71	0.5989
	Structure	1	1	0.08	0.7943
Standing dead	Treatment	4	16	0.25	0.9034
	Structure × Treatment	4	16	0.61	0.6596
	Structure	1	1	1.34	0.3111
Overturned	Treatment	4	16	4.77	0.0100
	- Control vs treated	1	16	11.48	0.0038
	- Seed-trees vs shelterwood	1	16	7.35	0.0154
	Structure × Treatment	4	16	0.57	0.6846

Harvesting intensity had a strong polynomial relationship with stand mortality ( $R^2=39.88$ ,  $p=0.0003$ ). Three groups were identified in the stand mortality according to control, shelterwood and ST plots (Figure 4.4). Mortality in control plots showed the lowest variability although two points were separated from the main group. The shelterwood treatments had great variability in comparison with control and ST, especially in the case of MS (Figure 4.4). Survival analysis results according to treatment confirmed these variations (Figure 4.5). At a cumulative probability threshold of 80% the mortality rate was 17% for control plots, around 30% for shelterwood treatments, and 75% of residual trees for ST 10 years a.c.



**Figure 4.4.** Relationship between stand mortality after cutting and harvested intensity. Points correspond to the study treatment.



**Figure 4.5.** Probability of mortality in the studied treatments estimated by survival analysis (*Test life*). Continuous lines correspond to the best model fitting. Shaded areas represent the confidence intervals.

Mortality types showed that 74.6% of dead trees were caused by windthrow (43.6% broken and 31.0% overturned), while only 25.4% of trees were standing dead (Figure 4.6). No significant differences in broken and standing dead mortality was associated with stand structure, treatment, and their interaction, although the frequency of mortality was more variable in older stands than in younger ones (Table 4.3 and Figure 4.6). In the case of overturned trees, the model identified a treatment effect ( $p=0.01$ ), and orthogonal contrasts showed significant differences between control and treated plots and between ST and shelterwoods.

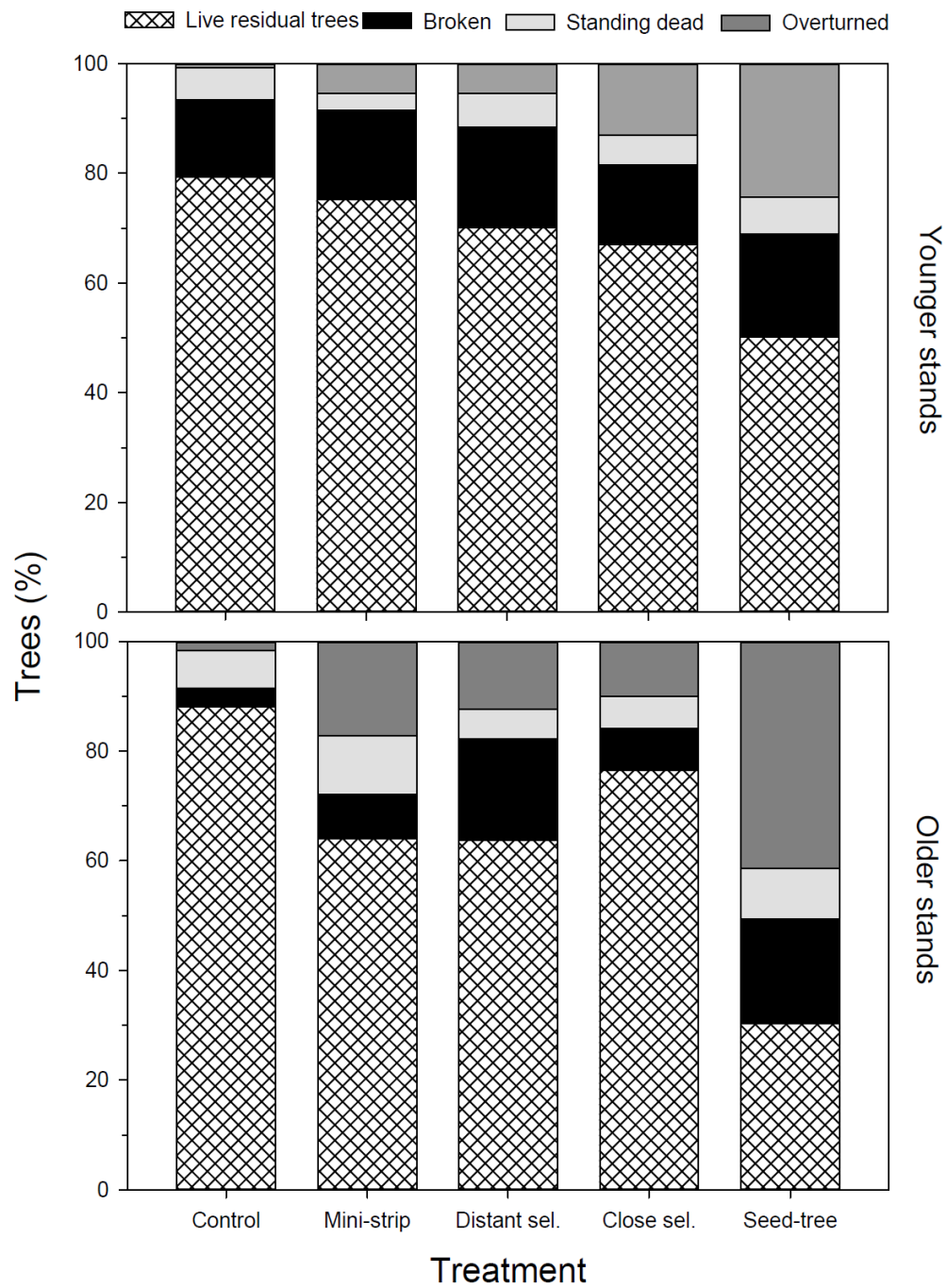
#### **4.4.2. Factors influencing mortality and windthrow**

The variance of different types of mortality 10 years a.c explained by multiple linear regressions ( $R^2$ ) ranged from 72 to 81%, and residual plot distributions indicated adequate fitting (Table 4.4). Stand total mortality showed an intermediate fitting, with  $R^2 = 75\%$  of explained variation, and three retained factors. Mortality was lower in control plots and positively related to numbers of wounded trees and simple fetch index (Table 4.4). The most complex mortality patterns were observed for standing dead and broken trees, with eight and six factors respectively involved in the ecological explanation. These mortality types also showed the lowest coefficient of determination. Breakage was more frequent in younger stands with small DBH, stands with high GBC mean values, and stands located in sites with large adjacent cuts (Table 4.4). Standing dead mortality was correlated with in younger stands, large mean DBH, low GBC, and high proportion of damaged trees. The model for overturned trees had the highest  $R^2$ , and was the simplest mortality model with the variation explained by only four factors, being associated to stands with high number of wounded trees, treatment with high harvesting intensity or high values of mean DBH.

In complement of the previous analyses, the simple nominal logistic regressions described how the relative frequency of the mortality types varied according to the stand, geographical and

tree variables (Figure 4.7; Figure S4.2). Age and harvesting intensity were the most significant stand variables ( $p < 0.0001$ ). Broken trees represented almost 60% of dead trees in younger stands or stands with low harvest intensity, while overturning dominated mortality with 50-70% of dead trees in stands with reverse conditions of these variables. Half of the geographical variables were not significant ( $p > 0.05$ ) e.g. wind speed ( $p = 0.1608$ ). However, many geographical variables were determinant to explain the changes in frequencies of mortality types such as: width of adjacent cuts or simple fetch index (Figure 4.7). Among dead trees, overturning was more frequent in stands with large areas cut around the residual forest ( $> 300\text{m}$ ), being the opposite for broken trees. Wound state and tree DBH, identified that sixty percent of undamaged trees and fewer than 12 cm of DBH were broken trees, while 80% of severe damaged trees with larger DBH values were overturned. Standing dead comprised 30% of dead trees with less than 10 cm of DBH, 10 times more than for trees with DBH larger than 26 cm. GBC revealed that 30% of dead trees with growth over 0.3 mm/year were standing dead, although that  $\leq 5\%$  of trees with 0.7 cm/year showed this mortality type; 50% of trees with low values of GBC corresponded to overturned mortality, although almost 90% of trees with high GBC values were described as broken trees.



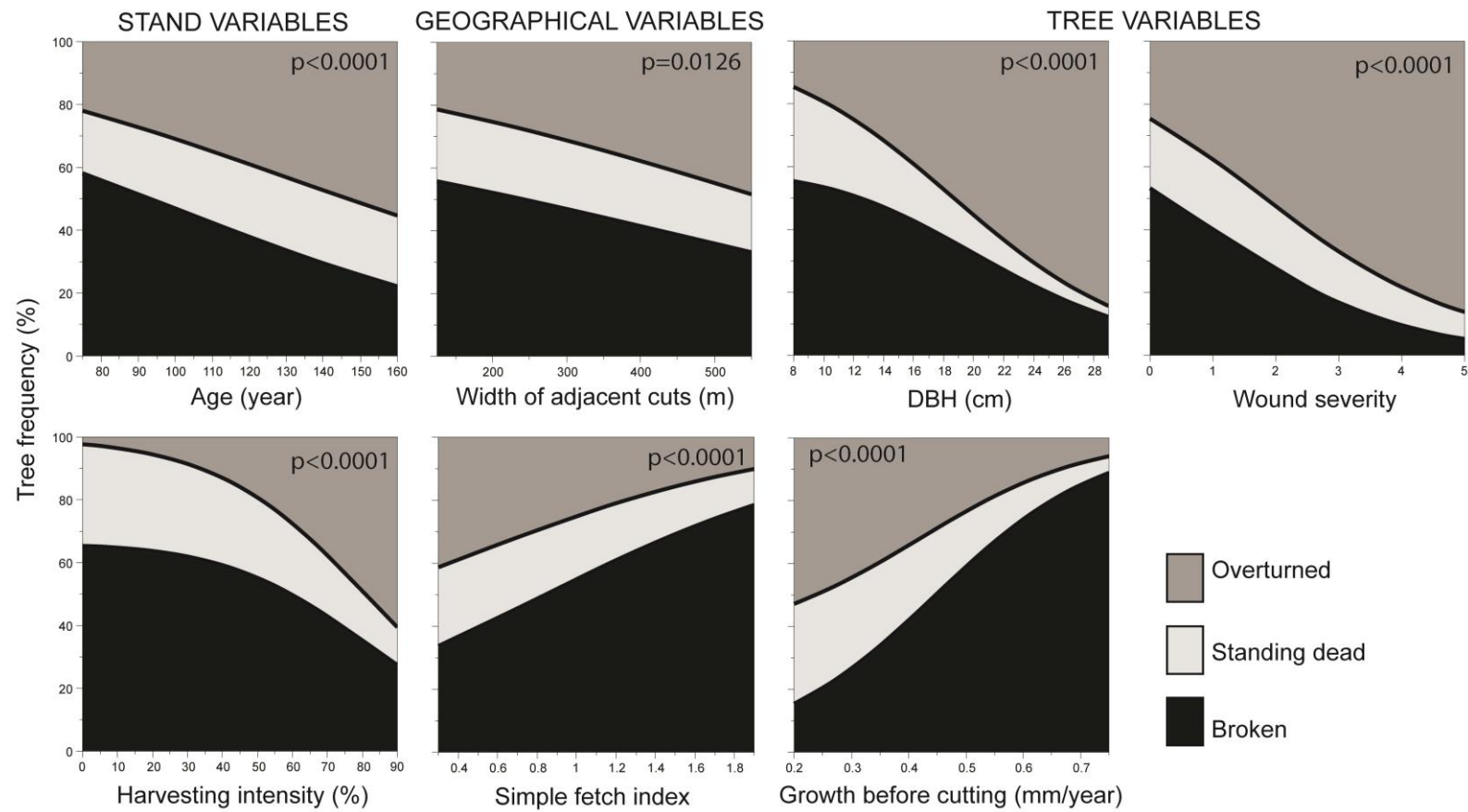


**Figure 4.6.** Frequency of stand mortality represented by structure, treatment and typology.

**Table 4.4.** Best model selected with step-wise multiple linear regressions for the mortality rates of black spruce stands by typology. Results from stepwise multiple linear regressions using the forward procedure with Bayesian Information Criterion (BIC) as indicator, N= total number of samples, VIF = Variance Inflation Factor, Species composition= percentage of black spruce, GBC = growth before cutting, DBH = diameter at 1.3 m before cutting.

Typology	R <sup>2</sup>	N	Parameter	Estimate	SE	t ratio	VIF	p-value
Total mortality	75.52	30	Control and shelterwood vs ST	-11.00	1.673	-6.58	1.00	<0.0001
			Wounded trees	0.60	0.117	5.21	2.00	<0.0001
			Simple fetch	9.31	3.868	2.41	1.16	0.0237
Broken	73.98	30	GBC	26.61	7.398	3.60	2.08	0.0019
			DBH	-3.20	1.160	-2.76	1.47	0.0124
			Age	-0.18	0.072	-2.58	1.43	0.0181
			Adjacent cuts	0.04	0.019	2.28	1.21	0.0345
			DS treatment	5.55	3.499	1.58	1.95	0.1312
			Wounded trees	-0.20	0.148	-1.40	2.10	0.1778
			Species composition	-0.26	0.463	-0.57	2.13	0.5770
Standing dead	71.69	30	Age	-0.14	0.041	-3.60	1.43	0.0020
			GBC	-11.52	3.305	-3.49	1.26	0.0026
			Wounded trees	0.33	0.106	3.18	3.29	0.0052
			DBH	2.63	1.103	2.39	4.07	0.0279
			DS Treatment	-4.72	2.261	1.21	-2.09	0.0513
			Forest Patch	0.03	0.015	1.98	2.88	0.0632
			Crown length	-1.47	0.923	-1.59	3.76	0.1303
			Height	-1.39	1.082	-1.29	2.88	0.2130
Overturned	81.01	30	Wounded trees	0.56	0.118	4.77	1.97	<0.0001
			ST treatment	14.74	2.630	5.61	1.62	<0.0001
			DBH	2.46	0.841	2.92	1.14	0.0078
			Adjacent cuts	0.02	0.015	1.48	1.06	0.1539

Results from stepwise multiple linear regressions using the forward procedure with Bayesian Information Criterion (BIC) as indicator, N= total number of samples, VIF = Variance Inflation Factor, Species composition= percentage of black spruce, GBC = growth before cutting, DBH = diameter at 1.3 m before cutting, ST = seed-tree, DS = distant selection.



**Figure 4.7.** Variation in the frequencies of mortality typologies at the tree level according to different stand, geographical and tree variables.

## 4.5. Discussion

### 4.5.1. Mortality and windthrow

Partial cutting is likely to play a more important role in the future for the management of boreal forests (Bose *et al.*, 2013 ; Gauthier *et al.*, 2009 ; Kuuluvainen, 2009). Therefore, quantifying the losses due to mortality in partial cutting treatments becomes essential for the planning of the long-term timber supply. Tree mortality 10 years after the experimental shelterwood treatments in black spruce unmanaged stands ranged from 14 to 35% of residual trees, in accordance with many previous boreal studies (Lavoie *et al.*, 2012 ; Rosensvald et Lohmus, 2008 ; Ruel, Raymond et Pineau, 2003 ; Scott et Mitchell, 2005 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008 ; Urgenson, Halpern et Anderson, 2013). Our results evidenced less variability in tree mortality than in other studies e.g. by Hautala et Vanha-Majamaa (2006) in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) stands (15-46%). This could be explained by the fact that our study area was more uniform in terms of climatic, geographical and stand characteristics. Tree mortality was higher in all the treatments than in untreated plots and proportional to harvest intensity, consistent with other investigations (Anyomi et Ruel, 2015 ; Hautala et Vanha-Majamaa, 2006 ; Lavoie *et al.*, 2012 ; Rosensvald et Lohmus, 2008 ; Ruel, Pin et Cooper, 2001 ; Steventon, 2011 ; Urgenson, Halpern et Anderson, 2013). Bladon *et al.* (2008) for boreal mixedwood forests in Alberta reported mortality levels 2.5-4 times higher in treated stands than in untreated plots, in accordance with our results obtained for seed-tree cuttings, although the experimental shelterwoods had lower values than this study. Experimental partial cuttings showed 30% of tree mortality 10 years a.c., this confirms that 50% harvest intensity was successful in reducing losses compared to seed-tree system.

After natural or anthropic disturbances (e.g. harvest operations), trees are expected to be at increased risk of mortality, with wind as the main cause of death when stand density is reduced or new edges are created (Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008 ; Urgenson, Halpern

et Anderson, 2013). Based on our results, most of this mortality (around 80%) was due to windthrow, as previously documented (Lavoie *et al.*, 2012 ; Ruel, Raymond et Pineau, 2003). Thus, the shelterwood and seed-tree treatments applied contributed to increase the vulnerability and windthrow risk in residual trees. Similarly to Prévost et Dumais (2014), we have demonstrated a significant relationship between harvesting intensity and mortality. Other studies reported low mortality rates (20-30%) with harvest intensity in the range of shelterwood cuttings i.e. >45% of basal area retention (Coates, 1997 ; Prévost et Dumais, 2014 ; Ruel, Raymond et Pineau, 2003 ; Solarik *et al.*, 2012 ; Urgenson, Halpern et Anderson, 2013), while high rates (>30%) of mortality have been observed in treatments that retain <35% of basal area retention, as in seed-tree systems (Hautala et Vanha-Majamaa, 2006 ; Lavoie *et al.*, 2012 ; Prévost et Dumais, 2014 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2010 ; Rosenvald, Lohmus et Kiviste, 2008 ; Scott et Mitchell, 2005 ; Solarik *et al.*, 2012 ; Urgenson, Halpern et Anderson, 2013). Harvesting intensity in our experimental shelterwoods was between 45 and 65% and showed intermediate mortality values compared to other studies (Anyomi et Ruel, 2015 ; Prévost et Dumais, 2014 ; Ruel, Raymond et Pineau, 2003 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008 ; Urgenson, Halpern et Anderson, 2013). With few exceptions, prior studies on mortality after partial cuttings were conducted in managed forests evaluating the effects of one silvicultural treatment with few replications. In consequence, mortality of unmanaged forests still need to be distinguished for a wide range of silvicultural scenarios, especially in black spruce stands (Bladon *et al.*, 2008 ; Coates, 1997 ; Hämäläinen *et al.*, 2016 ; Lavoie *et al.*, 2012 ; Ruel, Raymond et Pineau, 2003 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). Nevertheless, our study has permitted to rigorously evaluate the mortality for a wide range of partial cutting treatments with a replicated experiment over comparable conditions and among black spruce unmanaged forests.

#### 4.5.2. Factors influencing tree mortality

Understanding and managing tree mortality is a major objective in forestry. However, due to the low number of studies, the factors involved in this phenomenon remain unknown for many forest ecosystems. Nonetheless, looking at the factors that make trees more vulnerable within a stand becomes necessary to adapt these treatments to boreal forest conditions maximizing their yield (Ruel, 2000). Mortality is one of the most complex ecological processes to model in stand dynamics after cutting. Despite this, we have explained here 75% of mortality variation, in contrast with similar studies that only explained <60% of this variation (Anyomi et Ruel, 2015 ; Solarik *et al.*, 2012). This difference might be due to the large set of variables, the wide range of harvest intensity and the differentiation between broken, overturning and standing dead as mortality types that has not been accounted in the majority of previous studies. Unexplained variation could be attributed to the randomness of wind factor e.g. episodes of extreme wind speeds. The segregation by mortality type suggests differences in the complexity and explanation of these phenomena, the rate of overturned trees was more easily explained (up to 81% of the variation), while standing dead showed 30% of unexplained variation. Our results indicate that, in order to better understand the mortality process after partial cutting, it is necessary to consider these three types of mortality as different phenomena leading to a gain of resolution in the diagnosis of windthrow vulnerability.

Overturning was the simplest type of mortality, being mostly described by the increase of wounded trees, harvest intensity, and large tree-diameter. Wound proportion and severity were the main variables explaining overturning, contrarily to Urgenson, Halpern et Anderson (2013) where non-significant differences were identified between damaged and undamaged dead trees. Trees damaged by machinery were located in the proximity to skid trails, showing wounds such as abrasion, crown damage and root compaction (Gea-Izquierdo *et al.*, 2004 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). As wind speed increased in the harvest trails due to the tunnel effect (Ruel, Pin et Cooper, 2001), trees located at the edges of residual strips are more

exposed and vulnerable to windthrow than trees located in the interior of these strips (Gardiner *et al.*, 1997 ; Ruel, Pin et Cooper, 2001 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). Damaged edge trees would have thus a strong risk of mortality by overturning. However, this relationship is likely an artefact of the location of the wounded trees in relation with the skidding trails. It is unlikely that the mechanical resistance of trees would be altered by the the small wounds or by rot pathogens is such a short time after injury. Treatment was an important factor explaining the increase in overturning mortality with harvesting intensity, in accordance with Jönsson *et al.* (2007). Higher dominant trees with larger diameter are more vulnerable to overturning (Bladon *et al.*, 2008 ; Coates, 1997 ; Lavoie *et al.*, 2012 ; Rich, Frelich et Reich, 2007 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2010 ; Ruel, 1995, 2000 ; Solarik *et al.*, 2012 ; Steventon, 2011 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008). Losses by overturning increased with the size and proximity to adjacent clearcuttings as indicated in previous studies. Yet, these factors showed a minor contribution in the windthrow explanation in comparison with stand or treatment related variables (Ruel, Raymond et Pineau, 2003 ; Scott et Mitchell, 2005). This could be explained by the low variation among experimental units suggesting to consider more differentiated sites in future research to better evaluate their effect. Overturning had a tendency to increase in older open stands with low density although non-significant differences were reported between stand structures. This trend might be explained by the windthrow risk that increased with declining postharvest neighborhood basal area (Scott et Mitchell, 2005 ; Urgenson, Halpern et Anderson, 2013). We hypothesize that stand structure categories were poorly differentiated in terms of age and density (20 years, 350 trees/ha), because we determine that the frequency to overturning increased with the diameter and the stand age following the results obtained by Valinger et Fridman (2011) in Norway spruce (*Picea abies*), stands and Ruel (2000) in balsam fir forests.

Standing dead mortality was the least frequent and the most complex type of mortality. It was associated with suppressed trees, according to GBC frequency results (Figure 7; Table 4). Suppressed trees are expected to be more present in stands with high competition effect such

as untreated plots or younger and denser stands according to Weiner et Thomas (1992). This mortality was not common (<25%) as the majority of residual trees were highly vigorous, with few suppressed trees. Harvesting intensity and Hegyi index determined that standing dead trees were more frequent (almost 30% of relative frequency) in untreated plots or high competition stands (Figure 7; Figure S2). This type of mortality is thus likely caused by a self-thinning induced competition, as described by Lussier, Morin et Gagnon (2002) in unmanaged black spruce stands. Partial harvest can therefore reduce suppressed tree mortality with the increase in resource availability (light, nutrients, etc) and the decrease in competition (Prévost et Dumais, 2014). This has already been described in previous studies that demonstrated the strong growth response of most of the suppressed trees (Montoro Girona *et al.*, 2016 ; Montoro Girona *et al.*, 2017). However, our results showed no significant difference on the rate of standing dead trees between treated and untreated plots, and standing dead mortality was lower than in Thorpe, Thomas et Caspersen (2008) and Anyomi et Ruel (2015). This could be explained by the windthrow events registered in the study sites (two controls were affected); probably standing dead trees were broken during these events and due to the absence of annual monitoring, these trees could have been classified in the breakage category in the inventory 10 years a.c. Contrary to the observations of Anyomi et Ruel (2015) in old-growth black spruce stands, windthrow and standing dead dynamics did not have common facilitating factors. Thus, our study proposes that standing dead mortality in younger black spruce stands, at earlier stage of development, is related to natural thinning and not to physiological stresses by the increase of exposure to light and wind.

Breakage was the most predominant mortality after experimental shelterwoods in younger stands. Studies indicated that large diameter trees are more vulnerable to overturning and breakage (Rich, Frelich et Reich, 2007 ; Urgenson, Halpern et Anderson, 2013), however, our results demonstrated that in black spruce stands, small diameter trees are more vulnerable to breakage. Many of the study sites experienced severe snow damage in 2004, followed by an episode of heavy wet snow and strong winds (2007-2011). It is likely that these events have



caused an increase of the occurrence of broken trees. According to Wood (1995), trees with low height/DBH-ratios are more resistant to wind breakage (Figure S2). However, height/DBH had no effect here on the explanation of windthrow damages similar as in (Valinger et Fridman, 2011). It was suspected that the probability of windthrow damages decreases with a decreasing stand density (Valinger et Fridman, 2011). However, based on the frequencies of mortality types this observation is only applicable to broken trees. In the case of overturning, damage is more frequent in stands with low density (Figure S2). Breakage and overturning were two different phenomena (Figure 7). This could be explained by the spatial position, the tree ecological status and the stand characteristics. Breakage is more common in small diameter trees located inside of residual strips of younger and denser stands. Inside residual strips of denser stands, superficial root systems are overlapped and tangled, adding resistance to overturning. Overturning is the predominant mortality in the edge due to high wind exposure, especially in dominant large trees with high resistance to breakage. Also, in older stands, density is lower with less overlap in root systems and trees are more spaced favoring the wind penetration and overturning. In addition, the absence of saplings could influence the mortality by overturning in older stands as it has been demonstrated that regeneration contributes to the residual stand stability reducing the wind load (Riopel, Bégin et Ruel, 2010). Based on our windthrow results overturning, standing dead and breakage would correspond to three different processes justifying to analyse them separately.

