

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

CARACTÉRISATION DU RÉGIME DE PERTURBATIONS PAR TROUÉES DANS
DES PEUPLEMENTS AGÉS ET SURANNÉS D'ÉPINETTE NOIRE DE LA
PESSIÈRE À MOUSSES AU QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

ASSANE DIOP

MARS 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

En tant que croyant, je tiens tout d'abord à rendre Grâce au bon DIEU pour sa miséricorde, pour le souffle et la santé dont il m'a fait cadeau afin que je puisse d'une plume imparfaite, achever ce travail.

Je tiens à remercier mes deux co-directeurs Daniel Kneeshaw et Louis De Grandpré pour m'avoir accueilli les bras ouverts. Ils n'ont jamais ménagé d'effort pour être à mon écoute, me soutenir dans les moments les plus durs et me pousser à persévérer dans mon travail.

Je tiens à remercier Monsieur Kneeshaw pour m'avoir très chaleureusement permis de m'intégrer à la grande famille scientifique de l'UQAM et du laboratoire d'Écologie et d'Aménagement forestier. Vous avez toujours été à mon écoute, quelque soit le moment, le lieu ou l'heure. Je vous remercie pour tous vos bons conseils qui j'en suis sûr ne me serviront pas que dans mes expériences professionnelles.

Je tiens également à remercier ma famille à commencer par mes deux parents qui à l'endroit de leurs enfants ont toujours joué beaucoup plus que leur rôle de parents. Ils ont ri et pleuré en même tant que nous, et n'ont eu le loisir de dormir que lorsque nous étions assez sereins et apaisés pour le faire. Je remercie mes inséparables frères et sœurs pour leurs prières, leur soutien, et leur main. Je remercie particulièrement mon épouse, qui a toujours été à mes côtés, sans faille et sans répit, me soutenant par la plus chaleureuse des mains et par un amour sincère.

Je remercie en particulier Sylvie Gauthier, Jacques Morissette, Dominique Boucher, Héloïse Legoff, et Guy Simard du SCF, Mélanie Desrochers, Stéphane Daigle, Alain Leduc et Luc Lauzon.

Je tiens finalement à remercier tous les étudiants du laboratoire d'Écologie et d'Aménagement forestier pour leur accueil, leur disponibilité et leur gentillesse.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
TABLE DES MATIÈRES	ii
LISTE DES FIGURES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	v
RÉSUMÉ	vi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I. LES PERTURBATIONS NATURELLES DANS LA PESSIÈRE À MOUSSES AU QUEBEC	8
1.1. Avant-propos.....	8
1.2. Introduction.....	8
1.3. La pessière noire à mousses et l'importance de l'épinette noire.....	9
1.4. Les perturbations naturelles autres que les feux	11
1.4.1. Les perturbations par trouées.....	11
1.4.1.1. Définition	11
1.4.2. Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette	12
1.4.3. Les chablis.....	13
1.5. Dynamique de trouées et vieilles forêts	14
1.6. L'échelle d'étude.....	15
1.7. Dynamique de trouées et aménagement forestier	16
1.8. Conclusion	16
CHAPITRE II. CARACTERISATION DE LA DYNAMIQUE DE TROUÉES	18
2.1. Avant-propos.....	19
2.2. Introduction.....	19
2.3. Méthodes.....	21
2.3.1. Échantillonnage.....	21
2.3.1.1. La zone d'étude.....	21
2.3.1.2. Critères d'échantillonnage et choix des photos aériennes	22
2.3.1.3. Echantillonnage des trouées.....	24