#### 4.6. Conclusions

This study quantifies for the first time the black spruce mortality after a silvicultural gradient from untreated to seed-tree cuttings in an unmanaged boreal forest. Our study demonstrates that mortality increases with the harvest intensity, and that shelterwood treatments with 50% of tree removal allow reducing windthrow damages, maintaining a denser canopy 10 years a.c. in black spruce unmanaged even-aged stands. However, seed-tree system with a removal of 75% had a strong impact in overturning of residual trees. This study also has evidenced

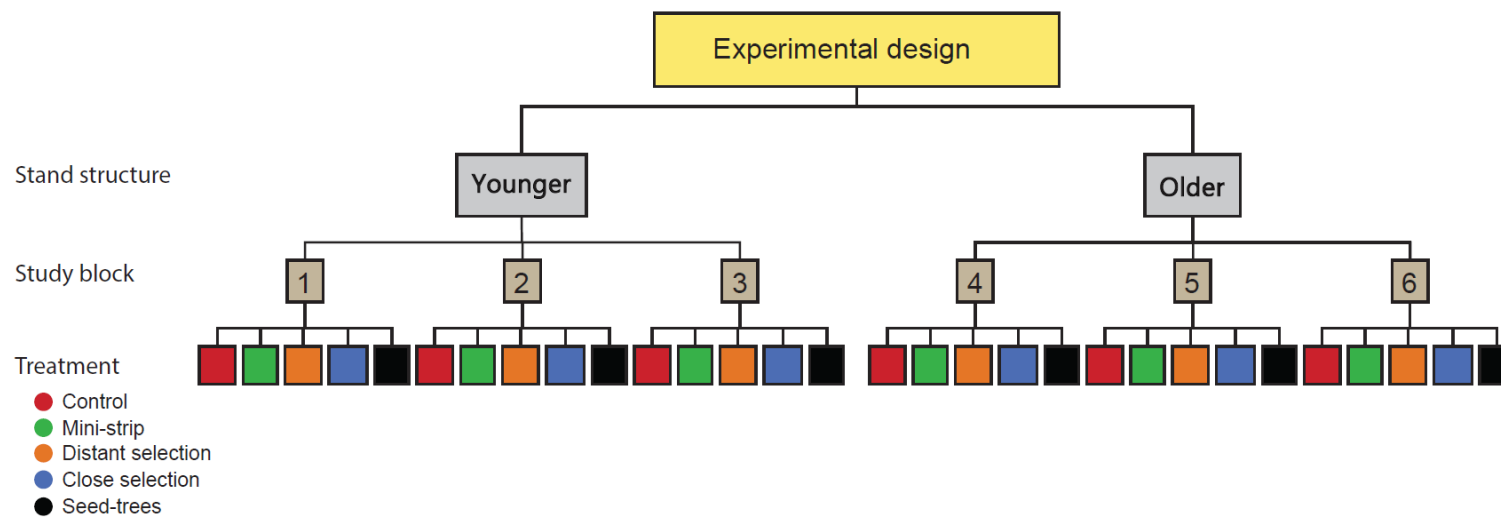
differences between breakage, standing dead and overturning mortality suggesting that future research take this concern into consideration to achieve a better resolution in the understanding of mortality after partial cutting. Windthrow was the main cause of mortality for all studied treatments, thus considering this natural disturbance in forest planning and stand selection in management strategies is definitively essential to maximize the profitability of partial cuttings. This research provides decision support tools for forest managers, to identify the main factors involved in different types of mortality that are useful in stand selection and allow the anticipation of silvicultural treatment effects in boreal forest.

#### 4.7. Author Contributions

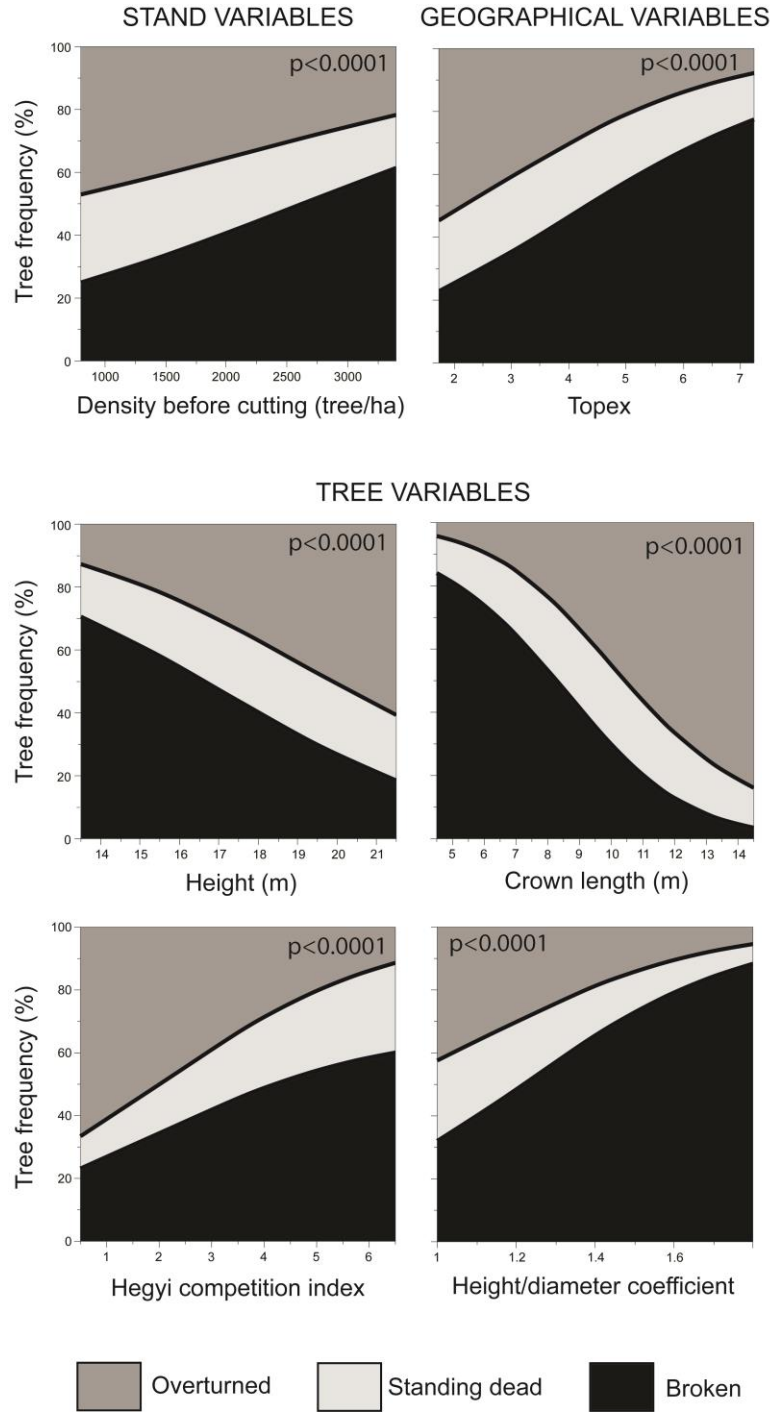
MMG JCR: Conceived and designed the study. JML HM: Established the long-term experiment and provided substantial input to the design. MMG: Carried out field and lab work. MMG JML: Analyzed the data. HM JML MMG: Contributed to funding. MMG: Wrote the draft. JCR JML HM: Provided statistical and interpretation inputs. All authors contributed to the revision of the manuscript.

#### 4.8. Supplementary Materials

**Figure S4.1.** Schematic representation of experimental design. Structure types (younger and older) are indicated as supra-variable in the design. The blocks are numbered (1 to 6), the experimental units are capital letters: control plots (A) and study treatments (B-C-D-E), the position classes of trees are lowercase letters: edge (e) or interior (i) and the quantity of tree samples by position class is indicated with the corresponding number.



**Figure S4.2.** Variation in the frequencies of mortality typologies at the tree level according to different stand, geographical and tree variables.



## CHAPTER V

SILVICULTURAL ALTERNATIVE TO PROMOTE REGENERATION IN BOREAL FOREST:  
STOCKING, DENSITY AND SIZE OF SEEDLINGS AFTER EXPERIMENTAL  
SHELTERWOOD, SEED-TREE AND CLEAR-CUT TREATMENTS



## RESEARCH ARTICLE

## MANUSCRIPT

*Title:* Silvicultural alternative to promote regeneration in boreal forest: Stocking, density and size of seedlings after experimental shelterwood, seed-tree and clear-cut treatments

*Authors:* Miguel Montoro Girona<sup>1</sup>, Jean-Martin Lussier<sup>2</sup> Hubert Morin<sup>1</sup> and Nelson Thiffault<sup>2</sup>

*Affiliations:*

<sup>1</sup> Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, Québec, G7H 2B1, Canada

<sup>2</sup> Canadian Wood Fibre Centre, Natural Resources Canada, 1055 du P.E.P.S., Québec, QC G1V 4C7, Canada

*Corresponding author:* Miguel Montoro Girona, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boul de l'Université, Saguenay, G7H2B1, Québec, Canada, Tel: (001) 418-545-5011 p.2330, e-mail : [miguel.montoro1@uqac.ca](mailto:miguel.montoro1@uqac.ca)

*Keywords:* balsam fir, black spruce, ecosystem management, even-aged stands, height growth, partial cutting, scarification, shade tolerance species, sustainable forest management.

## 5.1. Abstract

Forest regeneration is a key factor to achieve boreal forest sustainability. Partial cuttings have been used as a silvicultural option to promote regeneration on poorly stocked sites, maintaining forest composition and productivity. As these treatments have not been adapted to boreal forest conditions, their effectiveness in promoting conifer regeneration as yet to be demonstrated. The aim of this study was to evaluate the density and size of seedlings 10 years after the onset of a gradient of silvicultural treatments of various harvesting intensities, as well as the factors involved in the regeneration process. Six study blocks in even-aged black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] stands of the eastern Canadian boreal forest were submitted to three experimental shelterwoods, seed-tree and clear-cut treatments with a untreated control. Spot scarification was also performed to promote regeneration. Our results evidenced that shelterwoods and seed-trees produced acceptable density of conifer regeneration, but did not promote seedling growth. Black spruce was the predominant species in terms of density, with proportions being 3 to 5 times higher than that of balsam fir. Ten years after treatment, seed-origin black spruce seedlings were abundant in the trails, while layers dominated the residual strips. Balsam fir density was not influenced by treatment and spatial position relative to skid trails. Black spruce and balsam fir seedlings had different responses in terms of height and diameter. Balsam fir exhibited a better growth performance than black spruce, and showed higher diameter in the residual strips. Scarification created microsites that had a significant impact on the regeneration process. However, light transmitted in the understory was not a significant factor influencing the size and density of black spruce seedlings. This research determined that shelterwood and seed-tree harvesting enabled establishing adequate regeneration in black spruce stands, confirming these treatments as viable silvicultural alternatives to achieve sustainable forest management in boreal forests.



## 5.2. Introduction

As seedlings establishment is of crucial importance to the persistence, viability and continuity of forest ecosystems, natural regeneration has become the key element of forest management in the boreal biome (Gauthier *et al.*, 2009 ; Prévost, 1996). Clear-cut is still the most widely-used harvesting method in North-America leading to an increase of fragmentation, a decline in habitat diversity and a loss of productivity (Fischer et Lindenmayer, 2007 ; Groot *et al.*, 2005 ; Puettmann *et al.*, 2015 ; Rosenvald et Lohmus, 2008). Diversify the forestry practices and apply new silvicultural treatments in the ecosystem management strategies able to consider regeneration, biodiversity and productivity is thus necessary to achieve boreal forest sustainability (Fedrowitz *et al.*, 2014 ; Lindenmayer *et al.*, 2012). Silviculture proposes many methods as management alternatives e.g. shelterwoods or seed-tree (Kern *et al.*, 2017).

Shelterwood system is designed to favor the establishment and growth of advanced regeneration through a uniform opening of the canopy while limiting the growth of competing vegetation, followed by an overstory removal to produce a new stand (Smith *et al.*, 1997). Residual trees produce the seeds, and contribute to the protection and lateral shadow, creating the suitable conditions for regeneration of shade-tolerant species (Smith *et al.*, 1997). Seed-tree system is another alternative, where residual trees ensure seed-dispersion and refuge habitat, even if the high canopy opening favors the development of shade-intolerant species (Smith *et al.*, 1997). The application of these silvicultural treatments could be an appropriate management strategy to ensure the regeneration of boreal coniferous species, to maximize wood production and to maintain the biodiversity with a high level of forest retention (Gauthier *et al.*, 2009 ; Montoro Girona *et al.*, 2017 ; Vanha-Majamaa *et al.*, 2007).

During the last 20 years, different forestry advances have been performed to adapt partial cuttings to North-American boreal forest conditions. Consequently, the effects of many partial cutting methods have begun to be better understood in different fields of application of the

boreal forest as growth of the residual trees (Montoro Girona *et al.*, 2017 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015), mortality (Anyomi et Ruel, 2015 ; Ruel, Raymond et Pineau, 2003) and vegetation responses (Kneeshaw *et al.*, 2002 ; Man *et al.*, 2008). However, regeneration process after partial cutting continues to be an unknown subject for most of treatments and species. Thus, it is essential to evaluate this issue to adapt these silvicultural practises as real alternative in the context of suitable management due to the strong economic (harvest planning or allowable cut) and ecological (forest dynamic) implications. In the Eastern-Canadian boreal forest, the regeneration response after shelterwood was only studied in silvicultural trials without repetition (Hatcher, 1961) in small experimental designs (Raymond, Ruel et Pineau, 2000 ; Zarnovican, Lussier et Laberge, 2001) or in mixedwood and deciduous stands (Boivin, 1977 ; Metzger et Tubbs, 1971 ; Tubbs, 1969). Concerning North American conifer species, the regeneration after partial cutting has been studied for white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) and balsam fir (*Abies balsamea* L.) by several studies (Beguín, Pothier et Prevost, 2009 ; Man et Lieffers, 1999 ; Prévost et Gauthier, 2013). However, black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] regeneration response after shelterwood continues being understudied (Kolabinski, 1991 ; Prévost, 1997). This species is one of the most important conifer trees in the Canadian boreal forest because of its ecological and economic values. Black spruce plays an important role in the composition and structure of different forests and ecoregions across North-America due to its ecological plasticity. Besides, black spruce has a very significant economic impact with its excellent wood properties, representing 75% of coniferous wood harvest in the Eastern of Canada (Giroud *et al.*, 2016).

Ecological factors such as soil disturbance and light availability exert an important influence in the establishment and growth of seedlings. Black spruce is a shade-tolerant species, mostly regenerated by layering (>80%), and seed-origin seedlings are highly dependent of the germination bed: mineral soil (Lussier, Morin et Gagnon, 1992). Fire or scarification can improve seed bed receptivity with mineral soil exposition because good moisture retention is a critical factor for germination and survival (Hille et Den Ouden, 2004 ; Prévost, 1996 ;

Raymond, Ruel et Pineau, 2000 ; Zarnovican, Lussier et Laberge, 2001). Scarification is one of the most widely recommended techniques in boreal forest to promote seed-origin natural regeneration (Beguin, Pothier et Prevost, 2009 ; Hille et Den Ouden, 2004 ; Landhäusser, 2009 ; Prevost, Raymond et Lussier, 2010 ; Raymond *et al.*, 2006) particularly in black spruce stands (Prévost, 1996), where improve the success of regeneration is recommended in shelterwoods treatments (Prévost, 1996 ; Raymond, 1998). Canopy openings caused by partial removal change the availability of light and physical conditions (e.g. soil temperature) in the forest (Canham *et al.*, 1990 ; Coates, 2000 ; Lieffers *et al.*, 1999 ; Raymond *et al.*, 2006). However, although light plays an important role in the regeneration dynamic of many species, according to our knowledge, no studies to date have documented the effects of the manipulation of the light regime by mechanized shelterwood in black spruce forests.

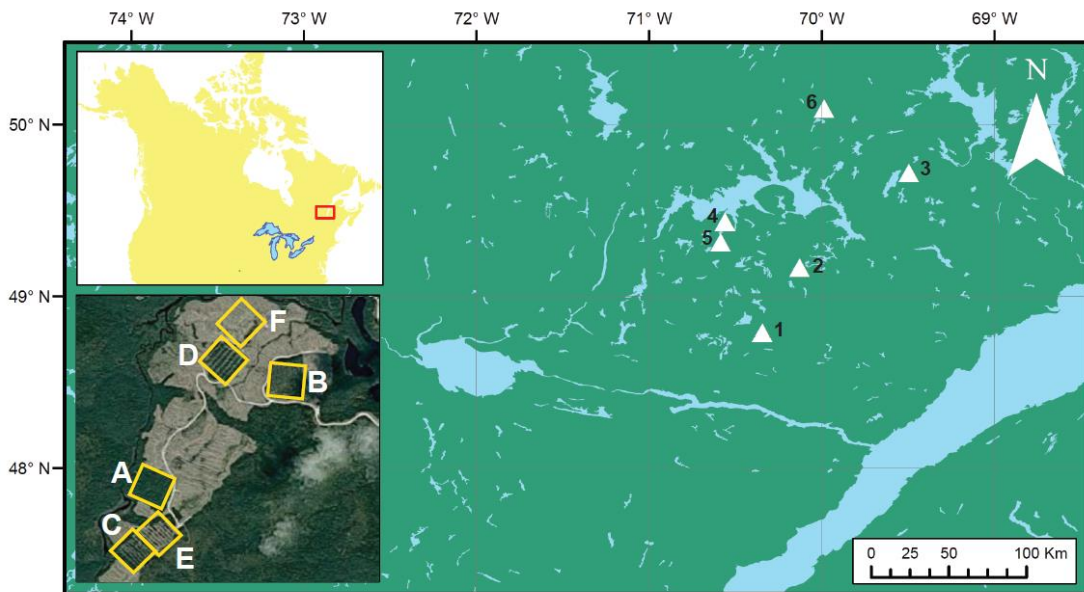
This study aimed to evaluate the ten years regeneration of even-aged natural black spruce stands submitted to three experimental variants of mechanized shelterwood, to seed-tree and to clear-cut silvicultural systems in the boreal forest of Eastern Canada. Our working hypotheses were: (i) The protection and the lateral shade from residual trees and scarification allow an adequate regeneration density in the short / medium term in black spruce forests, resulting in shelterwood variants having a higher seedling density than clear-cut and seed-tree method; (ii) The size of seedlings is higher in seed-tree and clear-cut harvesting than in shelterwood cutting due to the high harvest intensity that increases the solar radiation availability.

### 5.3. Material & Methods

#### 5.3.1. Study area

The study was conducted in even-aged natural stands of black spruce forest of the Monts-Valin and North Shore regions of Quebec, Canada. These areas are included in two

bioclimatic zones: the balsam fir (*Abies balsamea* Mill.)–white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and the eastern spruce–feathermosses (Saucier, 1998) (Figure 5.1). The climate is subhumid subpolar, with a short vegetation season of 140 days (Rossi *et al.*, 2011). Annual mean temperature is -2 to 1.5 °C and average annual precipitation is 950 to 1350 mm (Robitaille et Saucier, 1998). Surface deposits consist primarily of thick glacial till, and rocky outcrops are frequent at the top of steep slopes (Waldron, Ruel et Gauthier, 2013). The predominant soil is a humo-ferric podzol.

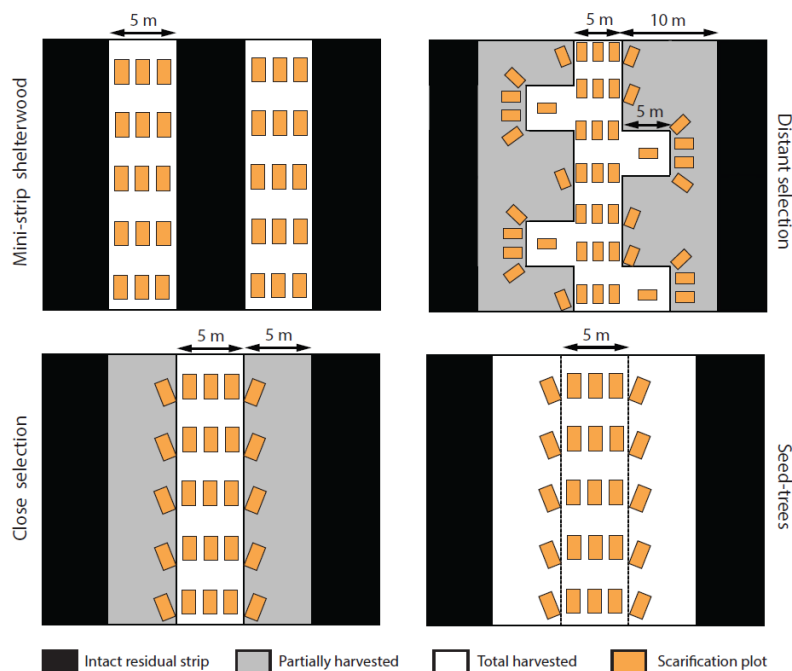


**Figure 5.1.** Location of study area and experimental blocks (1-6). The orthophotography shows the 3-ha experimental units of Block number 1, where: A) control, B) mini-strip, C) distant selection, D) close selection, E) seed-trees and F) clear-cut.

### 5.3.2. Silvicultural treatments

Five cutting treatments were performed in 2003: mini-strip (MS), distant selection (DS), close selection (CS), seed-trees (ST) and clear-cut (CC). The first three treatments are variants of uniform shelterwood method (Montoro Girona *et al.*, 2016). In 2004, to promote regeneration, a

scarification pattern was designed for each treatment (except CC) by rectangular plots of 2 m<sup>2</sup> area using a 10 tons excavator with a 1 m<sup>2</sup> bucket (Figure 5.2). The main differences between the studied treatments are in the spatial distribution of skidding trails and characteristics of residual strips (Table 5.1). Harvest intensity expressed in terms of proportion of basal area removed of the first intervention was 50% for each shelterwood variant, 75% in ST and 100% for CC. MS consists of a succession of 5 m wide cut strips, with 5 m wide residual strips. ST has wider 15 m cut strips with 5 m wide intact residual strips. In the case of CS and DS, trails are set at 20 m and 30 m intervals, respectively, and trees are partially harvested on each side of the trails, at a maximum distance of 5 m from the edge trail. DS has short secondary trails perpendicular to the main operational trails, each separated by 10 m.



**Figure 5.2.** Spatial patterns of trails, residual strips and scarification in the study treatments. White areas represent total harvested surface or intervention trails, black areas indicate the intact residual strip, grey areas are the surface of the partially harvested residual strip and orange rectangle represent the scarification plots (2m<sup>2</sup>). Scarification was not applied in clear-cut and control plots.

**Table 5.1.** Characteristics of experimental treatments.

Treatment	Partial cutting	Basal area harvested (%)	Residual strip		Skidding trail		Secondary trail	Edge surface <sup>(b)</sup> (%)	Scarification density (m <sup>2</sup> /ha)
			Width (m)	Intact surface (%)	Width (m)	Surface (%)			
Control	No	0	-	-	-	-	-	-	0
Mini-strip (MS)	Yes	50	5	100	5	50	No	50	1500
Close selection (CS)	Yes	50	15	33	5	25	No	16.3	1250
Distant selection (DS)	Yes	50	25	20	5 or 10(a)	17	Yes	24.5	1050
Seed-trees (ST)	No	75	5	100	15	75	No	50	1250
Clear-cut (CC)	No	100	0	0	0	0	No	0	0

Note: a) corresponds to the variability in the intervention as a consequence of secondary trails; b) the edge surface adjacent to skidding trails was estimated considering 1.25 meters next to the edge on both residual strip sides.

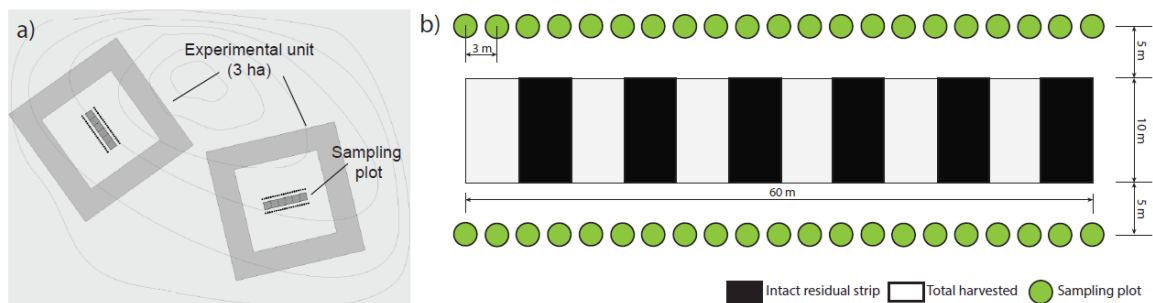
### 5.3.3. Experimental design

The experiment was a completely randomized block, factorial design. Six blocks were sampled, each one including six experimental units corresponding with one replicate of each silvicultural treatment and one untreated control plot (Figure 5.1). Two stand structure types were selected: three blocks in poorly regenerated and dense, young forests (80–100 years, average density of 2600 trees/ha), and three blocks in well-regenerated, more open and older forests (120–150 years, average density of 1500 trees/ha). In all cases, black spruce was the main species forming at least 75% of the stand basal area. Experimental units consisted of square plots of 3 ha, chosen as being relatively homogeneous and comparable within the same block in terms of species composition and stand density. In each experimental unit, a permanent rectangular (10×60 m) sampling plot was established in the center, perpendicular to the main skidding trails (Figure 5.3a). Parallel to the sampling plot two transects each with 21 circular micro-plots (4 m<sup>2</sup>) were established to study the regeneration response (42 micro-plots × 6 treatments × 6 blocs = 1512). The sampling design covered the spatial heterogeneity of each harvesting treatment (Figure 5.3b). The experimental factors were the combinations of structure types, silvicultural treatment and spatial position of plots relative to the harvest trails (three classes: strip, edge and trail) (Harvey et Brais, 2002). Edge surface was considered as the area at less than 1.25 m on each side of the trails.

### 5.3.4. Plot measurements and compilation

The measurements were taken one year before cutting (b.c.) as well as one and ten years after cutting (a.c.). Two inventories were performed to study the density (1) and growth (2) of seedlings and saplings. First, all the seedlings present in each micro-plot were counted and classified by species and height class. A total of six classes were considered: 0-5 cm, 5-30 cm, 0.3-1 m and > 1 m. Second, in each micro-plot, one dominant seedling or sapling was selected to evaluate the regeneration response 10 years after treatment and height, diameter, age,

origin (sexual or vegetative), rooting substrate (woody debris, mineral soil, dead wood, vegetation cover by stratum) and mosses species were noted. Complementary variables were taken into account as: disturbed level as surface affected (in four levels: 0-25% undisturbed, 25-50% moderate, 50-75% high and 75-100 very high) and type of disturbance (rut, mound, scarification, windthrow and intact as the absence of anthropic disturbance). Seedling mortality due to the silvicultural intervention was estimated as the difference of seedlings b.c. and 1 years a.c. Solar radiation was measured as the percent transmittance of photosynthetically active radiation (PAR; 400-700 nm) by leaving a quantum sensor and a data-logger at 1 m above the ground in the understory, while another sensor was positioned in fully open conditions to measure the incident PAR as control (Lieffers *et al.*, 1999 ; Paquette, Bouchard et Cogliastro, 2007). Two measurements of solar radiation were taken for each micro-plot (parallel and orthogonal to the center).



**Figure 5.3.** Sampling design. a) Location of plots into the experimental units. b) Regeneration micro-plots representation (4 m<sup>2</sup>).

### 5.3.5. Data analysis

An analysis of variance (ANOVA) was conducted to assess the density of seedling regeneration 10 years a.c. by species using MIXED procedure of SAS 9.2 (SAS Institute, Inc., Cary, NC, USA). The proposed model includes blocks as random effect, and stand structure type, treatment, and its pairwise interaction as fixed effect. Natural logarithmic transformation



on density was used to satisfy the assumptions of normality and homogeneity of variance. The SLICE statement was performed to partitioned analysis of the LS-means for the interactions. The same analyses were performed to evaluate treatment effects on stocking and seedling size variables (height, diameter and age). An exploratory analysis was conducted to identify the most influential factors on regeneration density and size by species applying principal component analysis (PCA) to all collected variables.

## 5.4. Results

### 5.4.1. Stocking, density and growth of seedlings

Regeneration inventories determined that the stocking of micro-plots 10 years after shelterwoods and seed-trees ranged between 71 and 94% (Table S5.1). Stocking a.c. were 40% higher in younger stands in comparison with the values b.c., while in older stands, stocking was only 10% higher a.c. (Table 5.2 and Table S5.1). In the case of balsam fir, similar stocking levels a.c. than b.c. were identified. Younger stands exhibited 3 times more seedlings density a.c. in comparison with regeneration b.c., while older stands showed slightly higher values 10 years a.c. than b.c. (Table 5.2; Figure 5.4). The mortality of pre-established regeneration 1 year a.c. due to the treatment effect was 35% for shelterwood and ST. Black spruce was the most predominant species a.c., which had three and five times more seedling density than balsam fir. The regeneration response of black spruce 10 years a.c. in terms of seedling density was explained by the treatment effect and its interaction with structure types. Black spruce seedling density increased significantly in shelterwood and ST plots compared to control and clear-cut plots (Figure 5.4; Table 5.3). MS was the most effective treatment to promote black spruce regeneration. CC was the treatment with the lowest density of seedlings 10 years a.c., especially in younger stands where this treatment had less regeneration than control plots. In younger stands, shelterwoods and ST showed consistently higher seedling densities than in older stands. In older stands, all the studied treatments showed similar values

to the control plots with the exception of MS (Figure 5.4). In the case of balsam fir, non-significant differences were estimated in seedlings density between structure types and treatments (Table 5.3; Figure 5.4). However, some trends were observed. Balsam fir was the secondary conifer species a.c., it was two times more present in older stands than in younger stands for studied treatments.

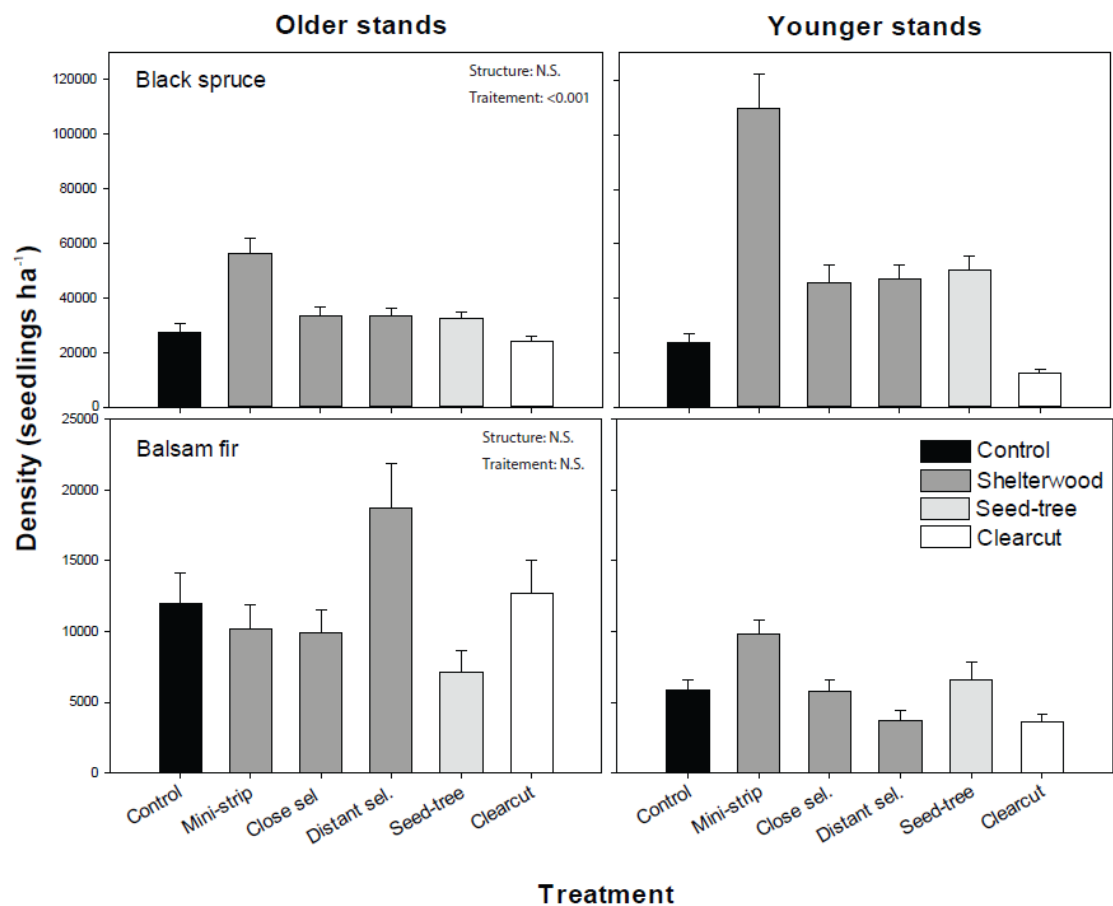
Distribution of regeneration in the various height classes were different among structures, treatments and species and showed unimodal distributions (Figure S5.1). Black spruce height was the least variable among stand structures and treatments compared to balsam fir. The majority of black spruce seedlings 10 years a.c. were from 5 to 30 cm height, with the exception of CC where regeneration was taller (30-100 cm). Balsam fir showed higher level of variation among the height classes, especially in older stands where two predominant height classes (5-30 cm; 30-100 cm) were detected. Ten years after the experimental shelterwood cutting for both stands, most of balsam fir seedlings were between 5 and 30 cm as in control plots, with the exception of DS that showed higher height variation and taller seedlings in older stands. In the case of CC in both stand structures and ST in older stands, the majority of balsam fir seedlings were taller than in shelterwood and control ranging from 30 cm to 100 cm.

**Table 5.2.** Stocking and seedlings density of conifers regeneration before cutting (mean  $\pm$  standard error).

Stand structure	Amount of micro-plots	Black spruce stand proportion (%)	Stocking (%)		Seedlings density (seedlings ha <sup>-1</sup> )	
			<i>Black spruce</i>	<i>Balsam fir</i>	<i>Black spruce</i>	<i>Balsam fir</i>
Older	756	95.6 $\pm$ 2.8	83.5 $\pm$ 2.6	37.6 $\pm$ 6.0	30998.7 $\pm$ 446.7	6835.3 $\pm$ 775.1
Younger	756	96.1 $\pm$ 2.3	51.9 $\pm$ 7.2	21.0 $\pm$ 7.48	9990.1 $\pm$ 294.8	1362.4 $\pm$ 505.3

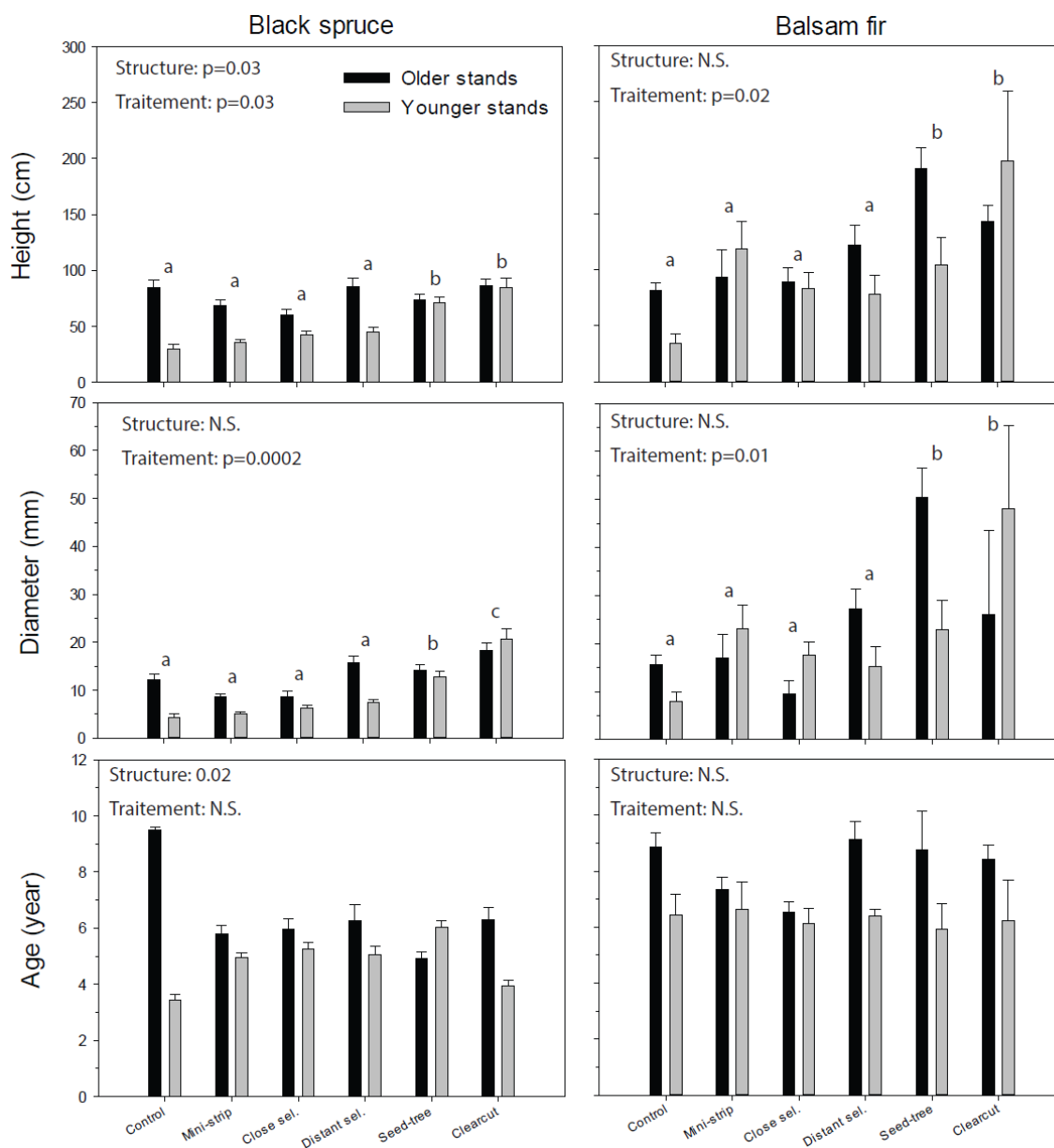
**Table 5.3.** Analysis of variance (ANOVA) results for seedlings density 10 years after cutting by species. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two structure types and five cutting treatments and a control, where capital letters correspond to: MS) Mini-strip, CS: Close selection, DS: Distant selection, ST: Seed-tree and CC: Clear-cut. Only orthogonal contrasts are shown.

Effect	df	ddf	Black spruce		Balsam fir	
			F	Pr > F	F	Pr > F
Structure	1	4.0	0.03	0.88	4.13	0.12
Treatment	5	20.2	27.90	< <b>0.0001</b>	0.45	0.81
Control vs Treated	1	20.2	-4.54	<b>0.0001</b>	-	-
(MS-CS-DS) vs (ST-CC)	1	20.2	6.43	< <b>0.0001</b>	-	-
MS vs (CS-DS)	1	20.2	4.89	<b>0.0001</b>	-	-
CS vs DS	1	20.2	-2.20	<b>0.04</b>	-	-
ST vs CC	1	20.2	7.03	< <b>0.0001</b>	-	-
Structure x Treatment	5	20.2	5.15	<b>0.003</b>	2.24	0.11
(Control vs Treated) x (Older vs Younger)	1	16.2	0.24	0.82	-	-
[(MS-CS-DS) vs (ST-CC)] x (Older vs Younger)	1	16.2	-1.87	0.08	-	-
[MS vs (CS-DS)] x (Older vs Younger)	1	16.2	-0.36	0.72	-	-
(CS vs DS) x (Older vs Younger)	1	16.2	0.51	0.62	-	-
(ST vs CC) x (Older vs Younger)	1	16.2	-3.51	<b>0.002</b>	-	-
Structure x Treatment (SLICE)						
Control (Older vs Younger)	1	8.7	0.68	0.43	-	-
MS (Older vs Younger)	1	7.0	1.53	0.26	-	-
CS (Older vs Younger)	1	7.0	0.03	0.86	-	-
SD (Older vs Younger)	1	7.5	0.34	0.58	-	-
ST (Older vs Younger)	1	7.0	0.17	0.70	-	-
CC (Older vs Younger)	1	7.2	5.68	<b>0.05</b>	-	-



**Figure 5.4.** Density of seedlings 10 years after studied treatments by stand structure for each species. Vertical bars show the standard error. Contrasts are shown in Table 3.

The growth characteristics of seedlings showed that balsam fir and black spruce had different responses in terms of height and diameter 10 years after cutting (Figure 5.5). Both species were influenced by the treatment effect, and stand structure also in the case of black spruce (Table 5.4 and 5.5). In black spruce, mean height ranged from 30 to 86 cm and diameter mean varied between 4 and 21 mm. Black spruce showed higher values of height and diameter (1.4-2.8 times higher) in older stands for shelterwoods and control plots while the response of stand structures were similar in CC and ST ( $p < 0.02$ ; Table 5.4). The mean age of black spruce seedlings ranged from 4 to 6 years for all the treatments ( $p = 0.85$ ). However, seedling age was significantly higher in older stands ( $p < 0.02$ ). Balsam fir saplings ranged between 34 and 197 cm of height and 9-50 mm of diameter and no significant differences were observed among stand structures for all the treatments (Figure 5.5; Table 5.5). Saplings age was higher than pre-established balsam fir (from 6 to 9 years) and similar between stands and treatments and control plots, although slightly higher in older stands. Analyses performed to evaluate the relationship between solar radiation and seedling density and size determined that this variable was not significantly influencing the regeneration process for black spruce and balsam fir (Figure S5.2).



**Figure 5.5.** Mean of growth characteristic of seedlings 10 years after cutting by species, stand structure and treatment. Vertical bars show the standard error. Letters represent significantly differences ( $p=0.05$ ). Letters represent significantly differences ( $p=0.05$ ), where  $a > b > c$ .

**Table 5.4.** Analysis of variance (ANOVA) results for seedlings characteristics of black spruce. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two structure types, five cutting treatments plus a control and its interaction, where capital letters correspond to: MS) Mini-strip, CS: Close selection, DS: Distant selection, ST: Seed-tree and CC: Clear-cut.. Only significant orthogonal contrasts are shown.

Effect			Height		Diameter		Age		
	df	ddf	F	Pr > F	F	Pr > F	F	Pr > F	
Structure	1	4	10.16	<b>0.03</b>	2.87	0.17	9.41	<b>0.02</b>	
Treatment	5	20	3.20	<b>0.03</b>	8.41	<b>0.0002</b>	0.39	0.85	
	<i>Control vs Treated</i>	1	20	0.85	0.41	1.58	0.13	-	-
	<i>(MS-CS-DS) vs (ST-CC)</i>	1	20	-3.35	<b>0.003</b>	-5.22	<b>&lt;0.0001</b>	-	-
	<i>MS vs (CS-DS)</i>	1	20	0.69	0.50	1.32	0.20	-	-
	<i>CS vs DS</i>	1	20	1.46	0.16	1.88	0.07	-	-
	<i>ST vs CC</i>	1	20	1.21	0.24	-2.66	<b>0.02</b>	-	-
Treatment x Structure	5	20	1.88	0.14	1.58	0.21	2.95	<b>0.04</b>	
	<i>(Control vs Treated) x (Older vs Younger)</i>	1	20	-	-	-	0.82	0.42	
	<i>[(MS-CS-DS) vs (ST-CC)] x [Older vs Younger]</i>	1	20	-	-	-	0.89	0.39	
	<i>[MS vs (CS-DS) vs (ST-CC)] x [Older vs Younger]</i>	1	20	-	-	-	0.71	0.49	
	<i>[CS vs DS] vs [Older vs Younger]</i>	1	20	-	-	-	0.54	0.60	
	<i>[ST vs CC] x [Older vs Younger]</i>	1	20	-	-	-	2.64	<b>0.02</b>	



**Table 5.5.** Analysis of variance (ANOVA) results for seedlings characteristics of balsam fir. The analysis assumed a mixed model in which the fixed effects are the two structure types, five cutting treatments plus a control and its interaction. Only significant orthogonal contrasts are shown.

Effect			Height		Diameter		Age	
	df	ddf	F	Pr > F	F	Pr > F	F	Pr > F
Structure	1	2	0.42	0.58	0.13	0.75	12.88	0.11
Treatment	5	8	4.82	<b>0.02</b>	7.81	<b>0.01</b>	1.00	0.46
<i>Control vs Treated</i>	1	8	-3.56	<b>0.02</b>	-3.71	<b>0.01</b>	-	-
<i>(MS-CS-DS) vs (ST-CC)</i>	1	8	-2.95	<b>0.01</b>	-4.46	<b>0.001</b>	-	-
<i>MS vs (CS-DS)</i>	1	8	0.75	0.48	0.19	0.86	-	-
<i>CS vs DS</i>	1	8	1.79	0.11	-2.44	<b>0.04</b>	-	-
<i>ST vs CC</i>	1	8	0.30	0.77	0.08	0.93	-	-
Treatment x Structure	5	8	1.80	0.22	2.91	0.08	0.98	0.47

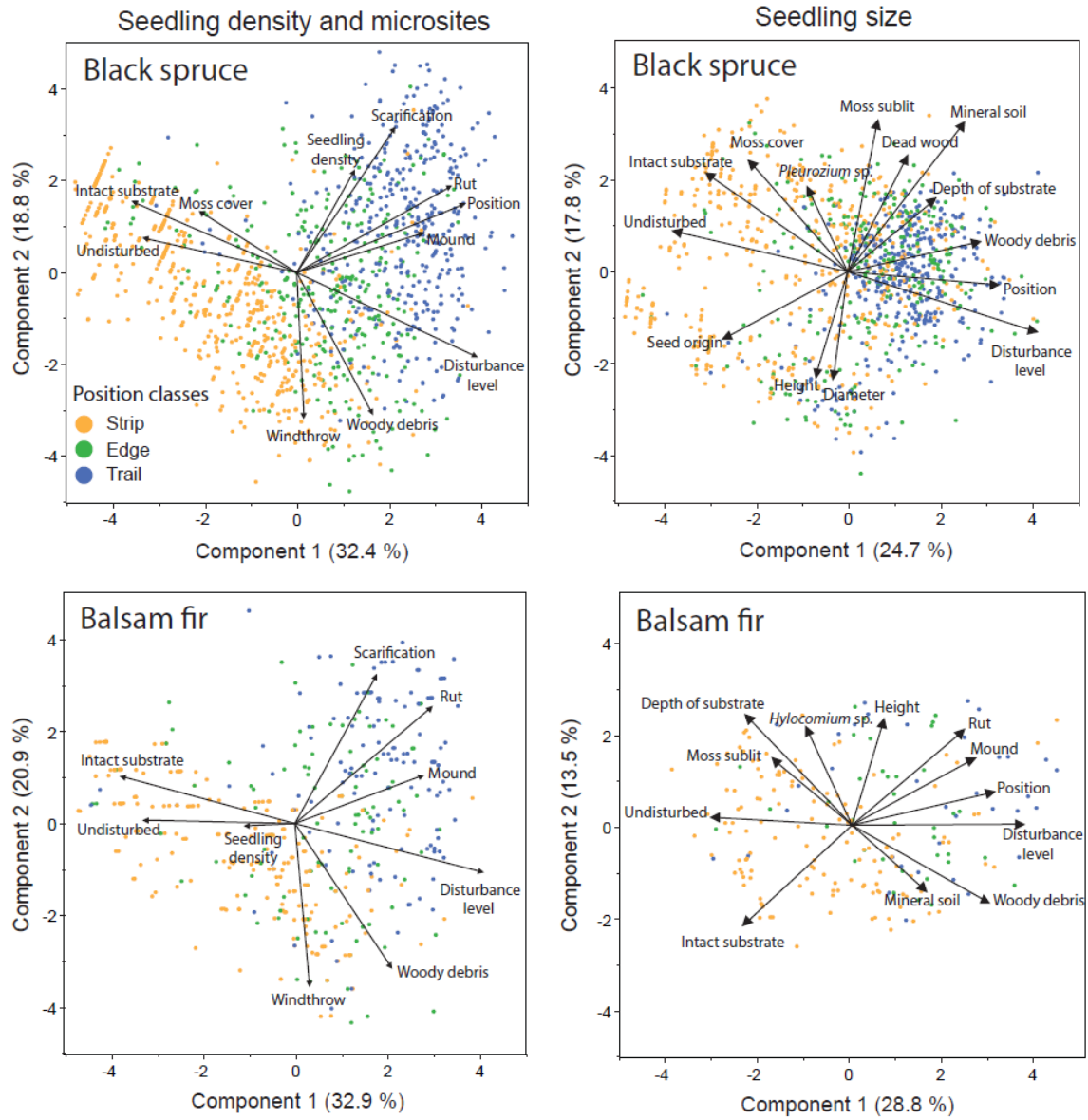
#### 5.4.2. Factors influencing regeneration process: stocking and growth

Black spruce regeneration was influenced by the spatial position and mostly located in the trails while it was limited in the residual strip ( $p < 0.0001$ ). Eighty five percent of the measured seedlings were identified as black spruce. The reproduction origin was mostly sexual in shelterwood and ST, although differences were detected between younger (51-76%) and older stands (29-63%). Layering was the main origin of seedlings in control and CC plots, and ranged between 88-99% and 66-86%, respectively. Sexual regeneration was mainly located in trail and layering in the residual strip. Scarified trails had *Polytrichum* sp. as main moss species while residual strips were covered by *Pleurozium* sp with *Hylocomium* sp. Trails was characterized by a high disturbance level, most of the surface (50-100%) represented by scarification, mounts, ruts or woody debris, however, residual strip was undisturbed with intact substrate.

Principal component analyses on seedling density showed that the position relative to the trails influenced the regeneration process for all the studied species, determining that most of unexplained variation was related to the residual strip regeneration. This analysis identified a common group of factors to explain this phenomenon as: trail (rounds, mounts, high disturbance level and position), edge (windthrow and woody matter) and residual strip (moss cover, undisturbed and intact substrate) (Figure 5.6). Two first axes of PCA explained 51% of the total variation in the first plan, with 32% represented on axis 1 and 19% represented on axis 2 (Figure 5.6). This analysis identified the main variables (position, ruts, disturbance level, windthrow and woody matter) correlated with the regeneration density of black spruce. The position gradient determined two groups of regeneration based on the origin of regeneration detecting most of vegetative saplings on residual strips (undisturbed and moss cover) and sexual seedlings on trails (ruts and high disturbance level). PCA showed that black spruce seedling density was correlated with scarification. The first two principal components explained similar covariance for balsam fir (54%) compared to black spruce, where axis 1 represented

33% and axis 2 represented 21% of this variation. However, those axes present a relatively low correlation with balsam fir seedling density as suggested by a very short vector on the first axis, and no correlation with the second axis. Balsam fir regeneration was mainly located on intact residual strips or in the mounts as a result of scarification on trails.

The second series of principal component analyses performed on seedling height classes explained around 43% of the variation of black spruce and balsam fir seedlings and revealed important differences between both species (Figure 5.6). Black spruce showed two groups of growth seedlings, one explained by the vegetative origin into the residual strips in older stands and another one related to sexual origin into the trails of younger stands. Vegetative regeneration was related to high values of height, diameter and undisturbed seed-bed with moss cover. The factors associated with sexual regeneration were mineral soil, *Pleurozium* sp., and high level of disturbance. No pre-established balsam fir seedlings were mainly located in the residual strips, explained by the undisturbed and intact substrate, although in the trails, they were detected in the mounts with a high amount of woody matter.



**Figure 5.6.** Principal component analysis on study variables for density of seedlings by species. Each point represents a micro-plot. The proportion of the explained variation is in parentheses for each axis.