2.3.2. Analyses des données	25
2.3.2.1. Caractéristiques des trouées	25
2.3.2.2. Distribution de taille des trouées par classes de taille	26
2.3.2.3. Régime de formation des trouées.....	26
2.4. Résultats	28
2.4.1. Régime de formations des trouées dans le temps	28
2.4.2. Évolution des ouvertures sur 30 ans	29
2.4.3. Analyse de la distribution des trouées par classes de taille	30
2.4.3.1. Distribution de taille des trouées pendant la première période d'échantillonnage.....	30
2.4.3.2. Distribution de taille des trouées pendant la deuxième période d'échantillonnage.....	33
2.4.4. Taux d'ouverture et de fermeture des trouées	35
2.5. Discussion	37
2.5.1. Dynamique de trouées en fonction de la région	37
2.5.2. Dynamique de trouées en fonction du type de dépôt	38
2.5.3. Dynamique de trouées en fonction de l'âge des peuplements.....	39
2.5.4. Les implications pour l'aménagement forestier	40
2.6. Conclusion	42
CONCLUSION GÉNÉRALE	44
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	46

LISTE DES FIGURES

Figure 2.1. Localisation de la zone d'étude.....	21
Figure 2.2. Exemple de procédure de sélection des photos, après échantillonnage des individus répondant aux trois critères d'échantillonnage, essence, type de sol et âge du peuplement.....	23
Figure 2.3. Schéma d'échantillonnage basé sur la localisation, l'âge du peuplement, le type de dépôt et l'espèce. Exemples de domaine : OUEST – 90 – FI; EST – 120 – Org,.....	24
Figure 2.4. . Répartition en trois grandes périodes de la surface totale des trouées échantillonnées.....	28
Figure 2.5. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en proportion, selon la région à la première période d'échantillonnage. N = 462. Ouest = pessière de l'ouest, Est = pessière de l'est.....	30
Figure 2.6. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en proportion, selon l'âge des peuplements à la première période d'échantillonnage. N = 462. A-90 = peuplements de 90 ans, A-120 = peuplements de 120 ans.....	31
Figure 2.7. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en proportion, selon le type de sol à la première période d'échantillonnage. N = 462. FI = dépôts fluvio-lacustres, Org = dépôts organiques.....	31
Figure 2.8. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en proportion, selon la région à la deuxième période d'échantillonnage. N = 343. Ouest = pessière de l'ouest, Est = pessière de l'est.....	33
Figure 2.9. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en proportion, selon l'âge des peuplements à la deuxième période d'échantillonnage. N = 343. A-90 = peuplements de 90 ans, A-120 = peuplements de 120 ans.....	34
Figure 2.10. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en proportion, selon le type de sol à la deuxième période d'échantillonnage. N = 343. FI = dépôts fluvio-lacustres, Org = dépôts organiques.....	34
Figure 2.11. Comparaison des taux moyens annuels d'ouverture et de fermeture sur trente ans dans tous les domaines d'échantillonnage.....	36

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1. Inventaire du nombre total de trouées et des surfaces moyenne et maximale par période et par domaine d'échantillonnage (ou domaine). O = région Ouest de la pessière ; E = Est ; 120 = peuplement de 120 ans ; 90 = peuplement de 90 ans. Fl = dépôt fluvio-lacustre ; Org = dépôt organique. Nb T1 = nombre de trouées à la première période d'échantillonnage. Nb T2 = nombre de trouées à la deuxième période d'échantillonnage. S.moy = surface moyenne. Et = Ecart-type. T1 = première période d'échantillonnage. T2 = deuxième période d'échantillonnage. S.E = signe de l'évolution.....29

Tableau 2.2. Distribution des fréquences des différentes classes de tailles de trouées, exprimées en m² pour la première période d'échantillonnage. N = 462. La couleur indique le nombre de trouée le plus élevé.....32

Tableau 2.3. Distribution des superficies occupées par les différentes classes de taille de trouées, exprimées en m² pour la première période d'échantillonnage. La couleur indique la plus grande surface.....32

Tableau 2.4. Distribution des fréquences des différentes classes de tailles de trouées, exprimées en m² pour la deuxième période d'échantillonnage. N = 344. La couleur indique le nombre de trouée le plus élevé.....35