## 5.5. Discussion

### 5.5.1. Density and growth of seedlings

Knowing the regeneration response after partial cuttings is essential to select the optimal forest management strategies (Messier *et al.*, 1999). This study confirmed for the first time that experimental shelterwood and ST treatments allow establishing abundant black spruce seedlings density in North-American boreal forest. Shelterwoods and ST improved regeneration density over the control plots by the combination of soil scarification and the presence of residual trees. MS presented the highest numbers of seedlings and density of scarified microsites. Control plots and CC were not scarified and had the lowest level of black spruce regeneration showing similar values to previous studies on boreal coniferous forests (Harvey et Brais, 2002 ; MacDonald et Thompson, 2003). In comparison, Riopel, Bégin et Ruel (2011) identified a 4 times lower black spruce density in a diameter-limit cut in uneven-aged black spruce stands, probably linked to the absence of scarification. As a routine practice in Canadian boreal forest, careful logging was applied in clear-cut units, limiting soil disturbance and damage to advanced regeneration. The lack of soil preparation is not the only factor that explains the low density levels found in CC: the limited range of seed-dispersion also plays a role. Prévost (1997) determined that stocking decreased linearly with the distance from seed-tree groups and appeared to be efficient up to 50 m in adjacent stands (2.5-3 times farther than stand height). Previous studies about other conifer species also determined a decreasing number of seedlings with increasing distance from seed trees (Asselin, Fortin et Bergeron, 2001 ; Hanssen, 2003). Thus, shelterwood variants and ST are more effective than CC in boreal forests to promote the regeneration because of a reduced distance among residual stands, increasing humidity, decreasing maximum air temperature, and minimizing the occurrence and the severity of frost (MacDonald et Thompson, 2003 ; Man et Lieffers, 1999).

Balsam fir characterized the secondary regeneration species 10 years after partial cutting, although they were more abundant than the original stand proportion (>95% black spruce). Density of balsam fir was not influenced by structure, treatment and spatial position. This could probably be explained by the numbers of seedlings a.c. that were not high enough to study the regeneration process of balsam fir after partial cutting. Balsam fir regeneration was therefore absent in one younger block due to the original stand composition (96% black spruce) possibly influencing our results. However, balsam fir density after CC in older stands were similar to the results of Harvey et Brais (2002), while in younger stands they were two times lower than in this study. Shelterwood and ST systems generated changes in the light regime both spatially and in time (by cutting operations and the following windthrows), but did not favour shade intolerant competitors (i.e. deciduous species) regeneration, contrarily to the expectations from Messier *et al.* (1999). However, long-term monitoring determining the effect of deciduous competition in growth and seedlings survival is needed to assess the efficiency of silvicultural systems.

The size of black spruce after cutting is known to be lower in comparison with other conifer species as jack pine (*Pinus banksiana*), tamarack (*Larix laricina*) (Thiffault *et al.*, 2004) or balsam fir. Fir species also appears to grow more quickly in height than spruce when it is suddenly exposed to open conditions (Doucet et Boily, 1995 ; Messier *et al.*, 1999). Black spruce height results 10 years after treatment were similar in previous studies (Harvey et Brais, 2002 ; Renard *et al.*, 2016 ; Thiffault *et al.*, 2004). Mean annual growth was 8.3 cm/year for experimental shelterwoods and 9.5 cm/year for CC and ST, higher than the results obtained by Harvey et Brais (2002) (6.1 cm/year), although lower to the observation of Boily et Doucet (1993) (15 cm/year; 7-8 years a.c.). Riopel, Bégin et Ruel (2011) obtained similar sapling height classes (15-60 cm; 5 years a.c.) to our results 10 years a.c. explained by the pre-established regeneration (mostly layering) in their study. CC and ST showed the best growth performance for black spruce and balsam fir, in accordance with MacDonald et Thompson (2003) who identified that height and diameter increased with the harvest intensity in planted

conifers on a boreal mixedwood forest. Shelterwood was not the most efficient treatment to promote seedlings growth 10 years a.c. The growth performance increased with the harvest intensity, although differences were more than 2 cm between ST-CC and experimental shelterwoods. Actually, the regeneration has reached more than 30 cm height values, it could thus be recommendable to realize the final harvest as soon as possible to promote the seedling growth (Ruel, Doucet et Boily, 1995 ; Smith *et al.*, 1997).

### **5.5.2. Factors influencing the regeneration process: stocking and growth**

For many species, natural regeneration process by seed-origin depends on the receptivity of the germination beds (Galipeau, Kneeshaw et Bergeron, 1997 ; Hille et Den Ouden, 2004). Black spruce even-aged stands are derived mostly from seeds after fire (Gagnon et Morin, 2001 ; Greene *et al.*, 1999). Our results evidenced that all the treatments that removed the soil organic layer showed higher seedlings density than undisturbed floor as shown by Hille et Den Ouden (2004) in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. Soil preparation is related to position and treatment factors, which could be explained by black spruce seeds developing better on mineral soil (scarified plots in the trails) with lateral shadow of residual strips (Messier *et al.*, 1999). Black spruce regeneration was mostly concentrated in the trails, where the removal of the organic soil layer likely increase water availability and decrease early competition from mosses. Scarification was thus essential to achieve a satisfactory establishment of regeneration in black spruce stands consistent with the results obtained by Prévost (1996). Similar responses have been identified with different conifer tree species in other forest ecosystems as Scott pine (*Pinus sylvestris* L.), Lodgepole pine (*Pinus contorta*) (Landhäusser, 2009) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) (Hille et Den Ouden, 2004 ; Nilsson *et al.*, 2002).

Spatial position had an important role in the distribution of species and type of regeneration. Black spruce seedlings located in the scarified trails were mostly from sexual origin, while in

the residual strips it was from layering. Trails showed six times more black spruce density than residual strips without any soil preparation, in accordance with the results in white spruce stands of Solarik *et al.* (2010). However, Riopel, Bégin et Ruel (2011) indicated that residual strips had better conifer regeneration than trails, probably explained by a low level of soil disturbance in the skidding trails which is a typical result from the use of harvesters in mechanized operations. As germination of balsam fir needs more organic matter depth, regeneration was mostly located in the residual strips, in accordance with previous studies (Harvey et Brais, 2002 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2011). Black spruce and balsam fir had different regeneration response in terms of size and density (Figure 5). In shade conditions, suppressed balsam fir is better able to stop growing vertically and grow laterally than is spruce explaining the better regeneration or survival in residual strip position (Messier *et al.*, 1999).

Growth and survival of seedlings in the shade is the result of complex interactions between plant and resources as light, nutrients, and water availability (Messier *et al.*, 1999). Several studies have demonstrated that black spruce layers surviving in the understory for more than 100 years is common (Morin et Gagnon, 1991), and that the age of balsam fir saplings in the understory has been substantially underestimated as this species can have up to 40 missing rings (Morin et Laprise, 1997). Consequently, residual strip regeneration was the most challenging to explain for both conifer species (Figure 6) as it is linked the pre-established regeneration and layering. In the DS residual strips of older stands, the highest levels of balsam fir seedlings were identified. This could be explained because it was the treatment including the biggest residual strip width (25 m). Hanssen (2003) determined that Norway spruce regeneration increases with the distance to trails showing an optimum in distance higher than 12.5 m. We speculate that these species have similar ecological strategies in their regeneration process. In scarification trails, balsam fir was almost inexistent (being only present in the mounts), as they have low regeneration levels in the highly disturbed sites (Riopel, Bégin et Ruel, 2011). Our results are not supported by Raymond, Ruel et Pineau



(2000), indicating that mineral soil exposition favoured the microsites colonisation of balsam fir that could be explained by the pre-establish regeneration in this study.

Most of previous studies have indicated that light regimes among silvicultural treatments are a determinant factor for conifer regeneration success i.e. seedling growth (Lieffers *et al.*, 1999). Solar radiation varied sufficiently among treatments, however only differences in balsam fir growth were explained, contrarily to the results obtained in mixedwood forest by (MacDonald et Thompson, 2003). Our results indicated that black spruce regeneration is not influenced by solar radiation during the first 10 years a.c. Thus, the general and accepted premise describing growth increase following the harvest that enhances light availability was not demonstrated in black spruce seedlings and layers. We speculate that the shadow and competition produced by deciduous saplings could have influenced our measurements due to light radiation was taken at 1 m. It is very likely that solar radiations have an effect on the growth and survival in the next following years (induced by competition), making the realization of a long-term monitoring essential to confirm this question. However, during the first years of life of the tree, genetic are more important than other environmental factors. Black spruce as a slow growing tree species is to be expected to have lower values than balsam fir.

Organic matter, sphagnum moss, and mineral soil are recognized as the best seedbeds for black spruce promoting the highest initial survivor and density (Duchesne et Sirois, 1995 ; Prévost, 1997 ; Zasada, Sharik et Nygren, 1992). According to Raymond, Ruel et Pineau (2000), the germination substrate was the main factor determining the first-year seedling establishment, and canopy reduction combined with mineral seedbed treatment resulted in the best regeneration densities. Based on age and height classes, seedlings established within 3 to 4 years a.c. supported by other studies (Harvey et Brais, 2002 ; Prévost, 1997). Mortality of pre-established regeneration due to cutting operations was 35% lower than previous estimations of 50-80% (Frisque, Weetman et Clemmer, 1978 ; Prévost, 1997). This could be explained by the technological advances in forestry machinery, our treatments being done with

harvesters and forwarders instead of feller-bunchers and skidders. The micro-relief of scarification plots corresponds to a soil depression. In agreement with Fillion et Morin (1996), black spruce seedlings were mostly associated with concave microsites. Depressions have some advantages such as they are closer to the water table, congregate runoff water and washed down seeds into depressions by heavy rains. On the contrary, scarified plots could affect seedling survival by inundation. Seedling mortality by flood, predation or silvicultural operations was not measured in this study, we thus proposed to take into consideration this factor in future investigations in order to better understand the regeneration process as it is shown in other studies (Côté, Ferron et Gagnon, 2003 ; Frisque, Weetman et Clemmer, 1978). However, our findings indicated that seedlings mortality a.c. did not pose a risk to establish abundant regeneration in black spruce stands.

### **5.5.3. Management implications**

Previous research have evidenced that these experimental shelterwoods are able to promote a great growth response on residual trees and guaranty acceptable mortality by windthrow a.c. in black spruce stands (Montoro Girona *et al.*, 2016 ; Montoro Girona *et al.*, 2017). In this study, our results demonstrated than shelterwoods and ST cuttings reached adequate levels of black spruce regeneration establishment. In CC, the seedlings were mostly originated from vegetative reproduction and showed a contagious spatial distribution, while the density of shelterwood and ST was higher, mostly from seeds (not layering) and continuous in the trails. MS was the experimental treatment with the best performance in terms of seedlings density. However, the density levels registered in MS exceeded 50 000 stems/ha. These densities may thus require pre-commercial thinning or cleaning in the future according to the silvicultural prescriptions of (Harvey et Brais, 2002). Long-term monitoring will be necessary to better understand the competition, the mortality and the growth of seedlings in this experimental treatment. Finding tools to secure adequate density and growth of conifer regeneration is one of the biggest challenges on boreal forest management. Site preparation improves the

establishment of natural conifer regeneration (Nilsson *et al.*, 2002 ; Tomiolo *et al.*, 2016). Our results manifested the importance of considering soil disturbance with partial cutting in order to create the adequate seed-beds to black spruce: shade and mineral soil. We recommend using the scarification method to promote black spruce regeneration.

## 5.7. Conclusions

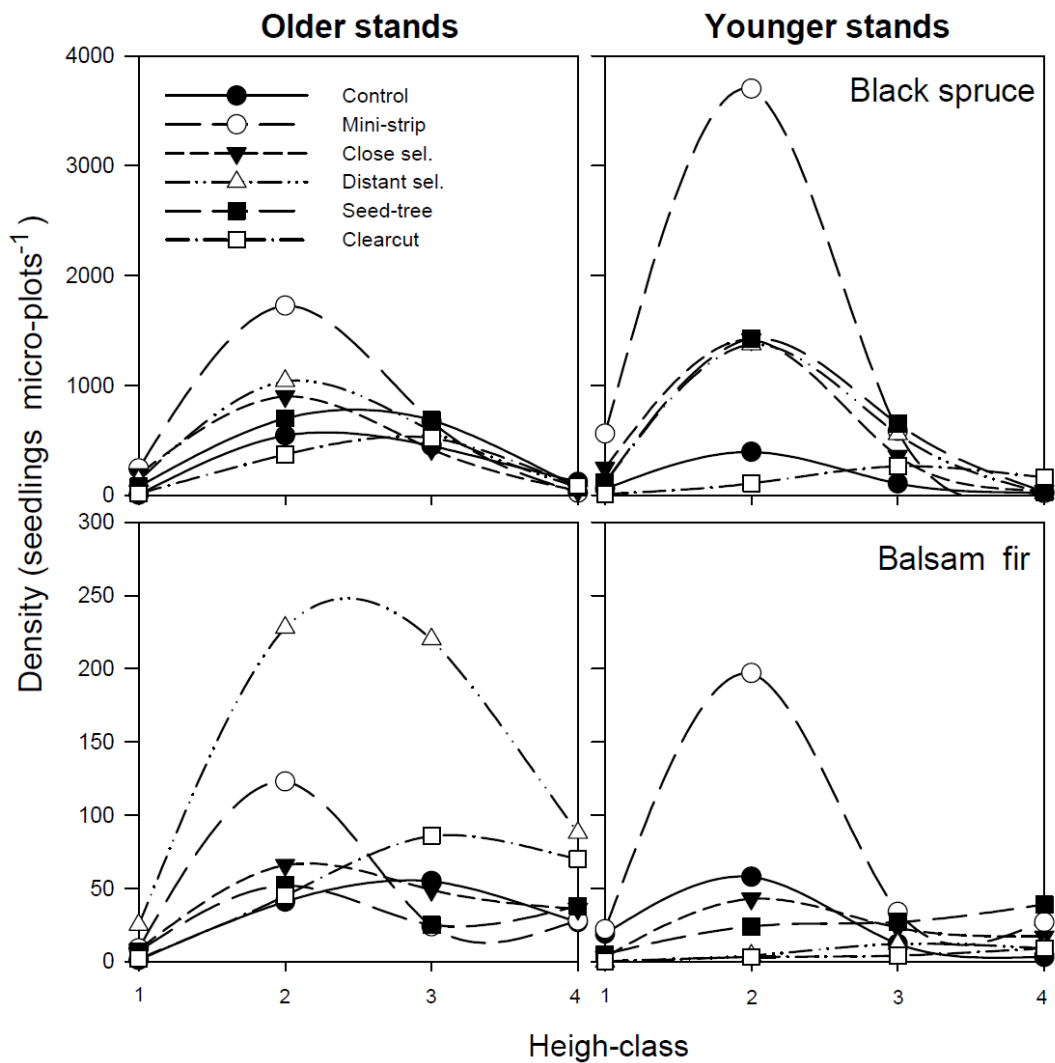
Ensuring regeneration for adequate density and growth of conifer is one of the most challenging issues of boreal forest management. The present research contributed to a better understanding of the regeneration process after a gradient of silvicultural treatments in boreal forest. Based on our results, the experimental shelterwood and seed-tree systems are effective treatments to promote the regeneration in spruce-moss forest. Black spruce regeneration was the main species after treatment. Optimum density performance was achieved by the experimental shelterwoods and seed-trees. Soil disturbances were a key factor in the establishment success of black spruce seedlings, and solar radiation did not influenced density and growth 10 years after cutting. Scarification was a successful tool promoting seed-origin regeneration in black spruce stands, suggesting soil preparation as recommendable methods for success in reaching an adequate density after partial cutting. Position was a key factor in the distribution of the regeneration identifying that layering was located in the residual strips and seed-origin seedlings into the trails. These results can be useful for forest managers to determine the timing of partial cuttings, to select the silvicultural systems and to optimize regeneration levels in black spruce stands. This study confirms that the shelterwood and seed-tree treatments are better silvicultural alternative than clear-cut to maximize seedling-density and guaranty the natural regeneration necessary for ecosystem management strategies in North-American boreal forest.

## 5.8. Supplementary Materials

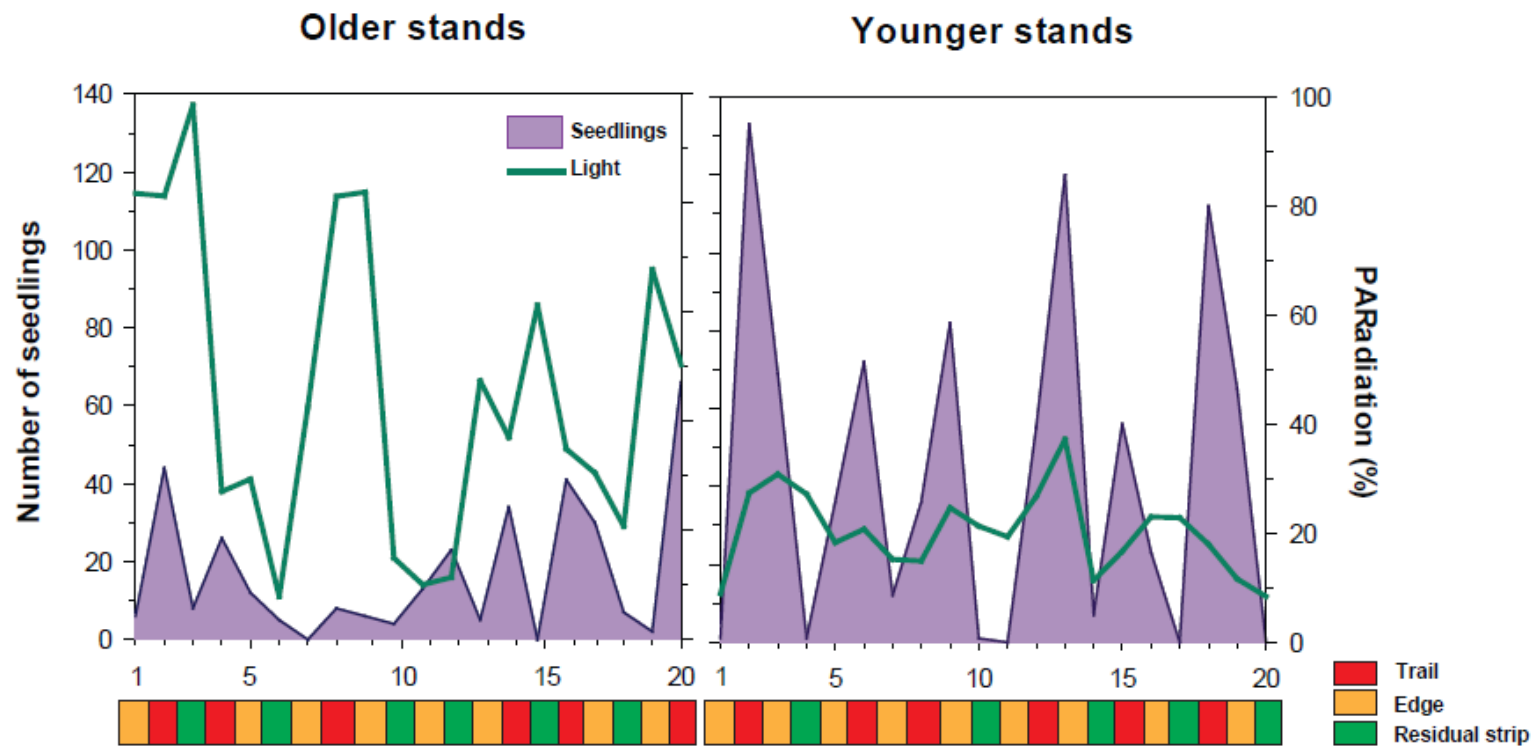
**Table S5.1.** Stocking of main conifers species regeneration 10 years after cutting (mean  $\pm$  standard error).

Stand structure	Treatment	Stocking (%)	
		Black spruce	Balsam fir
Older	Control	80.9 $\pm$ 3.7	20.6 $\pm$ 7.0
	Mini-strip	93.7 $\pm$ 2.4	35.7 $\pm$ 14.7
	Close sel.	92.1 $\pm$ 1.5	31.7 $\pm$ 12.6
	Distant sel.	90.5 $\pm$ 3.7	59.5 $\pm$ 10.9
	Seed-tree	93.6 $\pm$ 1.2	34.1 $\pm$ 11.6
	Clear-cut	82.5 $\pm$ 4.3	31.7 $\pm$ 5.2
Younger	Control	49.2 $\pm$ 6.1	30.9 $\pm$ 11.9
	Mini-strip	88.0 $\pm$ 2.7	56.3 $\pm$ 20.8
	Close sel.	89.7 $\pm$ 4.3	29.4 $\pm$ 8.6
	Distant sel.	71.4 $\pm$ 3.7	13.5 $\pm$ 5.8
	Seed-tree	88.0 $\pm$ 3.2	28.6 $\pm$ 9.2
	Clear-cut	87.3 $\pm$ 3.1	8.8 $\pm$ 3.9

**Figure S5.1.** Seedling and sapling height-class distributions 10 years after treatment by structure type and species; where numbers from 1 to 6 represent each height class: 1) 0-5 cm; 2) 5-30 cm; 3) 0.3-1 m; 4) >1 m.



**Figure S5.2.** Examples of relationship between solar radiation and density of black spruce seedlings 10 years after mini-strip shelterwood across a transect of plots by stand structure. PAR represents the percent transmittance of photosynthetically active radiation.



## CHAPTER VI

### CONCLUSIONS GÉNÉRALES





## 6. CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif général de ce projet de doctorat était d'évaluer l'effet à moyen terme de différents traitements de CPR sur la croissance, la mortalité et la régénération des pessières noires boréales, dans le cadre de l'aménagement forestier écosystémique. La coupe totale est devenue la pratique forestière la plus courante de la forêt boréale canadienne et ses implications sur la possibilité forestière, ses effets négatifs sur la simplification des structures forestières et l'urgence de la conservation de la biodiversité ont commencé à prendre de l'importance. Ainsi, l'évaluation des traitements sylvicoles comme alternative à la coupe totale est l'une des priorités de la recherche en foresterie dans les peuplements d'épinette noire de l'Est du Canada. Ce besoin de recherche a conduit au développement d'approches novatrices de coupes progressives dans les pessières noires qui en plus d'être rationnelles d'un point de vue sylvicole, sont économiquement viables.

La CPR est un système sylvicole classique qui n'a cependant pas de forme adaptée aux opérations mécanisées en forêt boréale canadienne. Son application est donc demeurée jusqu'à maintenant très marginale. Par conséquent, l'impact de ces coupes sur la croissance, la mortalité et la régénération des pessières noires restent inconnus encore aujourd'hui. Ce projet couvre de nombreux aspects cruciaux pour comprendre la réponse des pessières noires au Canada après une CPR et apporte d'importantes contributions pour la gestion des forêts. Il a fourni, pour la première fois, des résultats et des interprétations menant à des fortes implications pour l'aménagement forestier de ce système de coupe, ainsi que pour son évaluation sylvicole dans le cadre de l'aménagement durable de la forêt boréale. Ceci a été possible grâce à la création d'un vaste dispositif expérimental innovateur et unique au monde. Cette recherche a été l'une des premières à utiliser des approches méthodologiques inspirées par des systèmes adaptatifs complexes, en considérant des échelles multiples (spatiales et temporelles), la non-linéarité des processus écologiques ainsi que les interactions entre ces

facteurs (Messier, Puettmann et Coates, 2013). De plus, le dispositif expérimental se trouve dans l'un des domaines les plus importants pour la productivité forestière au Québec et les contributions de ce doctorat vont donc permettre à l'industrie du bois de bénéficier directement de ces résultats. De manière générale, cette recherche a contribué à approfondir la connaissance de la réponse de la croissance après coupe partielle, à améliorer la compréhension du processus de mortalité suite à des interventions sylvicoles et à mieux connaître la régénération des pessières noires.

## 6.1. Contributions majeures de la thèse

### 6.1.1. Croissance

Relativement peu d'études existent sur la réponse de la croissance des pessières noires équiennes aux coupes partielles et les rares études publiées sont concentrées sur les effets de l'éclaircie commerciale et limitées à certains types et structures de peuplements (Chapitre I). Concrètement, à notre connaissance, les effets des traitements sylvicoles d'intensité de coupe intermédiaire (40-60 % du peuplement résiduel) sur la croissance des pessières noires ont été inexistantes. Cette étude a contribué à apporter plus de lumière dans ce domaine en élargissant la gamme de peuplements et de traitements étudiés (Chapitre II et III).

La détermination pour la première fois, de l'effet bordure sur la croissance des peuplements équiennes d'épinettes noires a été l'une des contributions majeures de cette thèse de doctorat étant donné ses implications pour l'aménagement et le rendement forestier (Chapitre II). Cette étude a démontré que les arbres situés en bordure des sentiers de débardage ont doublé leur croissance comparés aux arbres localisés à l'intérieur de la bande résiduelle et que cet effet était plus marqué dans les peuplements jeunes. Le bord du sentier est un endroit caractérisé par une compétition plus faible et par un accès à la lumière et aux nutriments plus important. En contrepartie, il y a plus d'exposition au vent et plus de blessures aux tiges et aux racines

causées par la machinerie lors des opérations de coupe et de scarifiage (Cancino, 2005 ; Chen, Franklin et Spies, 1993 ; Gardiner *et al.*, 1997 ; Harper *et al.*, 2015). L'épinette noire est capable de supporter le stress du bord du sentier et de bénéficier de ces nouvelles conditions pour augmenter sa croissance. De plus, les jeunes peuplements ont enregistré une augmentation de la croissance radiale et de l'effet bordure deux fois plus forte que celle des vieux peuplements. Selon notre expérience, la coupe par minibandes et sélection distante dans les peuplements jeunes ont été les traitements les plus efficaces en terme de croissance radiale des arbres résiduels, dû essentiellement au fait qu'ils possèdent plus de bordure. En conséquence, nous recommandons de prendre en compte la distribution spatiale des sentiers pour favoriser l'effet de bordure, ainsi que l'âge du peuplement dans la planification sylvicole et la sélection des peuplements afin de maximiser la croissance après CPR. Cependant, il est important de prendre en compte le fait que les arbres localisés en bordure du sentier ont plus de risque de mortalité par chablis (Thorpe, Thomas et Caspersen, 2008).