Tableau 2.5. Distribution des superficies occupées par les différentes classes de taille de trouées, exprimées en m² pour la première période d'échantillonnage. N = 343. La couleur indique la plus grande surface.....35

RÉSUMÉ

Lorsque le feu longtemps considéré comme principale perturbation en forêt boréale, voit sa prévalence diminuer avec la pluviométrie, la dynamique forestière est contrôlée par d'autres types de perturbations comme les trouées, très fréquentes dans les vieux peuplements. Surtout étudiées à l'échelle des peuplements, leur impact sur des unités régionales aujourd'hui encore mal connu, nécessite plus d'étude et surtout sur des intervalles de temps assez large pour en observer les effets.

La dynamique de trouées est aujourd'hui reconnue pour les vieux peuplements dans de nombreux écosystèmes, mais encore très peu étudiées en forêt boréale. L'objectif de notre étude est de caractériser ces dernières, à une échelle régionale, dans des peuplements d'épinettes noires matures et âgés de la pessière à mousses en forêt boréale au Québec. Le premier chapitre est une revue littérature des perturbations naturelles supposées être à l'origine de trouées, des relations entre la dynamique de trouées et les vieilles forêts. Le deuxième chapitre définit les caractéristiques des trouées et parle des implications en termes d'aménagement.

Le principe de travail est basé sur la comparaison de l'évolution des trouées en superficie sur trente ans. Toutes les trouées ont été échantillonnées sur des photographies aériennes, dans des peuplements d'épinette en fonction de la localisation est ou ouest, de l'âge et du type de dépôts. Excepté dans les peuplements matures de la pessière de l'ouest sur dépôts organiques, les trouées de superficie supérieure à 500 m² sont les plus nombreuses et occupent les plus grandes superficies en trouées. Au cours du temps, les peuplements âgés sur tills de la pessière de l'est se sont le plus ouverts. Un rapport entre le taux d'ouverture et le taux de fermeture de 0.86 à l'ouest et de 0.41 à l'est, montrent que les peuplements de l'ouest se renouvellent plus rapidement qu'à l'est.

Les caractéristiques des trouées observées sont certainement des données à prendre en compte par les études qui suggèrent une fermeture de la forêt boréale au Québec. Aussi, pourrait-on mieux les intégrer dans les pratiques sylvicoles destinées à préserver la diversité biologique des forêts anciennes, en appliquant un taux de CPRS en fonction de l'estimation de la quantité de tiges de plus de 90 ans.

Mots clé : Forêt boréale – Dynamique de trouées – Paysage – Vieilles forêts – échelle temporelle.

INTRODUCTION GENERALE

Depuis une dizaine d'années, les approches d'aménagement durable de la forêt, se tournent de plus en plus vers une stratégie d'aménagement dite écosystémique. C'est une approche qui s'inspire principalement de la dynamique des perturbations naturelles et des processus écologiques intrinsèques aux écosystèmes forestiers (Pickett et White 1985; Attiwill 1994 ; Seymour et Hunter 1999 ; Bergeron et *al.* 1999 ; 2002). Les perturbations sont des événements assez fréquents qui affectent les écosystèmes, en changeant la structure et la composition végétale des peuplements et peuvent modifier la disponibilité des ressources (Olivier et Larson 1996). Elles agissent à différentes échelles spatiales et temporelles et contribuent ainsi à la diversité spécifique à l'échelle du paysage (Pickett et White 1985, White *et al.* 1999).

Le feu a longtemps été considéré comme la principale perturbation (Johnson 1992 ; Payette 1992 ; Rowe et Scotter 1973), jouant un rôle clé dans le contrôle de la dynamique des écosystèmes forestiers (Engelmark et *al.* 1993), notamment en forêt boréale (Pickett & White 1985; Heinselman 1981; White 1979). Les feux détruisent la végétation existante sur de grandes étendues et renouvellent périodiquement les peuplements (Heinselman 1981, Van Wagner 1983, Johnson 1992). Ils peuvent être de taille et de durée variables, entraînent des changements plus ou moins importants, en termes d'âge, de structure et de composition des peuplements (Cogbill 1985; Foster 1985; Morneau & Payette 1989 ; Johnson 1992, Bergeron et *al.* 1999 ; De Grandpré et *al.* 2000, Boucher et *al.* 2003).