Les outils qui permettent de mieux comprendre la réponse des arbres après un traitement sylvicole sont utiles dans l'aménagement forestier. Dans ce projet de recherche, une nouvelle méthodologie a été développée pour aborder l'étude de la croissance après coupe partielle à l'aide de données dendrochronologiques (Chapitre III). Cette nouvelle approche est basée sur l'utilisation des modèles individuels et non linéaires pour évaluer la variabilité de la réponse des arbres. Ainsi, le modèle de Schnute a été appliqué à des séries dendrochronologiques. Ce modèle a été initialement développé pour des études de croissance d'otolithes de poissons qui répondent de la même façon que les cernes de croissance des arbres. Grâce à la versatilité et la flexibilité de cette fonction non linéaire, nous avons réussi à simplifier la grande variabilité de la croissance après coupe en quatre patrons de réponses et leurs fréquences ont été interprétées écologiquement selon les caractéristiques du peuplement et des arbres résiduels. La croissance individuelle après coupe est hétérogène, mais nos résultats ont permis d'identifier les facteurs écologiques responsables de ce phénomène expliquant plus de 50% de la variabilité de la croissance des épinettes noires. La détermination du potentiel du modèle

de Schnute comme outil pouvant caractériser la réponse de croissance radiale des arbres est une contribution majeure dans l'aménagement forestier, étant donné que son application pourrait grandement améliorer la résolution et la précision de la modélisation de la croissance après coupe. En outre, la fréquence des courbes du modèle de Schnute pourrait être un indicateur d'efficacité dans la sélection du peuplement pour maximiser le rendement forestier. Une autre grande contribution a été l'identification de la courbe IV (exponentielle) en tant que patron montrant les valeurs les plus élevées de croissance radiale cumulative et son lien avec les arbres bordures des jeunes peuplements. Nous proposons d'utiliser le pourcentage d'arbres qui ont réagi avec cette courbe IV comme indicateur afin de comparer l'efficacité des traitements sylvicoles en termes de réponse de croissance radiale.

Les écosystèmes sont dynamiques, avec beaucoup de facteurs et de processus écologiques en interactions continue à l'échelle temporelle et spatiale. Il est donc nécessaire de modéliser les forêts à l'aide d'approches de systèmes adaptatifs complexes (Messier *et al.*, 2016 ; Messier, Puettmann et Coates, 2013 ; Puettmann, Coates et Messier, 2009). Notre étude démontre qu'il n'existe pas de réponse générale de croissance après coupe, compte tenu des différentes fréquences de patrons pour chaque scénario sylvicole et que l'incertitude statistique sur la croissance des arbres pourrait être réduite en reconnaissant cette diversité (Chapitre III).

### **6.1.2. Mortalité**

La mortalité et l'effet des coupes partielles sur le risque de chablis est un phénomène peu connu en forêt boréale et c'est pour cela que chaque étude dans ce domaine est une contribution importante pour la foresterie. Nous avons évalué la mortalité 10 ans après une CPR et calculé les risques pour chaque traitement sylvicole de notre dispositif (Chapitre IV). Cette thèse a permis d'expliquer 76% de la mortalité après coupe et de déterminer que l'effet du traitement, les blessures causées par la machinerie et la distance aux coupes adjacentes, sont les facteurs principaux responsables de la mortalité des arbres. L'étude de la mortalité a

souligné l'importance de prendre en compte la mortalité causées par chablis dans le cadre de l'aménagement forestier étant donné qu'elle représente 80% de la mortalité après coupe. L'augmentation de la mortalité avec l'intensité de coupe suggère qu'il est important de l'inclure dans les guides et les instructions sylvicoles pour la CPR et la réserve de semencier. Nous recommandons d'augmenter les niveaux de rétention en périphérie des sites traités pour réduire les pertes et de sélectionner des peuplements avec les conditions qui offrent la plus faible probabilité de chablis. Aussi, les niveaux de rétention minimale entraînent un risque accru de mortalité des arbres et des taux élevés de renversement, compromettant les objectifs sylvicoles des arbres résiduels (Urgenson, Halpern et Anderson, 2013).

Un autre aspect original de cette recherche a été l'utilisation du niveau de blessures et de la croissance des arbres avant coupe (comme indicateur du statut écologique des arbres), car ces variables ne sont pas habituellement utilisées dans les études de mortalité. Celles-ci ont été des facteurs clé dans l'explication du processus de mortalité après l'intervention. L'une des grandes contributions de cette étude a été la considération des types de mortalité (arbres cassés, renversés et morts debout), car la majorité des études précédentes n'ont pas pris en compte cette différenciation. Il a été déterminé ici que ce sont des processus différents. En effet, les types de mortalité ont permis de déterminer que les facteurs de vulnérabilité des arbres au cassement et au renversement sont différents.

Les CPR étudiés montrent une mortalité entre 15 et 20% plus élevée que celle du témoin, mais elle reste tout de même similaire au taux de mortalité naturelle dans l'aire d'étude (De Grandpré *et al.*, 2008). Les traitements présentent donc une alternative viable à la sylviculture boréale dans le cadre de la gestion durable des forêts, étant donné la minimisation des pertes causées par la mortalité après coupe. Le succès du traitement de coupe partielle dépend en partie de la survie des arbres résiduels. Dans cette étude, les réserves de semencier ont enregistré les plus hauts niveaux de mortalité (45-75% du peuplement résiduel), principalement en raison de la forte intensité de récolte où les arbres avaient peu de protection

contre le vent, par rapport aux traitements de CPR où seulement les arbres situés en bordure du sentier étaient fortement exposés (Gardiner *et al.*, 1997). Les bandes résiduelles petites et plus isolées sont plus vulnérables aux bris causés par le vent (Jönsson *et al.*, 2007) et ont montré des taux de renversement plus élevés sur les peuplements résiduels (Achim *et al.*, 2005). Des résultats similaires ont été obtenus par Anyomi et Ruel (2015) et Urgenson, Halpern et Anderson (2013), qui ont déterminé que les coupes lourdes comme la réserve de semencier, produisaient deux fois plus d'arbres renversés que les systèmes de coupe intermédiaires (par exemple, la CPR). Par conséquent, nous ne sommes pas en mesure de recommander cette pratique dans des peuplements d'épinettes noires équiennes comme dans le cas de Riopel, Bégin et Ruel (2010) pour les coupes avec protection des petites tiges marchantes. Alors que 75% de la surface terrière a été récoltée dans la réserve de semencier, nous proposons plutôt de réduire l'intensité de coupe de 10 à 20% pour minimiser les pertes de mortalité.

### **6.1.3. Régénération**

Les effets des systèmes de régénération par CPR dans les pessières noires sont encore mal connus. Cette étude a permis d'évaluer l'efficacité de ces traitements sylvicoles par rapport à la densité et la taille des semis d'épinette noire. Ce projet a étudié la densité 10 ans après coupe, afin de mieux connaître les facteurs impliqués dans le processus de régénération naturelle et ainsi, apporter plus de lumière sur l'étude de la dynamique des pessières noires après coupe partielle (Chapitre V). Notre dispositif est l'un des rares qui permette l'étude de la régénération 10 ans après une intervention sylvicole, avec l'incorporation des variables innovatrices comme la lumière et le substrat dans la méthodologie d'étude. Cela a permis une évaluation rigoureuse du processus de régénération après coupe partielle, se traduisant en une étude utile et originale dans le cadre de la foresterie boréale.

La régénération naturelle est une des priorités des politiques forestières québécoises. Cette thèse a démontré que les traitements de CPR et de réserve de semencier ont été capables d'établir des niveaux de régénération abondants de semis d'épinette noire et qu'ils étaient une option sylvicole plus efficace que la CPRS dans l'aménagement des pessières noires. Présentement, il y a une forte demande pour approfondir les connaissances sur les facteurs qui influencent la régénération naturelle de l'épinette après coupe (Hanssen, 2003). Nos analyses ont montré que la régénération des semis est plus dépendante du substrat que de la lumière. Le scarifiage a été le facteur le plus important dans la distribution et la densité de régénération d'épinette noire, car cette méthode de préparation du sol a pour but l'exposition du sol minéral qui correspond au lit de germination le plus efficace pour l'établissement de semis d'épinette noire.

L'une des questions sylvicoles les plus importantes à aborder dans l'implantation des coupes partielles est la détermination du moment où sera réalisée la coupe finale, ce que cette étude a permis de déterminer pour les traitements expérimentaux étudiés. Dans le cas des trois systèmes de CPR, la coupe finale devrait être réalisée lorsque la régénération a atteint au moins 30 cm de hauteur, de manière à réduire les risques de mortalité suite à la récolte totale du couvert (Ruel, Doucet et Boily, 1991). Selon les résultats des classes de hauteur de semis de l'épinette noire, la majorité de ceux-ci sont autour de 30 cm et c'est pour cela qu'il semble *a priori* raisonnable d'effectuer l'intervention finale à la fin de la période d'établissement de la régénération lors d'une CPR, qui se produit environ 10 ans après la coupe partielle en accord avec la littérature existante (Jeglum et Kennington, 1993 ; Morin et Gagnon, 1991 ; Nyland, 2016 ; Smith *et al.*, 1997). En plus, le maintien des semenciers sur une plus longue période de temps ne semble pas donner un avantage à l'établissement de la régénération. En pratique, cependant, il est possible de prolonger la période de régénération pour satisfaire, par exemple, les exigences d'aménagement dans le cadre d'une stratégie de rétention du couvert forestier. Si la coupe finale est retardée, la régénération aura une croissance ralentie, dont les impacts sur la production ligneuse à long terme restent à évaluer. Notre recommandation s'appuie sur

le fait que la croissance de la régénération a été plus élevée dans des traitements de haute intensité de coupe et pour cela l'ouverture totale de la canopée pourrait favoriser la croissance en hauteur des semis.

## 6.2. Limites de l'étude

Pour des questions hors de notre contrôle, un évènement de chablis a eu lieu dans un bloc à l'étude un an après la coupe. Une tempête de neige a également affecté un autre site témoin en 2007. Ces deux blocs affectés correspondent à des peuplements jeunes, et malheureusement, cela pourrait avoir influencé les résultats des études de la croissance et de la mortalité. L'impact de ces évènements a été contrebalancé grâce au grand nombre de répliqua de notre design expérimental.

Dû au manque de financement, le suivi dans le dispositif de recherche n'a pas été effectué pendant les 10 ans après coupe, malgré qu'un échantillonnage était initialement prévu pour la cinquième année dans la planification du projet. Par conséquent, la réponse temporelle de la mortalité par chablis, de la croissance et de la densité des semis après coupe n'ont pas été effectuées durant cette période. Cette information pourrait avoir aidé à avoir plus de précisions sur le processus de mortalité dans la détermination de la période critique relatif aux chablis (1 à 5 ans après l'intervention) dans l'étude de la mortalité de semis et du temps d'établissement des semis. Néanmoins, grâce aux classes de hauteurs et de l'âge des semis nous avons réussi à déterminer la période clé pour l'établissement de la régénération après coupe. Pour les futures études après coupe partielle, nous recommandons un suivi temporel qui permettrait de répondre en détail à ces questions.

Dans l'étude de la croissance, certaines variables pourraient avoir apporté plus de précision à notre recherche, comme l'âge individuel des arbres, lequel a été considéré dans de nombreuses études comme un facteur important à prendre en compte (Pamerleau-Couture *et*



*al.*, 2015 ; Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007). En tant que proxy pour cette variable, nous avons pris l'âge du peuplement, qui a été une mesure assez précise étant donné que nos forêts étudiées sont équiennes et que les différences d'âges entre les arbres était très minimales (spécialement dans les sites jeunes où la différence entre l'arbre le plus jeune et l'arbre le plus vieux était inférieure à 20 ans). Un autre aspect qui pourrait avoir apporté plus de précision à notre étude est la considération des variables climatiques, à cause de leur implication dans le phénomène de croissance. Toutefois, notre étude est concentrée dans la même région géographique et les différences entre sites d'étude sont mineures en comparaison avec les études à l'échelle du paysage et les transects latitudinaux, où les variables climatiques sont essentielles (Rossi *et al.*, 2011). La compétition est l'un des facteurs les plus importants dans les études de croissance et malgré que celle-ci ait été une variable clé dans l'interprétation des résultats (surtout pour l'effet bordure), l'une des principales limitations de notre étude a été le manque de valeur de compétition avant coupe et pendant le suivi temporel pour mieux comprendre comment l'effet du traitement et la mortalité après coupe ont influencé la compétition des arbres et, en conséquence, la croissance radiale. C'est pour cela que nous conseillons de prendre cette variable en compte durant tout le suivi et d'augmenter le nombre d'échantillon afin de gagner plus de résolution dans l'interprétation de l'impact de la compétition sur la croissance des arbres résiduels.

Actuellement, il y a une tendance à considérer les variations spatiales pour mieux interpréter et expliquer les phénomènes de croissance et de mortalité (Fraver *et al.*, 2014 ; Pamerleau-Couture *et al.*, 2015 ; Taylor et MacLean, 2007 ; Waldron *et al.*, 2014). Notre dispositif a été installé en 2003 et les coordonnées GPS de chaque arbre résiduel n'ont pas été prises. En conséquence, nous n'avons pas de détails sur l'impact de la localisation exacte des arbres dans la bande résiduelle ainsi que son effet sur la croissance et la mortalité. Pour inclure la variable spatiale dans notre étude, une classification de la position spatiale des arbres a été créée pour distinguer les arbres bordure de ceux situés à l'intérieur de la bande. Malgré que cette différenciation ait été utile et efficace, nous recommandons de considérer les

coordonnées exactes des arbres afin d'avoir plus de précision dans une future étude de la croissance (effet de la compétition) et de la mortalité (risque de chablis de par la proximité au sentier de coupe).

L'inventaire réalisé pour étudier la hauteur totale et celle du houppier des arbres compte un nombre limité d'arbres après coupe. Pour améliorer l'évaluation de ces variables, nous conseillons d'augmenter la taille de l'échantillonnage afin de gagner davantage de précision dans les résultats obtenus. Dans les peuplements jeunes, les différences en hauteur observées ont été faibles, tandis que dans les vieux peuplements une plus grande variabilité était présente et celle-ci aurait pu être mieux représentée dans notre étude. Malgré ces recommandations, le fait d'avoir réalisé nos études dans des peuplements équiennes ont minimisé ce manque d'information.

Une autre limitation de notre étude de mortalité a été l'inexistence de station météo dans nos sites d'étude se traduisant par un manque de variables météorologiques à l'échelle de l'unité expérimentale. De plus, il aurait été intéressant d'incorporer les événements de vitesse extrême de vent comme variable d'étude pour mieux connaître l'influence du vent sur la mortalité par chablis. Selon des sources du gouvernement, ces données commencent à être disponibles à Environnement Canada. Cependant, les variables géographiques n'ont pas été les plus déterminantes dans l'explication de la mortalité, à cause de l'homogénéisation de notre aire d'étude au niveau du climat.

### 6.3. Perspectives de recherche

Ce projet de recherche a abordé les questions les plus importantes au niveau sylvicole pour évaluer l'efficacité d'un traitement de coupe dans le but de promouvoir la croissance des arbres résiduels, de minimiser les pertes par chablis et de favoriser la régénération. Toutefois, pour avoir une évaluation plus complète dans un contexte de développement durable des

forêts, il faudrait réaliser trois études supplémentaires qui seraient focalisées sur l'aspect économique, les services écosystémiques rendus et la résilience des forêts après coupe partielle.

L'un des aspects les plus déterminants lors de l'application d'un traitement sylvicole sont les critères économiques. Dans un futur proche, il est prévu de réaliser une étude synthèse avec les résultats généraux de ce doctorat, en plus d'inclure les coûts d'implantation des traitements expérimentaux des CPR. Cette recherche permettra d'évaluer la viabilité économique de chacun des traitements sylvicoles étudiés dans les pessières noires, en plus de prendre en compte de façon intégrale tous les éléments évalués dans ce doctorat.

Les régimes de perturbation créent des caractéristiques qui sont responsables de la biodiversité régionale, impliquant la composition et la structure de la forêt, la matière organique du sol et la quantité de bois mort (Bauhus, Puettmann et Messier, 2009 ; Gauthier *et al.*, 2009 ; Navarro, Harvey et Morin, 2017 ; Waldron, Ruel et Gauthier, 2013). Dans le cadre de l'AFE, qui est inspiré par les perturbations naturelles, on tente de minimiser les écarts entre les conditions naturelles de la forêt et celles engendrées par les pratiques sylvicoles afin d'en atténuer les impacts sur la biodiversité (Vaillancourt *et al.*, 2008). Tous les traitements sylvicoles (incluant la coupe et la préparation du terrain) produisent une perturbation anthropique dans les écosystèmes forestiers. À la suite de cette intervention, une modification se produit au niveau des facteurs biotiques (composition, diversité et structure des essences) et abiotiques (lumière, température du sol, disponibilité hydrique). La végétation de sous-bois est un bon indicateur du statut des forêts, considérant qu'elle est directement influencée par les arbres qui forment la canopée (Macdonald et Fenniak, 2007 ; Roberts, 2007). Dans les scénarios sylvicoles réalisés au Canada, les travaux ont porté sur l'évolution de la communauté végétale après une coupe totale avec toutes les strates et essences de végétation en forêt mixte du Manitoba (Kembel, Waters et Shay, 2008), dans les coupes partielles en Alberta (Caners, Macdonald et Belland, 2013) et celles de la Colombie-

Britannique (Man, Rice et MacDonald, 2010). La dynamique de succession forestière après une coupe partielle a été étudiée au Québec dans l'érablière (Archambault *et al.*, 2003), la sapinière à bouleau jaune (Dubois *et al.*, 2006) et la pessière noire (Fenton *et al.*, 2013). Les travaux des CPR ont été très peu étudiés par rapport aux phénomènes de succession et de la dynamique forestière. En Ontario, les effets de la perturbation des coupes progressives ont été évalués sur la bande résiduelle (Jones et McPherson, 2012). Au Québec, le travail de Raymond (1998) en sapinière évalue la réponse de la végétation après coupes. Nous n'avons pas connaissance de l'existence d'un travail sur la dynamique et la succession forestière après une CPR dans les pessières noires. Pour répondre à cette prémisse cruciale de l'AFE, une étude dont l'objectif est d'évaluer la réponse de la végétation (structure, diversité, composition, distribution) après traitement dans le contexte de la dynamique et de la résilience forestière a été réalisée en collaboration avec l'Université de Helsinki. Il y a des études qui ont été effectuées sur la dynamique forestière après une perturbation naturelle au Québec, mais peu après une perturbation anthropique causée par des traitements sylvicoles. Cette étude permettra de connaître la capacité de récupération des pessières noires 10 ans après un traitement de CPR ainsi que les changements dans la végétation par rapport à sa composition, sa diversité et sa distribution.

Un des grands avantages de ce dispositif expérimental est l'existence de parcelles permanentes d'échantillonnage qui pourraient garantir le suivi des systèmes sylvicoles dans le temps et le développement des recherches futures. Pour approfondir le thème de la réponse de la croissance après les coupes partielles dans les pessières noires, il serait intéressant de déterminer la distance d'influence de l'effet bordure dans la bande résiduelle afin de maximiser la production ligneuse après traitement. Pour cela, on propose d'utiliser la méthodologie développée par Genet et Pothier (2013). Un autre aspect d'intérêt est l'estimation complète de la réponse de la croissance dans le temps après coupe, car pour l'instant les séries dendrochronologiques de l'épinette noire des études précédentes ne dépassent pas 12 ans (Thorpe, Thomas et Caspersen, 2007). Ce facteur serait très important à considérer dans la

planification de la coupe finale et dans l'optimisation de l'effet du traitement sur la croissance radiale. Selon les stratégies d'AFE, les traitements sylvicoles doivent imiter les perturbations naturelles (Drever *et al.*, 2006 ; Gauthier *et al.*, 2009 ; Kuuluvainen et Grenfell, 2012). Par contre, peu d'études ont été capables de comparer les réponses des peuplements aux perturbations naturelles *versus* perturbations anthropiques, p. ex. les traitements de coupe. Nous proposons d'utiliser les témoins affectés par les chablis pour évaluer la réponse de la croissance et de les comparer avec des peuplements traités avec CPR afin d'évaluer si nos traitements d'études sont capables de simuler une perturbation par chablis comme la théorie semble l'indiquer (Kuuluvainen et Grenfell, 2012).

Dans le Chapitre III, nous avons présenté les résultats obtenus dans l'étude de la croissance des arbres en utilisant la fonction de Schnute. Pour continuer à améliorer ce nouvel outil qui permet d'évaluer la croissance après coupe partielle, on propose de réaliser une étude comparative avec différentes fonctions non linéaires (p. ex. Richard-Chapman et Weibull) à l'échelle individuelle pour évaluer quel est le modèle qui apporte la meilleure résolution et la meilleure précision de réponse de la croissance radiale des arbres avec des données dendrochronologiques.

Nos résultats sur la mortalité après coupe partielle sont l'un des rares résultats obtenus jusqu'à maintenant avec un gradient de traitement sylvicoles dans les pessières noires basés sur des données détaillées au niveau du peuplement et de l'arbre. Par contre, une grande diversité de modèles prédictifs empiriques a été réalisée pour estimer les pertes causées par les chablis dans différents peuplements en forêt boréale. Ainsi, une grande fenêtre d'opportunités de recherche pourrait être développée afin de valider les résultats obtenus dans les études précédentes basés fondamentalement sur l'utilisation des facteurs topographiques et météorologiques (Anyomi, Mitchell et Ruel, 2016 ; Lanquaye-Opoku et Mitchell, 2005 ; Mitchell, Hailemariam et Kulis, 2001 ; Scott et Mitchell, 2005).

Au niveau des processus de régénération naturelle après CPR, les recherches précédentes ont déterminé la grande importance de l'apport de graines dans le succès de l'établissement des semis (Koski et Tallqvist, 1978). Les épinettes (*Picea* spp.) ont une grande variabilité interannuelle dans la production de graines et cette variation est un facteur clé dans la régénération naturelle de cette essence (Lamontagne et Boutin, 2007 ; Leemans, 1991 ; Sirois, 2000). Les rapports sur la période de libération des graines de *Picea* spp. qui sont viables varient selon la littérature, mais ils ont tendance à suggérer que la plupart des semis s'établissent dans les 3 ans suivant la perturbation (Greene et Johnson, 1998 ; Hanssen, 2003). Fleming et Mossa (1995) ont suggéré que 65 à 90% des semences viables d'épinette noire peuvent être libérées à partir de cônes contenus dans la coupe forestière des la première année suivant la récolte. Dans le même ordre d'idée, St-Pierre, Gagnon et Bellefleur (1992) ont signalé que 95,5% des semis présents 5 ans après l'incendie ont été établis au cours des trois premières années après cette perturbation. En conséquence, il serait intéressant d'inclure la production des graines des arbres résiduels afin d'évaluer l'effet du semencier dans la régénération sexuée. Dans le cadre de ce projet de doctorat, un petit échantillonnage a été réalisé pour prendre en compte ce facteur malgré le fait que plus de recherches seraient nécessaires afin d'aborder cette question en détail.

Un autre sujet recommandable pour de futures recherches est la présence de feuillus, étant donné le risque de changements de la composition ultérieure du peuplement (Brumelis et Carleton, 1988 ; Riopel, Bégin et Ruel, 2011). L'ouverture du couvert formé par les tiges résiduelles stimule la germination et la survie des bouleaux à papier (Perala et Alm, 1990). Selon les indications de Messier *et al.* (1999), les feuillus peuvent survivre pendant quelques années avec seulement 10% de la lumière du soleil, malgré que d'habitude ils ne se retrouvent que dans des espaces assez larges avec une insolation plus élevée. En conséquence, les espèces résineuses plus tolérantes à l'ombre dominent la régénération anticipée dans les forêts non aménagées des régions boréales où le feu n'est pas fréquent. Cette question

pourrait affecter aussi la croissance des semis d'épinettes noires et l'analyser avec rigueur serait indispensable dans le cadre de la régénération après coupe partielle.

L'épidémie de la TBE affecte présentement notre aire d'étude et en 2014, l'un des sites a été infecté démontrant un niveau de défoliation modéré. Selon la dernière cartographie spécifique, il est très probable qu'un autre site d'étude ait été infecté en 2016. En raison de la grande importance de cette perturbation naturelle pour la foresterie québécoise, ainsi que l'intérêt d'évaluer l'impact de cette épidémie sur le peuplement résiduel et la régénération établie après coupe, il serait prioritaire de développer une étude afin de déterminer les effets de celle-ci sur notre dispositif expérimental. Pour répondre à cette problématique, un projet de recherche dans le cadre d'un projet de fin de baccalauréat du programme de biologie a été mis en place et les travaux seront réalisés pendant l'été 2017.





## 7. RÉFÉRENCES

- Achim, A, J-C Ruel, BA Gardiner, G Laflamme et S Meunier. 2005. «Modelling the vulnerability of balsam fir forests to wind damage». *Forest Ecology and Management*, vol. 204, no 1, p. 37-52.
- Adame, Patricia, Miren del Río et Isabel Canellas. 2008. «A mixed nonlinear height–diameter model for pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.)». *Forest Ecology and Management*, vol. 256, no 1, p. 88-98.
- Agestam, E, P-M Ekö, U Nilsson et NT Welander. 2003. «The effects of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of *Fagus sylvatica* in southern Sweden». *Forest Ecology and Management*, vol. 176, no 1, p. 61-73.
- Allison, Paul D. 2010. *Survival analysis using SAS: a practical guide*: Sas Institute p.
- Alteyrac, Jerome, SY Zhang, Alain Cloutier et Jean Claude Ruel. 2005. «Influence of stand density on ring width and wood density at different sampling heights in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP)». *Wood and fiber science*, vol. 37, no 1, p. 83-94.
- Anyomi, KA, SJ Mitchell et J-C Ruel. 2016. «Windthrow modelling in old-growth and multi-layered boreal forests». *Ecological Modelling*, vol. 327, p. 105-114.
- Anyomi, Kenneth Agbesi, et Jean-Claude Ruel. 2015. «A multiscale analysis of the effects of alternative silvicultural treatments on windthrow within balsam fir dominated stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 45, no 12, p. 1739-1747.
- Archambault, Louis, Jean Bégin, Claude Delisle et Mathieu Fortin. 2003. «Dynamique forestière après coupe partielle dans la Forêt expérimentale du Lac Édouard, Parc de la Mauricie, Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 79, no 3, p. 672-684.
- Asselin, Hugo, Marie-Josée Fortin et Yves Bergeron. 2001. «Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 140, no 1, p. 29-37.