Lorsque l'intervalle de retour des feux est court, le paysage présente une grande proportion de peuplements de structure d'âge équiennne et de taille régulière (Bergeron 2000). La composition végétale de la forêt est similaire à celle des peuplements d'avant feu et favorise les espèces pionnières adaptées au feu ou capables de reproduction végétative (Heinselman 1973 ; Foster 1983 ; Viereck 1983 ; Cogbill 1985). Quand cet intervalle est plus court que la longévité moyenne des espèces dominantes, la majorité des peuplements n'ont pas le temps d'arriver à maturité.

Lorsque l'intervalle de retour des feux s'allonge au-delà d'un certain seuil, une grande proportion des peuplements développe une structure irrégulière. Des changements apparaissent non seulement dans la structure mais aussi dans la composition des peuplements, lorsque la première cohorte atteint le niveau de la canopée et qu'une deuxième cohorte s'installe (Bergeron 2000). La structure du peuplement devient inéquienne en âge et irrégulière en taille. A grande échelle, le remplacement des espèces peut être caractérisé par une succession directionnelle (Dix et Swan 1971, 1986 ; Bergeron et Dubuc 1989 ; Bergeron et *al.* 2000; De Grandpré et *al.* 2000).

D'une région à l'autre, le climat ainsi que d'autres facteurs du milieu physique influencent le régime des feux en termes de cycle, d'intervalle moyen de retour, de taille, d'occurrence, d'intensité, de sévérité et de saisonnalité (Attiwill 1998). D'après les différentes études qui ont été menées sur la pessière à mousses dans la forêt boréale du Québec, un gradient de feu se superposerait à un gradient inverse de pluviométrie (Robitaille et Saucier 1998).

En forêt boréale, le feu n'est cependant pas la seule perturbation susceptible d'influencer la dynamique des peuplements et des paysages. De nombreuses études se sont intéressées à d'autres types de perturbations (Kneeshaw et Bergeron 1998 ; Cumming et *al.* 2000 ; McCarthy 2001 ; D'Aoust et *al.* 2004). En effet, en dehors de la sénescence naturelle des arbres, des perturbations comme la Tordeuse des Bourgeons de l'Épinette (TBE) (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)) ou les chablis peuvent affecter la dynamique des peuplements. La mortalité engendrée par ces perturbations, crée des ouvertures dans la canopée, modifiant ainsi la structure des peuplements et par la même occasion, celle des paysages. Cette dynamique par trouées s'avère un phénomène non marginal dans les vieilles forêts boréales de l'Est du Canada (Kneeshaw et Bergeron 1998 ; McCarthy 2001 ; Gauthier et De Grandpré 2003 ; D'Aoust et *al.* 2004) et particulièrement dans celles du Québec. Une distribution de classe irrégulière des peuplements en résulte pour une grande proportion des peuplements (Boucher et *al.* 2003 ; De Grandpré et *al.* 2000).

Dans les forêts où les perturbations à grande échelle sont rares, la dynamique des peuplements est contrôlée par la création d'ouvertures dues à la mortalité d'un de plusieurs arbres (Kneeshaw et Bergeron 1998). Les trouées offrent de nouveaux espaces de croissance où les conditions sont favorables pour le recrutement des nouvelles tiges ou pour la croissance des tiges déjà établies (Brokaw et Scheiner 1989, Spies et Franklin 1989, Spies et *al.* 1990). Leur impact sur la dynamique forestière est fonction de facteurs tels que leur taille ou encore, leur distribution, leur sévérité. Par exemple, en forêt tropicale, la taille des trouées n'a pas seulement été corrélée positivement avec la disponibilité des ressources (Canham et Marks 1985), mais la variation des classes de tailles a aussi été jugée comme élément important dans la détermination de la composition des espèces devant les combler (Brokaw 1985, 1987 ; Whitmore 1989).

Des études portant sur la dynamique des peuplements ont surtout mis l'accent sur les perturbations telles que les petites trouées dont les effets ne sont visibles qu'à l'échelle du peuplement (Barden 1979; Brokaw 1989; Spies et *al.* 1990; Runkle 1989 et 1998; Krasny et Whitmore 1992; Pham et *al.* 2004). D'autres se sont intéressés aux grands événements tels que les feux ou les grands chablis (Foster 1985; Bergeron et *al.* 1993; Bergeron et Archambault 1993; Gauthier et *al.* 1996; Bergeron et Leduc 1998; Bergeron et *al.* 2001; Harper et *al.* 2002). Mais comme le montre l'étude de Seymour et *al.* (2002), on s'intéresse très peu aux effets des perturbations telles que les grandes trouées, et qui se situent entre ces deux extrémités. Par ailleurs, c'est seulement ces dernières années que certaines études se sont penchées sur l'étude des trouées à grande échelle (Fox et *al.* 2000; Fujita et *al.* 2003). Et la plupart de ces études ont focalisé leur caractérisation sur un moment précis dans le temps (Pham 2004; Pérignon 2006) ou avant et après un événement de perturbation (D'Aoust et *al.* 2004). Il existe donc à l'heure actuelle très peu d'informations à grande échelle sur les changements intervenants au cours du temps, au sein de peuplements sujets à des perturbations par trouées, ainsi que leurs effets sur la dynamique des vieux peuplements en forêt boréale

et notamment dans la pessière à mousses. En conséquence, il est difficile de se prononcer sur leur rôle exact dans ces régions.

Dans une perspective d'aménagement durable et à grande échelle, il s'avère important de développer ce type de connaissances au sein d'entités plus grandes que les peuplements. Les forestiers doivent planifier sur des grandes régions de plusieurs centaines voire de plusieurs milliers de kilomètres carrés et il s'avère important donc de bien connaître la dynamique à l'échelle de l'aménagement. Tenter d'initier des stratégies d'aménagement adaptées sera cependant l'un des plus grands défis à relever. En effet, elles dépendent de plusieurs facteurs, dont l'âge des peuplements, le type de dépôt, le climat local et la dynamique des trouées elle-même. On suppose qu'en fonction des facteurs cités ci-dessus pouvant engendrer des différences dans la dynamique de régénération des peuplements, les aménagistes devraient adopter des stratégies différentes. En définitive, dans une perspective d'aménagement écosystémique, basé sur les perturbations naturelles, l'apport d'une étude à grande échelle pourrait contribuer à améliorer des pratiques sylvicoles actuelles et/ou futures plus adaptées.

L'objectif global de notre étude est de voir comment la dynamique de trouées peut t'elle être différente entre deux régions, opposées par leur régime de feux et par leur climat. Nous envisageons à travers elle, de décrire à une échelle de perception plus grande que celle du peuplement, avec des photographies aériennes à l'appui, la variabilité temporelle des trouées qu'on trouve dans la forêt résineuse en forêt boréale au Québec, et de mieux cerner les éléments qui associent leur dynamique à celles des vieilles forêts. La variabilité temporelle qui est à la base de notre étude s'observera entre deux périodes de temps séparées par au moins une trentaine d'années.