- Baker, Susan C, Thomas A Spies, Timothy J Wardlaw, Jayne Balmer, Jerry F Franklin et Gregory J Jordan. 2013. «The harvested side of edges: effect of retained forests on the re-establishment of biodiversity in adjacent harvested areas». *Forest Ecology and Management*, vol. 302, p. 107-121.
- Baldwin Jr, VC. 1977. *Regeneration following shelterwood cutting in a New Brunswick softwood stand*. Fredericton, NB, Canada: Maritime Forest Research Center, Canadian Forest Service p.
- Barik, SK, HN Pandey, RS Tripathi et P Rao. 1992. «Microenvironmental variability and species diversity in treefall gaps in a sub-tropical broadleaved forest». *Plant Ecology*, vol. 103, no 1, p. 31-40.
- Bauhus, Jürgen, Klaus Puettmann et Christian Messier. 2009. «Silviculture for old-growth attributes». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 4, p. 525-537.
- Bazzaz, Fakhri A. 1996. *Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press p.
- Beaudet, Marilou, et Christian 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*, vol. 28, no 7, p. 1007-1015.
- Beaudet, Marilou, et Christian Messier. 2002. «Variation in canopy openness and light transmission following selection cutting in northern hardwood stands: an assessment based on hemispherical photographs». *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 110, no 3, p. 217-228.
- Beaudet, Marilou, Christian Messier et Alain Leduc. 2004. «Understorey light profiles in temperate deciduous forests: recovery process following selection cutting». *Journal of Ecology*, vol. 92, no 2, p. 328-338.
- Bebber, Daniel P, Sean C Thomas, William G Cole et David Balsillie. 2004. «Diameter increment in mature eastern white pine *Pinus strobus* L. following partial harvest of old-growth stands in Ontario, Canada». *Trees*, vol. 18, no 1, p. 29-34.

- Beguín, Julien, David Pothier et Marcel Prevost. 2009. «Can the impact of deer browsing on tree regeneration be mitigated by shelterwood cutting and strip clearcutting?». *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 1, p. 38-45.
- Beland, M, E Agestam, PM Ekö, P Gemmel et U Nilsson. 2000. «Scarification and seedfall affects natural regeneration of Scots pine under two shelterwood densities and a clear-cut in southern Sweden». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 15, no 2, p. 247-255.
- Béland, Martin, Sébastien Calmels et Yves Bergeron. 2010. «Natural regeneration of jack pine on clay soils following harvesting and site preparation: seventh-year results». *The Forestry Chronicle*, vol. 86, no 4, p. 423-433.
- Belien, Evelyn, Sergio Rossi, Hubert Morin et Annie Deslauriers. 2014. «High-resolution analysis of stem radius variations in black spruce [*Picea mariana* (Mill.) BSP] subjected to rain exclusion for three summers». *Trees*, vol. 28, no 5, p. 1257-1265.
- Bella, Imre E, et JP DeFranceschi (1974). Commercial Thinning Improves Growth of Jack Pine. Edmonton, Alberta, Canadian Forest Service, Northern Forest Research Center Information Report NOR-X-112: 23 p
- Bergeron, Yves, Sylvie Gauthier, Victor Kafka, Patrick Lefort et Daniel Lesieur. 2001. «Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, no 3, p. 384-391.
- Bescond, Hervé, et Louis Imbeau. 2008. «Évaluation sylvicole et écologique de la coupe partielle dans la forêt boréale de la ceinture d'argile».
- Bladon, Kevin D, Victor J Lieffers, Uldis Silins, Simon M Landhäusser et Peter V Blenis. 2008. «Elevated mortality of residual trees following structural retention harvesting in boreal mixedwoods». *The Forestry Chronicle*, vol. 84, no 1, p. 70-75.
- Blanco, Juan A, Clive Welham, JP Kimmins, Brad Seely et Daniel Mailly. 2009. «Guidelines for modeling natural regeneration in boreal forests». *The Forestry Chronicle*, vol. 85, no 3, p. 427-439.

- Boily, Jocelyn, et René Doucet. 1993. «Croissance juvénile de marcottes d'épinette noire en régénération après récolte du couvert dominant». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, no 7, p. 1396-1401.
- Boivin, Jean-Louis. 1977. «Régénération après coupes mécanisées et conventionnelles: Côte-Nord du Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 53, no 6, p. 341-347.
- Bose, Arun K, Brian D Harvey, Suzanne Brais, Marilou Beudet et Alain Leduc. 2013. «Constraints to partial cutting in the boreal forest of Canada in the context of natural disturbance-based management: a review». *Forestry*, vol. 87, no 1, p. 11-28.
- Boserup, Ester. 1981. «Population and technological change: A study of long-term trends».
- Bouchard, Mathieu, et David Pothier. 2011. «Long-term influence of fire and harvesting on boreal forest age structure and forest composition in eastern Québec». *Forest Ecology and Management*, vol. 261, no 4, p. 811-820.
- Bouchard, Mathieu, David Pothier et Sylvie Gauthier. 2008. «Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 6, p. 1621-1633.
- Boucher, D, L De Grandpré et S Gauthier. 2003. «Développement d un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 79, no 2, p. 318-328.
- Bouget, Christophe, et Peter Duelli. 2004. «The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review». *Biological Conservation*, vol. 118, no 3, p. 281-299.
- Boulanger, Yan, et Dominique Arseneault. 2004. «Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 5, p. 1035-1043.
- Boulet, B, et M Huot (2013). *Le guide sylvicole du Québec: Les fondements biologiques de la sylviculture*, Les Publications du Québec, Québec
- Bourgeois, Laurence, Christian Messier et Suzanne Brais. 2004. «Mountain maple and balsam fir early response to partial and clear-cut harvesting under aspen stands of northern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 10, p. 2049-2059.

- Bowering, Michael, Valerie LeMay et Peter Marshall. 2006. «Effects of forest roads on the growth of adjacent lodgepole pine trees». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, no 4, p. 919-929.
- Bradshaw, Anthony D, John Cairns Jr, Richard Hobbs, David W MacDonald, Thomas P Moorhouse, Jody W Enck, Alan Gray, Steve G Whisenant, Jillian C Labadz et David P Butcher. 2002. «Handbook of Ecological Restoration».
- Bredenkamp, Brian V, et Timothy G Gregoire. 1988. «Notes: a forestry application of Schnute's generalized growth function». *Forest Science*, vol. 34, no 3, p. 790-797.
- Bright, Ryan M, Francesco Cherubini et Anders H Strømman. 2012. «Climate impacts of bioenergy: Inclusion of carbon cycle and albedo dynamics in life cycle impact assessment». *Environmental Impact Assessment Review*, vol. 37, p. 2-11.
- Brumelis, G, et TJ Carleton. 1988. «The vegetation of postlogged black spruce lowlands in central Canada. I. Trees and tall shrubs». *Canadian journal of forest research*, vol. 18, no 11, p. 1470-1478.
- Brunet, Y, JJ Finnigan et MR Raupach. 1994. «A wind tunnel study of air flow in waving wheat: single-point velocity statistics». *Boundary-Layer Meteorology*, vol. 70, no 1, p. 95-132.
- Burgess, Darwin, Greg Adams, Ted Needham, Craig Robinson et Rolland Gagnon. 2010. «Early development of planted spruce and pine after scarification, fertilization and herbicide treatments in New Brunswick». *The Forestry Chronicle*, vol. 86, no 4, p. 444-454.
- Burgess, DS, F Pinto et S Wetzler (2002). Some management implications from an eastern white pine regeneration experiment. Technology Transfer. Victoria, BC, Canada, Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre. 28: 6 p
- Burns, Russell M, et Barbara H Honkala. 1990. *Silvics of North America: USA*, 654 p.
- Burton, Philip Joseph, Christian Messier, Daniel W Smith et Wiktor L Adamowicz. 2003. *Towards sustainable management of the boreal forest*: NRC Research Press p.
- Busby, JA. 1965. «Studies on the stability of conifer stands». *Scottish Forestry*, vol. 19, p. 86-102.

- Cancino, Jorge. 2005. «Modelling the edge effect in even-aged Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don) stands». *Forest Ecology and Management*, vol. 210, no 1, p. 159-172.
- Candy, Richard Hedderly. 1951. *Reproduction on cut-over and burned-over land in Canada*: Forestry Branch, Department of Resources and Development p.
- Caners, Richard T, S Ellen Macdonald et René J Belland. 2013. «Bryophyte assemblage structure after partial harvesting in boreal mixedwood forest depends on residual canopy abundance and composition». *Forest Ecology and Management*, vol. 289, p. 489-500.
- Canham, Charles D, Julie S Denslow, William J Platt, James R Runkle, Tom A Spies et Peter S White. 1990. «Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests». *Canadian journal of forest research*, vol. 20, no 5, p. 620-631.
- Caron, J.L. 1988. *Les mécanismes de régénération de l'épinette noire: applications pratiques en aménagement. Chapitre 2: Problématique de l'aménagement de l'épinette noire.*, Textes des conférences présentées lors du colloque. Université du Québec à Chicoutimi.
- Cavazos, Tereza, Andrew C Comrie et Diana M Liverman. 2002. «Intraseasonal variability associated with wet monsoons in southeast Arizona». *Journal of Climate*, vol. 15, no 17, p. 2477-2490.
- Chazdon, Robin L. 1988. «Sunflecks and their importance to forest understorey plants». *Advances in ecological research*, vol. 18, p. 1-63.
- Chen, Jiquan, Jerry F Franklin et Thomas A Spies. 1993. «Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest». *Agricultural and forest meteorology*, vol. 63, no 3, p. 219-237.
- Chen, Jiquan, Jerry F Franklin et Thomas A Spies. 1995. «Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests». *Ecological Applications*, vol. 5, no 1, p. 74-86.
- Christensen, Norman L, Ann M Bartuska, James H Brown, Stephen Carpenter, Carla D'Antonio, Rober Francis, Jerry F Franklin, James A MacMahon, Reed F Noss et David J Parsons. 1996. «The report of the Ecological Society of America committee on the scientific basis for ecosystem management». *Ecological applications*, vol. 6, no 3, p. 665-691.

- Coates, K Dave. 1997. «Windthrow damage 2 years after partial cutting at the Date Creek silvicultural systems study in the interior cedar hemlock forests of northwestern British Columbia». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no 10, p. 1695-1701.
- Coates, K Dave. 2000. «Conifer seedling response to northern temperate forest gaps». *Forest Ecology and Management*, vol. 127, no 1, p. 249-269.
- Coates, K Dave. 2002. «Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, no 1, p. 387-398.
- Cogbill, Charles V. 1985. «Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada». *Canadian journal of forest research*, vol. 15, no 1, p. 252-261.
- Cogliastro, Alain, Karyne Benjamin et André Bouchard. 2006. «Effects of full and partial clearing, with and without herbicide, on weed cover, light availability, and establishment success of white ash in shrub communities of abandoned pastureland in southwestern Quebec, Canada». *New Forests*, vol. 32, no 2, p. 197-210.
- Copenheaver, Carolyn A, et Marc D Abrams. 2003. «Dendroecology in young stands: case studies from jack pine in northern lower Michigan». *Forest Ecology and Management*, vol. 182, no 1, p. 247-257.
- Côté, Mathieu, Jean Ferron et Réjean Gagnon. 2003. «Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, no 12, p. 2362-2371.
- Courtois, Réhaume, Jean-Pierre Ouellet, Claude Dussault et André Gingras. 2004. «Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 80, no 5, p. 598-607.
- Crecente-Campo, Felipe, Margarida Tomé, Paula Soares et Ulises Diéguez-Aranda. 2010. «A generalized nonlinear mixed-effects height–diameter model for *Eucalyptus globulus* L. in northwestern Spain». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 5, p. 943-952.
- Cremer, KW, CJ Borough, FH McKinnell et PR Carter. 1982. «Effects of stocking and thinning on wind damage in plantations». *NZJ For. Sci*, vol. 12, no 2, p. 244-268.

- Crossley, DI. 1976. «Growth response of spruce and fir to release from suppression». *The Forestry Chronicle*, vol. 52, no 4, p. 189-193.
- Cucchi, Véronique, Céline Meredieu, Alexia Stokes, François De Coligny, Juan Suarez et Barry A Gardiner. 2005. «Modelling the windthrow risk for simulated forest stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.)». *Forest Ecology and Management*, vol. 213, no 1, p. 184-196.
- Cyr, Dominic. 2011. «Cycle des feux, vieilles forêts et aménagement en forêt boréale de l'est du Canada». Université du Québec à Montréal.
- Cyr, Dominic, Sylvie Gauthier et Yves Bergeron. 2007. «Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada». *Landscape Ecology*, vol. 22, no 9, p. 1325-1339.
- De Grandpré, Louis, Sylvie Gauthier, Claude Allain, Dominic Cyr, S Pérignon, AT Pham, D Boucher, J Morissette, G Reyes et T Aakala. 2008. «Vers un aménagement écosystémique de la forêt boréale de la Côte-Nord». *Aménagement écosystémique En Forêt Boréale*.
- DeGayner, Eugene J, Marc G Kramer, Joseph G Doerr et Margaret J Robertsen. 2005. «Windstorm disturbance effects on forest structure and black bear dens in southeast Alaska». *Ecological Applications*, vol. 15, no 4, p. 1306-1316.
- Dekatoff, NE. 1932. « The natural regeneration of spruce ». *The Forestry Chronicle*, vol. 8, no 3, p. 152-153.
- Delagrangé, Sylvain, Christian Messier, Martin J Lechowicz et Pierre Dizengremel. 2004. «Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability». *Tree physiology*, vol. 24, p. 775-784.
- Desjardins, Richard. 1999. *L'erreur boréale*: Office National du Film du Canada.
- Díaz-Yáñez, Olalla, Blas Mola-Yudego, Rune Eriksen et José Ramón González-Olabarria. 2016. «Assessment of the main natural disturbances on Norwegian forest based on 20 years of national inventory». *PloS one*, vol. 11, no 8, p. e0161361.
- Dobson, Andy P, AD Bradshaw et AJ áM Baker. 1997. «Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology». *science*, vol. 277, no 5325, p. 515-522.



- Domke, Grant M, John P Caspersen et Trevor A Jones. 2007. «Light attenuation following selection harvesting in northern hardwood forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 239, no 1, p. 182-190.
- Dorado, Fernando Castedo, Ulises Diéguez-Aranda, Marcos Barrio Anta, Marina Sánchez Rodríguez et Klaus von Gadow. 2006. «A generalized height–diameter model including random components for radiata pine plantations in northwestern Spain». *Forest Ecology and Management*, vol. 229, no 1, p. 202-213.
- Doucet, R, et M Côté. 2009. «Manuel de foresterie». *Éditions MultiMondes: Québec, QC*.
- Doucet, R, M Pineau, JC Ruel et G Sheedy. 1996. «Sylviculture appliquée». *J. Bérard et M. Côté (éds.)—Manuel de foresterie. Les Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Québec*, p. 965-1004.
- Doucet, René, et Jocelyn Boily. 1987. *Bibliographie annotée sur le marcottage de l'épinette noire*: Ministère de l'énergie et des ressources (Secteur Forêts).
- Doucet, René, et Jocelyn Boily. 1995. *Croissance en hauteur de la régénération d'épinette noire et de sapin baumier après la coupe*: Direction de la recherche forestière.
- Drever, C Ronnie, Garry Peterson, Christian Messier, Yves Bergeron et Mike Flannigan. 2006. «Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience?». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, no 9, p. 2285-2299.
- Dubois, Julie, Jean-Claude Ruel, Jean-Gabriel Elie et Louis Archambault. 2006. «Dynamique et estimation du rendement des strates de retour après coupe totale dans la sapinière à bouleau jaune». *The Forestry Chronicle*, vol. 82, no 5, p. 675-689.
- Duchesne, Lasd.; Ouimet, Rasd. 2008. «Une histoire de perturbations! Les changements de composition dans la forêt du Québec méridional au cours des 30 dernières années». *Ministère des Ressources naturelles et de la Faune*, vol. no. 11, no Avis de recherche forestière p. 2.
- Duchesne, Sonia, et Luc Sirois. 1995. «Phase initiale de régénération après feu des populations conifériennes subarctiques». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 25, no 2, p. 307-318.

- Dunn, Allison L, Carol C Barford, Steven C Wofsy, Michael L Goulden et Bruce C Daube. 2007. «A long-term record of carbon exchange in a boreal black spruce forest: Means, responses to interannual variability, and decadal trends». *Global Change Biology*, vol. 13, no 3, p. 577-590.
- Environment Canada. 2017. «Canadian Wind Atlas».
- Eerikäinen, Kalle. 2003. «Predicting the height–diameter pattern of planted *Pinus kesiya* stands in Zambia and Zimbabwe». *Forest Ecology and Management*, vol. 175, no 1, p. 355-366.
- Eriksson, Miikka, Antti Pouttu et Heikki Roininen. 2005. «The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.)». *Forest Ecology and Management*, vol. 216, no 1, p. 105-116.
- FAO. 2009. «State of the world's forest 2009». Rome, Italy.
- FAO. 2011. «State of the world's forest». Rome, Italy.
- FAO. 2014. *State of the World's Forest: Enhancing the socioeconomic benefits from forests*. Rome, Italy, 133 p.
- FAO. 2016. *State of the world's forest*. Rome, Italy.
- Fedrowitz, Katja, Julia Koricheva, Susan C Baker, David B Lindenmayer, Brian Palik, Raul Rosenvald, William Beese, Jerry F Franklin, Jari Kouki et Ellen Macdonald. 2014. «Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis». *Journal of Applied Ecology*, vol. 51, no 6, p. 1669-1679.
- Fenton, N, H Bescond, L Imbeau, C Boudreault, P Drapeau et Y Bergeron. 2009. «Silvicultural and ecological evaluation of partial harvest in the boreal forest on the claybelt, Québec». In *Ecosystem management in the boreal forest*. , S; Villancourt Gauthier, M A; Leduc, A; De Granpré, L; Kneeshaw, D; Morin, H; Drapeau, P; Bergeron, Y, p. 373-393. Quebec, Canada: Presses de l'Université du Québec, .
- Fenton, Nicole J, Louis Imbeau, Timothy Work, Jenna Jacobs, Hervé Bescond, Pierre Drapeau et Yves Bergeron. 2013. «Lessons learned from 12 years of ecological research on partial cuts in black spruce forests of northwestern Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 89, no 3, p. 350-359.

- Fernández-de-Uña, Laura, Isabel Cañellas et Guillermo Gea-Izquierdo. 2015. «Stand Competition Determines How Different Tree Species Will Cope with a Warming Climate». *PloS one*, vol. 10, no 3, p. e0122255.
- Filion, Jacques, et Hubert Morin. 1996. «Distribution spatiale de la régénération de l'épinette noire 8 ans après un feu en forêt boréale (Québec)». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 26, no 4, p. 601-610.
- Fischer, Joern, et David B Lindenmayer. 2007. «Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 16, no 3, p. 265-280.
- Fleming, RL, et DS Mossa. 1995. «Direct seeding of black spruce in northwestern Ontario: temporal changes in seedbed coverage and receptivity». *The Forestry Chronicle*, vol. 71, no 2, p. 219-227.
- Flesch, Thomas K, et John D Wilson. 1999. «Wind and remnant tree sway in forest cutblocks. II. Relating measured tree sway to wind statistics». *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 93, no 4, p. 243-258.
- Foley, Jonathan A, Ruth DeFries, Gregory P Asner, Carol Barford, Gordon Bonan, Stephen R Carpenter, F Stuart Chapin, Michael T Coe, Gretchen C Daily et Holly K Gibbs. 2005. «Global consequences of land use». *Science*, vol. 309, no 5734, p. 570-574.
- Fortin, Mathieu, Jean Bégin et Louis Bélanger. 2003. «Évolution de la structure diamétrale et de la composition des peuplements mixtes de sapin baumier et d'épinette rouge de la forêt primitive après une coupe à diamètre limite sur l'Aire d'observation de la rivière Ouareau». *Canadian journal of forest research*, vol. 33, no 4, p. 691-704.
- Franklin, Jerry F, Thomas A Spies, Robert Van Pelt, Andrew B Carey, Dale A Thornburgh, Dean Rae Berg, David B Lindenmayer, Mark E Harmon, William S Keeton et David C Shaw. 2002. «Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, no 1, p. 399-423.
- Fraver, Shawn, Anthony W D'Amato, John B Bradford, Bengt Gunnar Jonsson, Mari Jönsson et Per-Anders Esseen. 2014. «Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies*

- forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning». *Journal of vegetation science*, vol. 25, no 2, p. 374-385.
- Frelich, Lee E, et Craig G Lorimer. 1991. «Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region». *Ecological monographs*, vol. 61, no 2, p. 145-164.
- Frisque, Gilles, et PE Vézina. 1977. «Reproduction de l'épinette noire (*Picea mariana*) après coupe à blanc de superficie réduite». *Canadian journal of forest research*, vol. 7, no 4, p. 648-655.
- Frisque, Gilles, Gordon Frederick Weetman et Edward Clemmer. 1978. «Analyse, 10 ans après coupe de bois à pâte, des problèmes de régénération dans l'est du Canada».
- Fuller, Angela K, Daniel J Harrison et Henry J Lachowski. 2004. «Stand scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure». *Forest Ecology and Management*, vol. 191, no 1, p. 373-386.
- Gagné, Laurent, Luc Lavoie et Jean-Marie Binot. 2012. «Croissance et propriétés mécaniques du bois après éclaircie commerciale dans une plantation d'épinette blanche (*Picea glauca*) âgée de 32 ans». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 42, no 2, p. 291-302.
- Gagnon, Réjean, et Hubert Morin. 2001. «Les forêts d'épinette noire du Québec: dynamique, perturbations et biodiversité». *Nat. Can*, vol. 125, p. 26-35.
- Galipeau, Christine, Daniel David Kneeshaw et Yves Bergeron. 1997. «White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no 2, p. 139-147.
- Gandhi, Kamal JK, Daniel W Gilmore, Steven A Katovich, William J Mattson, John R Spence et Steven J Seybold. 2007. «Physical effects of weather events on the abundance and diversity of insects in North American forests». *Environmental Reviews*, vol. 15, no NA, p. 113-152.
- Gardiner, BA. 1995. «The interactions of wind and tree movement in forest canopies». *Wind and trees*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 41-59.

- Gardiner, BA, GR Stacey, RE Belcher et CJ Wood. 1997. «Field and wind tunnel assessments of the implications of respacing and thinning for tree stability». *Forestry*, vol. 70, no 3, p. 233-252.
- Gastaldello, Pierre. 2005. «Remise en production des bétulaies jaunes résineuses dégradées». *Mémoire de maîtrise, Université Laval*.
- Gauthier, S, P Bernier, T Kuuluvainen, AZ Shvidenko et DG Schepaschenko. 2015. «Boreal forest health and global change». *Science*, vol. 349, no 6250, p. 819-822.
- Gauthier, S; Villancourt, M A; Leduc, A; De Granpré, L; Kneeshaw, D; Morin, H; Drapeau, P; Bergeron, Y. 2009. *Ecosystem management in the boreal forest*, 1st. Quebec, Canada: Presses de l'Université de Québec p.
- Gea-Izquierdo, Guillermo, Guillermo Martínez Pastur, Juan Manuel Cellini et María Vanessa Lencinas. 2004. «Forty years of silvicultural management in southern *Nothofagus pumilio* primary forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 201, no 2, p. 335-347.
- Genet, Astrid, et David Pothier. 2013. «Modeling tree spatial distributions after partial harvesting in uneven-aged boreal forests using inhomogeneous point processes». *Forest Ecology and Management*, vol. 305, p. 158-166.
- Gilmour, JG. 1966. «Winter scarification and white spruce regeneration, Saskatchewan». *The Forestry Chronicle*, vol. 42, no 2, p. 167-174.
- Giroud, Guillaume, Jean Bégin, Maurice Defo et Chhun-Huor Ung. 2016. «Ecogeographic variation in black spruce wood properties across quebec's boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 378, p. 131-143.
- Gómez, Mayerline Murillas. 2013. «Impact du longicorne noir, *Monochamus scutellatus* *scutellatus*, sur l'épinette noire et le sapin baumier à la suite de chablis en forêt boréale irrégulière». *Mémoire de maîtrise, Université Laval*.
- Goudiaby, Venceslas, Suzanne Brais, Frank Berninger et Robert Schneider. 2012. «Vertical patterns in specific volume increment along stems of dominant jack pine (*Pinus banksiana*) and black spruce (*Picea mariana*) after thinning». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 42, no 4, p. 733-748.

- Graham, Michael H. 2003. «Confronting multicollinearity in ecological multiple regression». *Ecology*, vol. 84, no 11, p. 2809-2815.
- Grandpré, Louis, Jacques Morissette et Sylvie Gauthier. 2000. «Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, no 6, p. 791-800.
- Greene, David F, John C Zasada, L Sirois, Daniel Kneeshaw, Hubert Morin, I Charron et M-J Simard. 1999. «A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 6, p. 824-839.
- Greene, DF, et EA Johnson. 1998. «Seed mass and early survivorship of tree species in upland clearings and shelterwoods». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no 9, p. 1307-1316.
- Grenon, F, JP Jetté et M Leblanc. 2010. «Manuel de référence pour l'aménagement écosystémique des forêts au Québec—Module 1-Fondements et démarche de la mise en oeuvre». *CERFO Min. Ress. Nat. Faune*.
- Groot, A, J M Lussier, AK Mitchell et DA MacIsaac. 2005. «A silvicultural systems perspective on changing Canadian forestry practices». *The Forestry Chronicle*, vol. 81, no 1, p. 50-55.
- Groot, Arthur. 1984. *Stand and site conditions associated with abundance of black spruce advance growth in the northern clay section of Ontario*. OX-358: p.
- Groot, Arthur, et Brian J Horton. 1994. «Age and size structure of natural and second-growth peatland *Picea mariana* stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, no 2, p. 225-233.
- Grumbine, R Edward. 1994. «What is ecosystem management?». *Conservation Biology*, vol. 8, no 1, p. 27-38.
- Guay, Régent, Réjean Gagnon et Hubert Morin. 1992. «A new automatic and interactive tree ring measurement system based on a line scan camera». *The Forestry Chronicle*, vol. 68, no 1, p. 138-141.
- Hagner, S. 1995. «Silvicultura en los bosques boreales». *Unasyva*.
- Hagner, Stig. 1962. *Natural regeneration under shelterwood stands*: Centraltryckeriet.

- Halme, Panu, Katherine A Allen, Ainārs Auniņš, Richard HW Bradshaw, Guntis Brūmelis, Vojtěch Čada, Jennifer L Clear, Anna-Maria Eriksson, Gina Hannon et Esko Hyvärinen. 2013. «Challenges of ecological restoration: lessons from forests in northern Europe». *Biological Conservation*, vol. 167, p. 248-256.
- Hämäläinen, Aino, Mika Hujo, Osmo Heikkala, Kaisa Junninen et Jari Kouki. 2016. «Retention tree characteristics have major influence on the post-harvest tree mortality and availability of coarse woody debris in clear-cut areas». *Forest Ecology and Management*, vol. 369, p. 66-73.
- Hannah, Peter R. 1988. «The shelterwood method in northeastern forest types: a literature review». *Northern Journal of applied forestry*, vol. 5, no 1, p. 70-77.
- Hanski, Ilkka. 2000. *Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation: Annales Zoologici Fennici*. JSTOR, 271-280 p.
- Hanssen, Kjersti Holt. 2003. «Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway». *Forest Ecology and Management*, vol. 180, no 1, p. 199-213.
- Hardy, Yvan, Michel Mainville et Daniel M Schmitt. 1986. «Spruce budworms handbook: an atlas of spruce budworm defoliation in Eastern North America, 1938-80».
- Harper, Karen A, Pierre Drapeau, Daniel Lesieur et Yves Bergeron. 2016. «Negligible structural development and edge influence on the understorey at 16–17-yr-old clear-cut edges in black spruce forest». *Applied vegetation science*.
- Harper, Karen A, S Ellen Macdonald, Philip J Burton, Jiquan Chen, Kimberley D Brosofske, Sari C Saunders, Eugenie S Euskirchen, DAR Roberts, Malanding S Jaiteh et Per-Anders Esseen. 2005. «Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes». *Conservation Biology*, vol. 19, no 3, p. 768-782.
- Harper, Karen A, S Ellen Macdonald, Michael S Mayerhofer, Shekhar R Biswas, Per-Anders Esseen, Kristoffer Hylander, Katherine J Stewart, Azim U Mallik, Pierre Drapeau et Bengt-Gunnar Jonsson. 2015. «Edge influence on vegetation at natural and

- anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia». *Journal of Ecology*, vol. 103, no 3, p. 550-562.
- Harvey, Brian, et Suzanne Brais. 2002. «Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 4, p. 653-666.
- Hatcher, R.J. 1961. *Partial cutting balsam fir stands on the Epaule River watershed, Quebec*: Department of Forestry.
- Hautala, Harri, et Ilkka Vanha-Majamaa. 2006. «Immediate tree uprooting after retention-felling in a coniferous boreal forest in Fennoscandia». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, no 12, p. 3167-3172.
- Heinselman, Miron L. 1973. «Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota». *Quaternary research*, vol. 3, no 3, p. 329-382.
- Heinselman, Miron L. 1981. «Fire and succession in the conifer forests of northern North America». In *Forest succession*, p. 374-405: Springer.
- Hille, Marco, et Jan Den Ouden. 2004. «Improved recruitment and early growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings after fire and soil scarification». *European Journal of Forest Research*, vol. 123, no 3, p. 213-218.
- Holgén, Per, et Björn Hånell. 2000. «Performance of planted and naturally regenerated seedlings in *Picea abies*-dominated shelterwood stands and clearcuts in Sweden». *Forest Ecology and Management*, vol. 127, no 1, p. 129-138.
- Holling, Crawford S. 1986. «The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change». *Sustainable development of the biosphere*, vol. 14, p. 292-317.
- Holman, H.L. 1927. «Natural regeneration of spruce in Alberta». *The Forestry Chronicle*, vol. 3, no 3, p. 4-6.
- Huang, Shongming, Stephen J Titus et Douglas P Wiens. 1992. «Comparison of nonlinear height-diameter functions for major Alberta tree species». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 22, no 9, p. 1297-1304.
- Hughes, E.L. 1967. «Studies in stand and seedbed treatment to obtain spruce and fir reproduction on the mixedwood slope type of northwestern Ontario». *Canada*,



- Department of Forestry and Rural Development, Forestry Branch, Ottawa*, no Departmental Publication 1189.
- Ilisson, Triin, Marek Metslaid, Floortje Vodde, Kalev Jõgiste et Malle Kurm. 2006. «Vascular plant response to windthrow severity in Norway spruce—dominated *Myrtillus* site type forests in Estonia». *Ecoscience*, vol. 13, no 2, p. 193-202.
- Jamarillo-Correa, Juan P, Jean Beaulieu et Jean Bousquet. 2004. «Variation in mitochondrial DNA reveals multiple distant glacial refugia in black spruce (*Picea mariana*), a transcontinental North American conifer». *Molecular Ecology*, vol. 13, no 9, p. 2735-2747.
- Jardon, Yves, Hubert Morin et Pierre Dutilleul. 2003. «Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, no 10, p. 1947-1961.
- Jeglum, JK, et DJ Kennington. 1993. «Strip clearcutting in black spruce».
- Johnson, HJ. 1968. «Pre-scarification and strip clearcutting to obtain lodgepole pine regeneration». *The Forestry Chronicle*, vol. 44, no 6, p. 27-30.
- Jonášová, M, E Vávrová et P Cudlín. 2010. «Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: natural regeneration in cleared and uncleared areas». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 6, p. 1127-1134.
- Jones, Trevor A, et Scott McPherson. 2012. «Comparative effects of full-tree and tree-length shelterwood harvesting on residual tree damage and coarse woody debris volume in the Great Lakes–St. Lawrence forest». *The Forestry Chronicle*, vol. 88, no 6, p. 736-746.
- Jönsson, Mari T, Shawn Fraver, Bengt Gunnar Jonsson, Mats Dynesius, Mats Rydgård et Per-Anders Esseen. 2007. «Eighteen years of tree mortality and structural change in an experimentally fragmented Norway spruce forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 242, no 2, p. 306-313.
- Karlsson, Matts, et Urban Nilsson. 2005. «The effects of scarification and shelterwood treatments on naturally regenerated seedlings in southern Sweden». *Forest Ecology and Management*, vol. 205, no 1, p. 183-197.
- Kembel, Steven W, Isobel Waters et Jennifer M Shay. 2008. «Short-term effects of cut-to-length versus full-tree harvesting on understorey plant communities and understorey-

- regeneration associations in Manitoba boreal forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 255, no 5, p. 1848-1858.
- Kern, Christel C, Julia I Burton, Patricia Raymond, Anthony W D'Amato, William S Keeton, Alejandro A Royo, Michael B Walters, Christopher R Webster et John L Willis. 2017. «Challenges facing gap-based silviculture and possible solutions for mesic northern forests in North America». *Forestry: An International Journal of Forest Research*, vol. 90, no 1, p. 4-17.
- Kimmins, JP. 1997. «Forest ecology: a foundation for sustainable forest management». *Prentice Hall, New Jersey*.
- Klaus, Marcus, Anne Holsten, Patrick Hostert et Jürgen P Kropp. 2011. «Integrated methodology to assess windthrow impacts on forest stands under climate change». *Forest Ecology and Management*, vol. 261, no 11, p. 1799-1810.
- Kneeshaw, Daniel D, Harry Williams, Eero Nikinmaa et Christian Messier. 2002. «Patterns of above-and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 2, p. 255-265.
- Kobe, Richard K, Stephen W Pacala, John A Silander et Charles D Canham. 1995. «Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance». *Ecological Applications*, vol. 5, no 2, p. 517-532.
- Kolabinski, VS. 1991. *Effects of cutting method and seedbed treatment on black spruce regeneration in Manitoba*.
- Koski, V, et R Tallqvist. 1978. «Results of long-time measurements of the quantity of flowering and seed crop of forest trees». *Folia For*, vol. 364, p. 1-60.
- Kozlowski, TT. 1999. «Soil compaction and growth of woody plants». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 14, no 6, p. 596-619.
- Krause, C, et H Morin. 2005. «Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 11, p. 2642-2654.

- Krause, Cornelia, Sandy Laplante et Pierre-Y Plourde. 2011. «Transversal tracheid dimension in thinned black spruce and Jack pine stands in the boreal forest». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 26, no 5, p. 477-487.
- Krause, Cornelia, Audrey Lemay, Stéphane Tremblay, Jean-Claude Ruel et Pierre-Y Plourde. 2014. «How does the root system inhibit windthrow in thinned black spruce sites in the boreal forest?». *Trees*, vol. 28, no 6, p. 1723-1735.
- Krause, Cornelia, et Hubert Morin. 1995. «Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.] after defoliation spruce budworm». *The Forestry Chronicle*, vol. 71, no 6, p. 747-754.
- Kuhn, Max, et Kjell Johnson. 2013. *Applied predictive modeling*: Springer p.
- Kuuluvainen, Timo. 2002. «Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia». *Silva Fennica*, vol. 36, no 1, p. 97-125.
- Kuuluvainen, Timo. 2009. «Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in northern Europe: the complexity challenge». *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, vol. 38, no 6, p. 309-315.
- Kuuluvainen, Timo, et Russell Grenfell. 2012. «Natural disturbance emulation in boreal forest ecosystem management—theories, strategies, and a comparison with conventional even-aged management 1 1 This article is one of a selection of papers from the 7th International Conference on Disturbance Dynamics in Boreal Forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 42, no 7, p. 1185-1203.
- Kuuluvainen, Timo; Siitonen, Juha. 2013. «Fennoscandian boreal forest as complex adaptive systems: Properties, management challenges and opportunities». *Managing forests as complex adaptive systems: Building resilience to the challenge of global change*. London, United Kingdom: Earthscan., p. 244-268.
- Labelle, Eric R, et Dirk Jaeger. 2011. «Soil compaction caused by cut-to-length forest operations and possible short-term natural rehabilitation of soil density». *Soil Science Society of America Journal*, vol. 75, no 6, p. 2314-2329.

- Lähde, E, T Eskelinen et A Väänänen. 2002. «Growth and diversity effects of silvicultural alternatives on an old-growth forest in Finland». *Forestry*, vol. 75, no 4, p. 395-400.
- Lamontagne, Jalene M, et Stan Boutin. 2007. «Local-scale synchrony and variability in mast seed production patterns of *Picea glauca*». *Journal of Ecology*, vol. 95, no 5, p. 991-1000.
- Landhäuser, Simon M. 2009. «Impact of slash removal, drag scarification, and mounding on lodgepole pine cone distribution and seedling regeneration after cut-to-length harvesting on high elevation sites». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 1, p. 43-49.
- Lanier, Louis, Michel Badre, P Delabrazé, J Dubourdieu et JP Flammarion. 1986. «Précis de sylviculture».
- Lanquaye-Opoku, Naa, et Stephen J Mitchell. 2005. «Portability of stand-level empirical windthrow risk models». *Forest Ecology and Management*, vol. 216, no 1, p. 134-148.
- Larouche, Catherine. 2005. «Effet du patron de répartition des coupes et des variables du milieu sur les pertes par chablis dans les lisières. Cas de la sapinière à bouleau blanc de l'Est». *Résumé*, p. 02.
- Latham, P, et J Tappeiner. 2002. «Response of old-growth conifers to reduction in stand density in western Oregon forests». *Tree Physiology*, vol. 22, no 2-3, p. 137-146.
- Lavoie, N. 1995. «La régénération naturelle de l'épinette blanche à travers le Canada et l'Alaska». *Fac. Foresterie et Géomatique, Univ. Laval*.
- Lavoie, Sébastien, Jean-Claude Ruel, Yves Bergeron et Brian D Harvey. 2012. «Windthrow after group and dispersed tree retention in eastern Canada». *Forest Ecology and Management*, vol. 269, p. 158-167.
- Leak, William B, Dale S Solomon et Paul S DeBald. 1987. «Silvicultural guide for northern hardwood types in the Northeast».
- Leblanc, Marc, et Louis Bélanger. 2000. *La sapinière vierge de la Forêt Montmorency et de sa région: une forêt boréale distincte*: Gouv. du Québec, Ministère des Forêts, Direction de la Recherche.

- Leemans, R. 1991. «Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden». *Vegetatio*, vol. 93, no 2, p. 157-165.
- Lees, JC. 1963. «Partial cutting with scarification in Alberta spruce-aspen stands».
- Lei, YC, et SY Zhang. 2004. «Features and partial derivatives of Bertalanffy-Richards growth model in forestry». *Nonlinear Analysis: Modelling and Control*, vol. 9, no 1, p. 65-73.
- Lemay, Audrey, Cornelia Krause, Alexis Achim et Jean Bégin. 2016. «Growth and wood quality of black spruce and balsam fir following careful logging around small merchantable stems (CLASS) in the boreal forest of Quebec, Canada». *Forestry*.
- Lessard, E, RA Fournier, JE Luther, MJ Mazerolle et OR Van Lier. 2014. «Modeling wood fiber attributes using forest inventory and environmental data for Newfoundland's boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 313, p. 307-318.
- Lieffers, VJ, Ch Messier, KJ Stadt, F Gendron et PG Comeau. 1999. «Predicting and managing light in the understory of boreal forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 6, p. 796-811.
- Linares, Juan Carlos, Jesus Julio Camarero et Jose Antonio Carreira. 2010. «Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*». *Journal of Ecology*, vol. 98, no 3, p. 592-603.
- Lindenmayer, David B, et Jerry F Franklin. 2002. *Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach*: Island Press p.
- Lindenmayer, DB, JF Franklin, A Löhmus, SC Baker, Juergen Bauhus, W Beese, A Brodie, B Kiehl, J Kouki et G Martínez Pastur. 2012. «A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues». *Conservation Letters*, vol. 5, no 6, p. 421-431.
- Liu, Chuangmin, Jean-Claude Ruel et SY Zhang. 2007. «Immediate impacts of partial cutting strategies on stand characteristics and value». *Forest Ecology and Management*, vol. 250, no 3, p. 148-155.

- Lóšková, Jana, Peter Ľuptáčík, Dana Miklisová et Ľubomír Kováč. 2013. «The effect of clear-cutting and wildfire on soil Oribatida (Acari) in windthrown stands of the High Tatra Mountains (Slovakia)». *European journal of soil biology*, vol. 55, p. 131-138.
- Lussier, Jean-Martin, Hubert Morin et Réjean Gagnon. 1992. «Comparaison de la croissance de marcottes d'épinette noire (*Picea mariana*) adultes après coupe à celle d'individus issus de graines après feu». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 22, no 10, p. 1524-1535.
- Lussier, Jean-Martin, Hubert Morin et Réjean Gagnon. 2002. «Mortality in black spruce stands of fire or clear-cut origin». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 3, p. 539-547.
- Lutz, Wolfgang, Warren C Sanderson et Sergei Scherbov. 2004. *The end of world population growth in the 21st century: New challenges for human capital formation and sustainable development*. Earthscan p.
- MacCleery, Doug. 2008. «Re-inventing the United States Forest Service: evolution from custodial management, to production forestry, to ecosystem management». *Reinventing forestry agencies: experiences of institutional restructuring in Asia and the Pacific*. RAP Publication (FAO), Bangkok, p. 45-77.
- MacCurrach, RS. 1991. «Spacing: an option for reducing storm damage». *Scottish Forestry (United Kingdom)*.
- MacDonald, G Blake, et David J Thompson. 2003. «Responses of planted conifers and natural hardwood regeneration to harvesting, scalping, and weeding on a boreal mixedwood site». *Forest Ecology and Management*, vol. 182, no 1, p. 213-230.
- Macdonald, S Ellen, et Treena E Fenniak. 2007. «Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: natural patterns and response to variable-retention harvesting». *Forest Ecology and Management*, vol. 242, no 1, p. 34-48.
- Machado, José-Luis, et Peter B Reich. 1999. «Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory». *Canadian journal of forest research*, vol. 29, no 9, p. 1438-1444.

- MacIsaac, DA, et R Krygier. 2009. «Development and long-term evaluation of harvesting patterns to reduce windthrow risk of understorey spruce in aspen–white spruce mixedwood stands in Alberta, Canada». *Forestry*, vol. 82, no 3, p. 323-342.
- Mailly, Daniel, Sylvain Turbis et David Pothier. 2003. «Predicting basal area increment in a spatially explicit, individual tree model: a test of competition measures with black spruce». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, no 3, p. 435-443.
- Majcen, Z. 1994. «Historique des coupes de jardinage dans les forêts inéquiennes au Québec».
- Mäkinen, Harri, Pekka Nöjd et Antti Isomäki. 2002. «Radial, height and volume increment variation in *Picea abies* (L.) Karst. stands with varying thinning intensities». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 17, no 4, p. 304-316.
- Man, Rongzhou, Gordon J Kayahara, James A Rice et G Blake MacDonald. 2008. «Eleven-year responses of a boreal mixedwood stand to partial harvesting: light, vegetation, and regeneration dynamics». *Forest Ecology and Management*, vol. 255, no 3, p. 697-706.
- Man, Rongzhou, et Victor J Lieffers. 1999. «Effects of shelterwood and site preparation on microclimate and establishment of white spruce seedlings in a boreal mixedwood forest». *The Forestry Chronicle*, vol. 75, no 5, p. 837-844.
- Man, Rongzhou, James A Rice et G Blake MacDonald. 2010. «Five-year light, vegetation, and regeneration dynamics of boreal mixedwoods following silvicultural treatments to establish productive aspen–spruce mixtures in northeastern Ontario». *Canadian journal of forest research*, vol. 40, no 8, p. 1529-1541.
- Matthews, John D. 1989. *Silvicultural systems*. New York, NY, USA: Oxford University Press p.
- Mayaka, Theodore B. 1994. «A family of segmented polynomial functions for modelling the border effect on the diameter growth of Ayous (*Triplochiton scleroxylon* K. Schum)». *Forest Ecology and Management*, vol. 70, no 1, p. 275-283.
- McComb, William C, Thomas A Spies et William H Emmingham. 1993. «Douglas-fir forests: managing for timber and mature-forest habitat». *Journal of forestry (USA)*.
- McDonald, Robert I, et Dean L Urban. 2004. «Forest edges and tree growth rates in the North Carolina Piedmont». *Ecology*, vol. 85, no 8, p. 2258-2266.

- Meer, PJ van der, et F Bongers. 1996. «Formation and closure of canopy gaps in the rain forest at Nouragues, French Guiana». *Plant Ecology*, vol. 126, no 2, p. 167-179.
- Mehtätalo, Lauri, Heli Peltola, Antti Kilpeläinen et Veli Pekka Ikonen. 2014. «The response of basal area growth of scots pine to thinning: a longitudinal analysis of tree-specific series using a nonlinear mixed-effects model». *Forest Science*, vol. 60, no 4, p. 636-644.
- Messier, Christian, René Doucet, Jean-Claude Ruel, Yves Claveau, Colin Kelly et Martin J Lechowicz. 1999. «Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 6, p. 812-823.
- Messier, Christian, Klaus Puettmann, Elise Filotas et Dave Coates. 2016. «Dealing with Non-linearity and Uncertainty in Forest Management». *Current Forestry Reports*, vol. 2, no 2, p. 150-161.
- Messier, Christian, Klaus J Puettmann et K David Coates. 2013. *Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change*: Routledge.
- Metzger, Frederick T, et Carl H Tubbs. 1971. «The influence of cutting method on regeneration of second-growth northern hardwoods». *Journal of Forestry*, vol. 69, no 9, p. 559-564.
- Meunier, S, J-C Ruel, G Laflamme et A Achim. 2002. «Résistance comparée de l'épinette blanche et du sapin baumier au renversement». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 4, p. 642-652.
- Meurant, Gerard. 2012. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*: Academic press p.
- MFFP. 2007. «Guide de reconnaissance des types écologiques: Région écologique 6h Collines du lac Péribonka, Région écologique 6i Hautes collines du réservoir aux Outardes». Ministère des ressources naturelles et de la faune, la forêt du Québec. Direction des inventaires forestiers. En ligne. [http://www.foretprivee.ca/wp-content/uploads/2016/12/TBE\\_2016\\_P.pdf](http://www.foretprivee.ca/wp-content/uploads/2016/12/TBE_2016_P.pdf). Consulté le 6 juin 2017.
- MFFP. 2016. «Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2016». En ligne. [http://www.foretprivee.ca/wp-content/uploads/2016/12/TBE\\_2016\\_P.pdf](http://www.foretprivee.ca/wp-content/uploads/2016/12/TBE_2016_P.pdf). Consulté le 10 juin 2017.



- MFFP. 2017a. «Inventaire écoforestier». En ligne. <http://mffp.gouv.qc.ca/les-forets/inventaire-ecoforestier/>. Consulté le 6 juin 2017.
- MFFP. 2017b. «Traitements sylvicoles liés à l'aménagement écosystémique des forêts ». En ligne. <http://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/amenagement/amenagement-ecosystemique-sylvicoles-traitements.jsp>. Consulté le 19 juin 2017.
- Miller, Gary W. 1993. «Financial aspects of partial cutting practices in central Appalachian hardwoods».
- Mitchell, S.J. 1995. «A synopsis of windthrow in British Columbia: occurrence, implications, assessment and management». *Wind and trees*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 448-459.
- Mitchell, S.J. 2012. «Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis». *Forestry*, p. cps058.
- Mitchell, S.J, et WJ Beese. 2002. «The retention system: reconciling variable retention with the principles of silvicultural systems». *The Forestry Chronicle*, vol. 78, no 3, p. 397-403.
- Mitchell, Stephen J, Temesgen Hailemariam et Yolanta Kulis. 2001. «Empirical modeling of cutblock edge windthrow risk on Vancouver Island, Canada, using stand level information». *Forest Ecology and Management*, vol. 154, no 1, p. 117-130.
- Montoro Girona, Miguel, Hubert Morin, Jean-Martin Lussier et Denis Walsh. 2016. «Radial growth response of black spruce stands ten years after experimental shelterwoods and seed-tree cuttings in boreal forest». *Forests*, vol. 7, no 10, p. 240.
- Montoro Girona, Miguel, Sergio Rossi, Jean-Martin Lussier, Denis Walsh et Hubert Morin. 2017. «Understanding tree growth responses after partial cuttings: A new approach». *PloS one*, vol. 12, no 2, p. e0172653.
- Morin, Hubert, et Réjean Gagnon. 1991. «Structure et croissance de peuplements d'épinette noire issus de régénération préétablie, une quarantaine d'années après coupe au Lac Saint-Jean, Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 67, no 3, p. 275-283.
- Morin, Hubert, et Danielle Laprise. 1990. «Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, no 1, p. 1-8.

- Morin, Hubert, et Danielle Laprise. 1990. 1997. «Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no 9, p. 1442-1451.
- Morin, Hubert, Danielle Laprise et Yves Bergeron. 1993. «Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, no 8, p. 1497-1506.
- Myers, Norman, Russell A Mittermeier, Cristina G Mittermeier, Gustavo AB Da Fonseca et Jennifer Kent. 2000. «Biodiversity hotspots for conservation priorities». *Nature*, vol. 403, no 6772, p. 853-858.
- N.F.D, National Forest Database. 2016. Base de données nationale sur les forêts. «Canadian Forest Service, Natural Resources Canada». Tableaux juridiques. En ligne. [http://nfdp.ccfm.org/data/detailed/html/detailed\\_5120\\_p\\_QC.html](http://nfdp.ccfm.org/data/detailed/html/detailed_5120_p_QC.html). Consulté le 24 février juin 2016.
- N.F.D, National Forest Database. 2017. «Terminologie de la sylviculture au Canada». En ligne. [http://nfdp.ccfm.org/terms/terms\\_f.php](http://nfdp.ccfm.org/terms/terms_f.php). Consulté le 6 juin 2017.
- Navarro, Lionel, Anne-Élizabeth Harvey et Hubert Morin. 2017. «Lepidoptera wing scales: a new paleoecological indicator for reconstructing spruce budworm abundance». *Canadian Journal of Forest Research*, no 999, p. 1-7.
- Nguyen-Xuan, Thuy, Yves Bergeron, Dan Simard, Jim W Fyles et David Paré. 2000. «The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison». *Canadian journal of forest research*, vol. 30, no 9, p. 1353-1364.
- Ni, Fenbiao, Tereza Cavazos, Malcolm K Hughes, Andrew C Comrie et Gary Funkhouser. 2002. «Cool-season precipitation in the southwestern USA since AD 1000: comparison of linear and nonlinear techniques for reconstruction». *International Journal of Climatology*, vol. 22, no 13, p. 1645-1662.
- Nicoll, Bruce C, et Andrew J Dunn. 2000. «The effects of wind speed and direction on radial growth of structural roots». In *The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology*, p. 219-225: Springer.
- Nilsson, Urban, Pelle Gemmel, Ulf Johansson, Matts Karlsson et Torkel Welander. 2002. «Natural regeneration of Norway spruce, Scots pine and birch under Norway spruce

- shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden». *Forest Ecology and Management*, vol. 161, no 1, p. 133-145.
- Nowacki, Gregory J, et Marc D Abrams. 1997. «Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks». *Ecological Monographs*, vol. 67, no 2, p. 225-249.
- NRC, Ressources naturelles Canada. 2016. Données statistiques des Ressources forestières En ligne. <<https://scf.rncan.gc.ca/profilstats>>.
- Nyland, Ralph D. 2016. *Silviculture: concepts and applications*: Waveland Press p.
- Orwig, David A, et Marc D Abrams. 1997. «Variation in radial growth responses to drought among species, site, and canopy strata». *Trees*, vol. 11, no 8, p. 474-484.
- Paine, CE, Toby R Marthews, Deborah R Vogt, Drew Purves, Mark Rees, Andy Hector et Lindsay A Turnbull. 2012. «How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists». *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 3, no 2, p. 245-256.
- Pamerleau-Couture, Émilie, Cornelia Krause, David Pothier et Aaron Weiskittel. 2015. «Effect of three partial cutting practices on stand structure and growth of residual black spruce trees in north-eastern Quebec». *Forestry*, vol. 88, no 4, p. 471-483.
- Pape, Rolf. 1999. «Influence of thinning and tree diameter class on the development of basic density and annual ring width in *Picea abies*». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 14, no 1, p. 27-37.
- Paquette, Alain, André Bouchard et Alain Cogliastro. 2007. «A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions». *Forest Ecology and Management*, vol. 242, no 2, p. 800-804.
- Parent, S, et C Messier. 1995. «Effects of light gradient on height growth and crown architecture of a naturally regenerated Balsam fir». *Canadian journal of forest research*, vol. 25, no 6, p. 878-885.
- Parish, R, CM Johnson, G Montgomery, A Vyse, RA Willis, D Winston et DP Lavender. 2011. *Regenerating British Columbia's Forests*: UBC Press p.