On suppose que des différences apparaîtront entre des peuplements matures évoluant vers des peuplements âgés et des peuplements âgés vers des peuplements surannés. Ces différences concerneront le nombre d'ouvertures ainsi que leur étendue. Les peuplements surannés connaîtront plus d'ouvertures ou plus de grandes ouvertures que les peuplements âgés du fait de leur plus grande vulnérabilité, et se

refermeront plus ou moins rapidement du fait des grandes quantités de lumière que les trouées recevront. Cependant les peuplements d'épinette s'ouvriront plus qu'elles ne se refermeront sans doute, en raison de l'envahissement par les éricacées (Gagnon et al. 1999; Mallik 2003). En effet une succession de perturbations variées (Payette et al. 2000, Payette et Delwaide 2003) peut être à l'origine de la disparition des semenciers et des lits de germination. Par conséquent, la densité des épinettes noires diminue, favorisant ainsi l'apparition de lande forestière ou d'éricacées (Pérignon 2006).

Mais notre échelle d'étude ne nous permettra pas d'aller à ce niveau de détails. On suppose que ces différences apparaîtront selon que ces peuplements se développent sur des types de sols différents, les sols organiques devant contribuer au maintien des trouées sur de plus longue période de temps. Enfin, on suppose que dans une région climatique plus soumise aux feux, les ouvertures seront de moins grande envergure et moins abondantes que dans une région où la rareté des feux confère aux épidémies d'insectes et autres perturbations secondaires, un champ d'action plus large.

L'étude à l'échelle du paysage, permettra d'observer comment la dynamique par trouées, influence t'elle celle de la régénération des peuplements âgés et surannés dans la pessière à mousses.

L'étude s'articule autour de deux chapitres. Le premier chapitre est une revue littéraire sur les relations existant entre les perturbations naturelles et les trouées. Le deuxième chapitre présentera les zones d'études, les méthodes et les outils statistiques utilisés pour la caractérisation des trouées, et commentera les résultats des différentes analyses (caractéristiques des trouées, distribution de classes de tailles, proportions de trouées, taux d'ouverture et de fermeture...). Les analyses se font à l'intérieur d'une même région entre des peuplements d'âges différents et à des périodes différentes, puis entre l'est et l'ouest de la pessière à mousses.

Notre méthodologie de travail est basée sur la comparaison des paysages régionaux de l'ouest et de l'est de la pessière à mousses, sur un intervalle d'une moyenne de 30 ans. Les outils de comparaison, sont des photographies aériennes prises

lors des différents inventaires forestiers depuis 1960 jusqu'aux années 1990. L'échantillonnage couvre l'ensemble de la pessière et est ciblée en fonction de la composition spécifique des peuplements, de leurs âges et des types de dépôts. Les résultats des analyses seront présentés au chapitre 2 de ce document. Ces résultats permettront de faire une analyse des variations temporelles dans la formation et la fermeture des trouées dans les vieilles forêts dans l'est de la pessière à mousses en comparaison à celles de l'ouest de la pessière.

CHAPITRE 1
LES PERTURBATIONS NATURELLES DANS LA PESSIERE A MOUSSES
AU QUEBEC

1.1. Avant-propos

Ce chapitre est une revue de littérature sur les perturbations naturelles, la dynamique de trouées en général et l'aménagement. La première partie parle de la dynamique de trouées et de la place de cette dynamique dans celle des vieilles forêts. La deuxième partie est un descriptif des perturbations naturelles autres que les feux. Ce chapitre parle aussi de la possibilité d'intégrer la dynamique de trouées dans les stratégies d'aménagement durable, voire écosystémique en forêt boréale au Québec.

1.2. Introduction

Les pessières noires, peuplements constitués majoritairement d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.), se retrouvent sur de grandes étendues en forêt boréale au Québec et tout particulièrement dans le domaine bioclimatique de la pessière noire à mousses (Bergeron 1996, Robitaille et Saucier 1998). Un gradient pluviométrique croissant s'échelonne d'ouest en est, et de ce gradient, résultent des différences de régimes de perturbation, le cycle de feu étant généralement plus long dans la pessière à mousses de l'est (Foster 1983). La conséquence de ce gradient est aussi une majorité de forêts jeunes, d'âge équienne, développant une structure régulière à l'ouest et dans l'est de la pessière, plus de forêts matures, d'âge inéquienne et à structure verticale irrégulière. Les perturbations de moindre ampleur comme les épidémies d'insectes et les chablis prennent plus d'importance (Oliver et Larson, 1996 ; McCarthy 2001), particulièrement lorsque le temps depuis le dernier feu s'allonge (De Grandpré et *al.* 2000, Harper et *al.* 2002).