- Park, Andrew, et Edward R Wilson. 2007. «Beautiful Plantations: can intensive silviculture help Canada to fulfill ecological and timber production objectives?». *The Forestry Chronicle*, vol. 83, no 6, p. 825-839.
- Payette, Serge, Louise Filion et Ann Delwaide. 1990. «Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantaré Ecological Reserve, Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, no 8, p. 1228-1241.
- Peltola, Heli, Jari Miina, Ismo Rouvinen et S Kellomaki. 2002. «Effect of early thinning on the diameter growth distribution along the stem of Scots pine». *Silva Fennica*, vol. 36, no 4, p. 813-825.
- Peng, Changhui, Lianjun Zhang et Jinxun Liu. 2001. «Developing and validating nonlinear height-diameter models for major Tree species of Ontario's boreal forests». *Northern Journal of Applied Forestry*, vol. 18, no 3, p. 87-94.
- Perala, Donald A, et Alvin A Alm. 1990. «Reproductive ecology of birch: a review». *Forest Ecology and Management*, vol. 32, no 1, p. 1-38.
- Perron, Nathalie, Louis Bélanger et Marie-Andrée Vaillancourt. 2008. «Résiduelle sous régimes de feu et de coupes». *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, p. 137.
- Perrow, Martin Richard, et Anthony J Davy. 2002. *Handbook of ecological restoration: Restoration in practice*: Cambridge University Press p.
- Petersson, Magnus, et Göran Örlander. 2003. «Effectiveness of combinations of shelterwood, scarification, and feeding barriers to reduce pine weevil damage». *Canadian journal of forest research*, vol. 33, no 1, p. 64-73.
- Picchio, R, F Neri, M Maesano, S Savelli, A Sima, S Blasi, S Baldini et E Marchi. 2011. «Growth effects of thinning damage in a Corsican pine (*Pinus laricio* Poiret) stand in central Italy». *Forest Ecology and Management*, vol. 262, no 2, p. 237-243.
- Piepho, HP, ER Williams et M Fleck. 2006. «A note on the analysis of designed experiments with complex treatment structure». *HortScience*, vol. 41, no 2, p. 446-452.
- Poskin, A. 1939. «Traité de sylviculture. Bibliothèque Agronomique Belge N 5». Ed. J. Duculot, Gembloux, *La Maison Rustique*, 518 p, p. 1990-1993.
- Pretzsch, Hans. 2009. *Forest dynamics, growth, and yield*: Springer.

- Prévost, Marcel. 1996. «Effets du scarifiage sur les propriétés du sol et l'ensemencement naturel dans une pessière noire à mousses de la forêt boréale québécoise». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 26, no 1, p. 72-86.
- Prévost, Marcel. 1997. «Effects of scarification on seedbed coverage and natural regeneration after a group seed-tree cutting in a black spruce (*Picea mariana*) stand». *Forest Ecology and Management*, vol. 94, no 1-3, p. 219-231.
- Prévost, Marcel, et Daniel Dumais. 2014. «Shelterwood cutting in a boreal mixedwood stand: 10-year effects of the establishment cut on growth and mortality of merchantable residual trees». *Forest Ecology and Management*, vol. 330, p. 94-104.
- Prévost, Marcel, et Martin-Michel Gauthier. 2013. «Shelterwood cutting in a red spruce–balsam fir lowland site: Effects of final cut on water table and regeneration development». *Forest Ecology and Management*, vol. 291, p. 404-416.
- Prevost, Marcel, Patricia Raymond et Jean-Martin Lussier. 2010. «Regeneration dynamics after patch cutting and scarification in yellow birch–conifer stands». *Canadian journal of forest research*, vol. 40, no 2, p. 357-369.
- Puettmann, Klaus J, K David Coates et Christian C Messier. 2009. *A Critique of Silviculture. Managing for Complexity*, 1st. Washington, DC, USA: Island Press, 208 p.
- Puettmann, Klaus J, Scott McG Wilson, Susan C Baker, Pablo J Donoso, Lars Drössler, Girma Amente, Brian D Harvey, Thomas Knoke, Yuanchang Lu et Susanna Nocentini. 2015. «Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management-what limits global adoption?». *Forest Ecosystems*, vol. 2, no 1, p. 8.
- Pukkala, Timo, Erkki Lähde et Olavi Laiho. 2009. «Growth and yield models for uneven-sized forest stands in Finland». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 3, p. 207-216.
- Quarrie, Joyce. 1992. *Earth Summit'92. The United Nations Conference on Environment and Development, Rio de Janeiro 1992*: p.
- Quine, CP. 1995. «Assessing the risk of wind damage to forests: practice and pitfalls». *Wind and trees. Cambridge University Press, Cambridge*, p. 379-403.
- Rands, Michael RW, William M Adams, Leon Bennun, Stuart HM Butchart, Andrew Clements, David Coomes, Abigail Entwistle, Ian Hodge, Valerie Kapos et Jörn PW Scharlemann.

2010. «Biodiversity conservation: challenges beyond 2010». *science*, vol. 329, no 5997, p. 1298-1303.
- Raulier, Frédéric, David Pothier et Pierre Y Bernier. 2003. «Predicting the effect of thinning on growth of dense balsam fir stands using a process-based tree growth model». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, no 3, p. 509-520.
- Raymond, P, JC Ruel et M Pineau. 2000. «Effect of seed cutting and germination substrate on the regeneration of rich boreal second growth balsam fir stands in Quebec». *Forestry Chronicle*, vol. 76, no 4, p. 643-652.
- Raymond, P; Legault, I; Guay, L; Godbout, C; (2013). Chapter 19. La coupe progressive régulière. . Le guide sylvicole du Québec. Les concepts et l'application de la sylviculture. F. Guillemette C. Larouche, P. Raymond, J.P. Saucier. Quebec, Canada, Gouvernement du Québec. 2: 456-515 p
- Raymond, Patricia. 1998. *Efficacité du système de régénération par coupes progressives dans les sapinières boréales riches: résultats cinq ans après la coupe d'ensemencement*.
- Raymond, Patricia, Alison D Munson, Jean-Claude Ruel et K David Coates. 2006. «Spatial patterns of soil microclimate, light, regeneration, and growth within silvicultural gaps of mixed tolerant hardwood white pine stands». *Canadian journal of forest research*, vol. 36, no 3, p. 639-651.
- Renard, Sébastien M, Sylvie Gauthier, Nicole J Fenton, Benoit Lafleur et Yves Bergeron. 2016. «Prescribed burning after clearcut limits paludification in black spruce boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 359, p. 147-155.
- Rich, Roy L, Lee E Frelich et Peter B Reich. 2007. «Wind-throw mortality in the southern boreal forest: Effects of species, diameter and stand age». *Journal of Ecology*, vol. 95, no 6, p. 1261-1273.
- Richardson, James. 1982. *Black spruce research by the Canadian Forestry Service in Newfoundland*: p.
- Rijal, Baburam, Aaron R Weiskittel et John A Kershaw. 2012. «Development of regional height to diameter equations for 15 tree species in the North American Acadian Region». *Forestry*, p. cps036.

- Rinn, F. 2003. «TSAP-Win: time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications». *Frank Rinn, Heidelberg*.
- Riopel, Martin, Jean Bégin et Jean-Claude Ruel. 2010. «Probabilités de pertes des tiges individuelles, cinq ans après des coupes avec protection des petites tiges marchandes, dans des forêts résineuses du Québec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 40, no 7, p. 1458-1472.
- Riopel, Martin, Jean Bégin et Jean-Claude Ruel. 2011. «Coefficients de distribution de la régénération, cinq ans après des coupes avec protection des petites tiges marchandes appliquées dans des sapinières et des pessières noires du Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 87, no 5, p. 669-683.
- Roberts, Mark R. 2007. «A conceptual model to characterize disturbance severity in forest harvests». *Forest Ecology and Management*, vol. 242, no 1, p. 58-64.
- Roberts, Scott D, et Constance A Harrington. 2008. «Individual tree growth response to variable-density thinning in coastal Pacific Northwest forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 255, no 7, p. 2771-2781.
- Robitaille, André, et Jean Pierre Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Quebec, Canada: Les publications du Québec p.
- Rosensvald, Raul, et Asko Lohmus. 2008. «For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects». *Forest Ecology and Management*, vol. 255, no 1, p. 1-15.
- Rosensvald, Raul, Asko Lohmus et Andres Kiviste. 2008. «Preadaptation and spatial effects on retention-tree survival in cut areas in Estonia». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 10, p. 2616-2625.
- Rossi, Sergio, Annie Deslauriers, Tommaso Anfodillo et Marco Carrer. 2008. «Age-dependent xylogenesis in timberline conifers». *New Phytologist*, vol. 177, no 1, p. 199-208.
- Rossi, Sergio, Hubert Morin, Annie Deslauriers et PIERRE-Y PLOURDE. 2011. «Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming». *Global Change Biology*, vol. 17, no 1, p. 614-625.

- Rossi, Sergio, Marie-Josée Tremblay, Hubert Morin et Germain Savard. 2009. «Growth and productivity of black spruce in even-and uneven-aged stands at the limit of the closed boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 9, p. 2153-2161.
- Rötzer, Thomas, Jochen Dieler, Tobias Mette, Ralf Moshhammer et Hans Pretzsch. 2010. «Productivity and carbon dynamics in managed Central European forests depending on site conditions and thinning regimes». *Forestry*, p. cpq031.
- Rowe, J.L. 1972. «Forest regions of Canada Canadian Forest Service Publication 1300». *Department of the Environment, Ottawa*.
- Ruel, Jean-Claude. 1995. «Understanding windthrow: silvicultural implications». *The Forestry Chronicle*, vol. 71, no 4, p. 434-445.
- Ruel, Jean-Claude. 2000. «Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies». *Forest Ecology and Management*, vol. 135, no 1, p. 169-178.
- Ruel, Jean-Claude, René Doucet et Jocelyn Boily. 1991. *Étude de la mortalité initiale de la régénération préétablie de sapin et d'épinette noire après une coupe avec protection de la régénération*: Gouvernement du Québec, Ministère des forêts, Direction de la recherche.
- Ruel, Jean-Claude, René Doucet et Jocelyn Boily. 1995. «Mortality of balsam fir and black spruce advance growth 3 years after clear-cutting». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 25, no 9, p. 1528-1537.
- Ruel, Jean-Claude, SJ Mitchell et M Dornier. 2002. «A GIS based approach to map wind exposure for windthrow hazard rating». *Northern Journal of Applied Forestry*, vol. 19, no 4, p. 183-187.
- Ruel, Jean-Claude, Daniel Pin et Kevin Cooper. 2001. «Windthrow in riparian buffer strips: effect of wind exposure, thinning and strip width». *Forest Ecology and Management*, vol. 143, no 1, p. 105-113.
- Ruel, Jean-Claude, P Raymond et M Pineau. 2003. «Windthrow after shelterwood cutting in balsam fir stands». *Northern Journal of Applied Forestry*, vol. 20, no 1, p. 5-13.



- Ruel, Jean Claude, Catherine Larouche et Alexis Achim. 2003. «Changes in root morphology after precommercial thinning in balsam fir stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, no 12, p. 2452-2459.
- Runkle, James R. 2000. «Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of eastern North America». *Ecology*, vol. 81, no 2, p. 554-567.
- Runkle, James R, et Todd C Yetter. 1987. «Treefalls revisited: gap dynamics in the southern Appalachians». *Ecology*, vol. 68, no 2, p. 417-424.
- Sandoval, Simón, et Jorge Cancino. 2008. «Modeling the edge effect in even-aged Monterrey pine (*Pinus radiata* D. Don) stands incorporating a competition index». *Forest Ecology and Management*, vol. 256, no 1, p. 78-87.
- Saucier, Jean-Pierre, Jean-François Bergeron, Pierre Grondin et André Robitaille. 1998. «Les régions écologiques du Québec méridional (3e version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec». *L'aubelle*, vol. 124, p. 1-12.
- Savill, PS. 1983. *Silviculture in windy climates: Forestry Abstracts Review Article*.
- Schneider, Robert, SY Zhang, D Edwin Swift, Jean Begin et Jean-Martin Lussier. 2008. «Predicting selected wood properties of jack pine following commercial thinning». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 7, p. 2030-2043.
- Schnute, Jon. 1981. «A versatile growth model with statistically stable parameters». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 38, no 9, p. 1128-1140.
- Schönenberger, Walter, Andreas Noack et Patrick Thee. 2005. «Effect of timber removal from windthrow slopes on the risk of snow avalanches and rockfall». *Forest Ecology and Management*, vol. 213, no 1, p. 197-208.
- Schütz, JP. 1997. *Sylviculture 2-La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes. Coll. Gérer l'Environnement, ISBN 2-88074-349-4
- Scott, Robyn E, et Stephen J Mitchell. 2005. «Empirical modelling of windthrow risk in partially harvested stands using tree, neighbourhood, and stand attributes». *Forest Ecology and Management*, vol. 218, no 1, p. 193-209.

- Seidl, Rupert, Werner Rammer et Kristina Blennow. 2014. «Simulating wind disturbance impacts on forest landscapes: tree-level heterogeneity matters». *Environmental Modelling & Software*, vol. 51, p. 1-11.
- Selya, Arielle S, Jennifer S Rose, Lisa C Dierker, Donald Hedeker et Robin J Mermelstein. 2012. «A practical guide to calculating Cohen's  $f^2$ , a measure of local effect size, from PROC MIXED». *Frontiers in psychology*, vol. 3, no 111, p. 1-6.
- Seymour, Robert S, et Laura S Kenefic. 2002. «Influence of age on growth efficiency of *Tsuga canadensis* and *Picea rubens* trees in mixed-species, multiaged northern conifer stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 11, p. 2032-2042.
- Sharma, Mahadev, et John Parton. 2007. «Height–diameter equations for boreal tree species in Ontario using a mixed-effects modeling approach». *Forest Ecology and Management*, vol. 249, no 3, p. 187-198.
- Sharma, Mahadev, et Yin Shu Zhang. 2004. «Height–diameter models using stand characteristics for *Pinus banksiana* and *Picea mariana*». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 19, no 5, p. 442-451.
- Sirois, Luc. 2000. «Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest-tree line transect». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 6, p. 900-909.
- Smeets, Edward MW, et André PC Faaij. 2007. «Bioenergy potentials from forestry in 2050». *Climatic Change*, vol. 81, no 3-4, p. 353-390.
- Smith, David Martyn, Bruce C Larson, Matthew J Kelty et P Mark S Ashton. 1997. *The practice of silviculture: applied forest ecology*, 9th, no 9th. New York, NY, USA: John Wiley and Sons, Inc. p.
- Smith, VG, M Watts et DF James. 1987. «Mechanical stability of black spruce in the clay belt region of northern Ontario». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 17, no 9, p. 1080-1091.
- Solarik, Kevin A, Victor J Lieffers, W Jan A Volney, Rick Pelletier et John R Spence. 2010. «Seed tree density, variable retention, and stand composition influence recruitment of

- white spruce in boreal mixedwood forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 40, no 9, p. 1821-1832.
- Solarik, Kevin A, W Jan A Volney, Victor J Lieffers, John R Spence et Andreas Hamann. 2012. «Factors affecting white spruce and aspen survival after partial harvest». *Journal of Applied Ecology*, vol. 49, no 1, p. 145-154.
- Soucy, Michel, Jean-Martin Lussier et Luc Lavoie. 2012. «Long-term effects of thinning on growth and yield of an upland black spruce stand». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 42, no 9, p. 1669-1677.
- St-Pierre, Hélène, Réjean Gagnon et Pierre Bellefleur. 1992. «Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec». *Canadian journal of forest research*, vol. 22, no 4, p. 474-481.
- Steventon, Douglas. 2011. «Retention Patches: Windthrow and Recruitment of Habitat Structure 12-16 Years Post-Harvest». *Journal of Ecosystems and Management*, vol. 11, no 3.
- Stewart, James D, SM Landhäusser, Kenneth J Stadt et Victor J Lieffers. 2000. «Regeneration of white spruce under aspen canopies: seeding, planting, and site preparation». *Western Journal of Applied Forestry*, vol. 15, no 4, p. 177-182.
- Stokes, Alexia, AH Fitter et MP Courts. 1995. «Responses of young trees to wind and shading: effects on root architecture». *Journal of Experimental Botany*, vol. 46, no 9, p. 1139-1146.
- Subedi, Nirmal, et Mahadev Sharma. 2013. «Climate-diameter growth relationships of black spruce and jack pine trees in boreal Ontario, Canada». *Global Change Biology*, vol. 19, no 2, p. 505-516.
- Sutherland, BJ, et FF Foreman. 1995. «Guide to the use of mechanical site preparation equipment in northwestern Ontario».
- Tabachnick, Barbara G, Linda S Fidell et Steven J Osterlind. 2001. «Using multivariate statistics».

- Taylor, Sarah L, et David A MacLean. 2007. «Spatiotemporal patterns of mortality in declining balsam fir and spruce stands». *Forest Ecology and Management*, vol. 253, no 1, p. 188-201.
- Teodoru, Cristian R, Paul A Del Giorgio, Yves T Prairie et Martine Camire. 2009. «Patterns in pCO<sub>2</sub> in boreal streams and rivers of northern Quebec, Canada». *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 23, no 2.
- Tesch, Steven D, et Ed J Korpela. 1993. «Douglas-fir and white fir advance regeneration for renewal of mixed-conifer forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, no 7, p. 1427-1437.
- Thibodeau, Lucie, Patricia Raymond, Claude Camiré et Alison D Munson. 2000. «Impact of precommercial thinning in balsam fir stands on soil nitrogen dynamics, microbial biomass, decomposition, and foliar nutrition». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 2, p. 229-238.
- Thiffault, Nelson, Guillaume Cyr, Guy Prigent, Robert Jobidon et Lise Charette. 2004. «Régénération artificielle des pessières noires à éricacées: effets du scarifiage, de la fertilisation et du type de plants après 10 ans». *The Forestry Chronicle*, vol. 80, no 1, p. 141-149.
- Thorpe, HC, et SC Thomas. 2007. «Partial harvesting in the Canadian boreal: success will depend on stand dynamic responses». *The Forestry Chronicle*, vol. 83, no 3, p. 319-325.
- Thorpe, HC, SC Thomas et JP Caspersen. 2007. «Residual-tree growth responses to partial stand harvest in the black spruce (*Picea mariana*) boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 9, p. 1563-1571.
- Thorpe, HC, SC Thomas et JP Caspersen. 2008. «Tree mortality following partial harvests is determined by skidding proximity». *Ecological Applications*, vol. 18, no 7, p. 1652-1663.
- Thorpe, HC, MC Vanderwel, MM Fuller, SC Thomas et JP Caspersen. 2010. «Modelling stand development after partial harvests: an empirically based, spatially explicit analysis for lowland black spruce». *Ecological Modelling*, vol. 221, no 2, p. 256-267.

- Thürig, E, E Kaufmann, Roberto Frisullo et H Bugmann. 2005. «Evaluation of the growth function of an empirical forest scenario model». *Forest Ecology and Management*, vol. 204, no 1, p. 53-68.
- Tomio, Sara, Melanie A Harsch, Richard P Duncan et Philip E Hulme. 2016. «Influence of climate and regeneration microsites on *Pinus contorta* invasion into an alpine ecosystem in New Zealand». *Aims Environmental Science*, vol. 3, no 3, p. 525-540.
- Touzet, G. 1983. «Windthrows in the Massif Central resulting from the storm of 6-8 November 1982». *Comptes Rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France*, vol. 69, no 10, p. 722-732.
- Tubbs, Carl H. 1969. «influence of Light, Moisture, and Seedbed on YeJmow Birch Regeneration».
- Ulanova, Nina G. 2000. «The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review». *Forest Ecology and Management*, vol. 135, no 1, p. 155-167.
- Urban, ST, VJ Lieffers et SE MacDonald. 1994. «Release in radial growth in the trunk and structural roots of white spruce as measured by dendrochronology». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, no 8, p. 1550-1556.
- Urgenson, Lauren S, Charles B Halpern et Paul D Anderson. 2013. «Level and pattern of overstory retention influence rates and forms of tree mortality in mature, coniferous forests of the Pacific Northwest, USA». *Forest Ecology and Management*, vol. 308, p. 116-127.
- Vaganov, Eugene A, Malcolm K Hughes et Alexander V Shashkin. 2006. *Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments*: Springer Science & Business Media p.
- Vaillancourt, Marie—Andrée, Louis De Grandpré, Sylvie Gauthier, Alain Leduc, Dan Kneeshaw, Yves Claveau et Yves Bergeron. 2008. «constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique?». *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, p. 41.
- Valinger, Erik, et Jonas Fridman. 2011. «Factors affecting the probability of windthrow at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden». *Forest Ecology and Management*, vol. 262, no 3, p. 398-403.

- Vanha-Majamaa, I, S Lilja, R Ryömä, JS Kotiaho, S Laaka-Lindberg, H Lindberg, P Puttonen, P Tamminen, T Toivanen et T Kuuluvainen. 2007. «Rehabilitating boreal forest structure and species composition in Finland through logging, dead wood creation and fire: the EVO experiment». *Forest Ecology and Management*, vol. 250, no 1, p. 77-88.
- Vincent, Manon, Cornelia Krause et SY Zhang. 2009. «Radial growth response of black spruce roots and stems to commercial thinning in the boreal forest». *Forestry*, vol. 82, no 5, p. 557-571.
- Waldron, Kaysandra, Jean-Claude Ruel et Sylvie Gauthier. 2013. «The effects of site characteristics on the landscape-level windthrow regime in the North Shore region of Quebec, Canada». *Forestry*, vol. 86, no 2, p. 159-171.
- Waldron, Kaysandra, Jean-Claude Ruel, Sylvie Gauthier et Philippe Goulet. 2014. «Comparisons of spatial patterns between windthrow and logging at two spatial scales». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 44, no 7, p. 740-749.
- Wang, Yi-Fu, Tian-Xiang Yue, Zheng-Ping Du et Ming-Wei Zhao. 2015. «Improving the accuracy of the height–diameter equation using the classified factors method». *Environmental Earth Sciences*, vol. 74, no 8, p. 6471-6480.
- Waterhouse, MJ, EC Wallich, NM Daintith et HM Armleder. 2010. «Planted stock performance 10 years after partial cutting in west-central British Columbia». *The Forestry Chronicle*, vol. 86, no 1, p. 118-129.
- Webster, Christopher R, et Craig G Lorimer. 2002. «Single-tree versus group selection in hemlock-hardwood forests: are smaller openings less productive?». *Canadian journal of forest research*, vol. 32, no 4, p. 591-604.
- Weiner, Jacob, et Sean C Thomas. 1986. «Size variability and competition in plant monocultures». *Oikos*, p. 211-222.
- Weiner, Jacob, et Sean C Thomas. 1992. «Competition and allometry in three species of annual plants». *Ecology*, vol. 73, no 2, p. 648-656.
- Williams, Michael. 2003. *Deforesting the earth: from prehistory to global crisis*: University of Chicago Press p.
- Wood, CJ. 1995. «Understanding wind forces on trees». *Wind in trees*, p. 133-163.

- Yoder, BJ, MG Ryan, RH Waring, AW Schoettle et MR Kaufmann. 1994. «Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees». *Forest Science*, vol. 40, no 3, p. 513-527.
- Youngblood, Andrew P. 1991. «Radial growth after a shelterwood seed cut in a mature stand of white spruce in interior Alaska». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 21, no 3, p. 410-413.
- Zarnovican, Richard. 2003. «Effet de la production semencière et de la scarification du sol sur la régénération naturelle d'une sapinière de seconde venue du Bas-Saint-Laurent».
- Zarnovican, Richard, Jean-Martin Lussier et Claude Laberge. 2001. «Coupe préparatoire et croissance en surface terrière d'une sapinière de seconde venue à la forêt modèle du Bas-Saint-Laurent, Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 77, no 4, p. 685-695.
- Zasada, JC, TL Sharik et M Nygren. 1992. «The reproductive process in boreal forest trees». *A systems analysis of the global boreal forest*, p. 85-125.
- Zasada, JC, et TL Wurtz. 1990. «Natural regeneration of white spruce on an upland site in interior Alaska». *FRDA report*.
- Zhang, Lianjun. 1997. «Cross-validation of non-linear growth functions for modelling tree height–diameter relationships». *Annals of Botany*, vol. 79, no 3, p. 251-257.
- Zhang, Lianjun, Changhui Peng et Qinglai Dang. 2004. «Individual-tree basal area growth models for jack pine and black spruce in northern Ontario». *The Forestry Chronicle*, vol. 80, no 3, p. 366-374.
- Zhang, Shaoang, Harold E Burkhart et Ralph L Amateis. 1997. «The influence of thinning on tree height and diameter relationships in loblolly pine plantations». *Southern Journal of Applied Forestry*, vol. 21, no 4, p. 199-205.
- Zhang, SY, et Ahmed Koubaa. 2008. *Softwoods of Eastern Canada: Their Silvics, Characteristics, Manufacturing and End-Uses*: FPInnovations p.
- Zhao-gang, Liu, et Li Feng-ri. 2003. «The generalized Chapman-Richards function and applications to tree and stand growth». *Journal of Forestry Research*, vol. 14, no 1, p. 19-26.