Les écosystèmes forestiers sont très souvent affectés par ces diverses perturbations naturelles, ce qui les rend dynamiques (Pickett et White 1985). Ainsi, il est reconnu, depuis plus de 30 ans, qu'elles sont des agents importants de changements qui se produisent inévitablement dans les écosystèmes (Pickett et White 1985; Frelich 2002 ; Heinselman 1973; Kuuluvainen 1994). Ce sont donc des processus écologiques intrinsèques aux écosystèmes forestiers (White et Pickett 1985; Attiwill 1994), et ceci est particulièrement visible en forêt boréale (MacLean 1980; Morin

1994; Johnson et *al.* 1998; Kneeshaw, 2001). A cause de ces perturbations, une dynamique par trouées s'installe (Kneeshaw et Bergeron 1998, De Grandpré et *al.* 2000 ; McCarthy 2001 ; Pham et *al.* 2004) permettant une évolution des peuplements vers une structure irrégulière (Smith et *al.* 1997 ; Linder 1998).

La diversité de structure, de classes d'âge et de types de peuplements générée, par l'intermédiaire de petites trouées, détermine le développement de vieux peuplements multicohortes, sinon inéquiennes (Bélanger et *al.* 2001). Elle se rapproche de celle décrite pour les forêts anciennes en général (Runkle, 1982 ; Spies et Franklin, 1988). Le stade de vieille forêt débiterait quand la cohorte post-perturbation commence à mourir conjointement au début du recrutement des tiges de sous bois dans la canopée (Kneeshaw et Gauthier 2003).

L'aménagement des forêts équiennes, tel que pratiqué actuellement, permet rarement de reproduire adéquatement la variété des classes d'âges, des types de peuplements et des composantes structurales habituellement rencontrés en forêt boréale (Bergeron et *al.* 1999). En effet, la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS), très répandue aujourd'hui, est une forme d'aménagement qui a pour conséquence de réduire la variabilité forestière, en tronquant la distribution naturelle des classes d'âges et d'éliminer les forêts vieilles et surannées. Elle convient mieux aux peuplements généralement contrôlés par les feux, plutôt qu'aux vieilles forêts où elle ne génère pas la structure étagée qui les caractérise (Bergeron et *al.* 1999). L'une des approches préconisées à l'heure actuelle est l'aménagement écosystémique. Il s'inspire principalement de la dynamique des perturbations naturelles et des processus écologiques intrinsèques aux écosystèmes forestiers (Pickett et White 1985 ; Attiwill 1994), pour améliorer la résistance et la résilience.

1.3. La pessière noire à mousses et l'importance de l'épinette noire

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), est une espèce résineuse présente uniquement en Amérique du nord (Heinselman 1965 ; Gagnon 1988 ; Farrar 1995). La forêt boréale de l'est du continent nord-américain qui en est en majorité

recouverte, est plus connue au Québec sous le nom de pessière noire à mousses, représentant 28% du territoire québécois (Robitaille et Saucier 1998). Le domaine bioclimatique de la pessière noire à mousses est le premier domaine en termes de superficies, de la sous-zone boréale supérieure. La proportion du domaine occupée par les sols mésiques varie énormément selon les secteurs, allant de 10 - 20% dans l'ouest du domaine, là où les dépôts de surface sont de type lacustre, à 70% dans l'est où le dépôt de surface le plus abondant est le till mince. Le patron contraire s'observe pour les tourbières (sols humides organiques), qui couvrent 70% du territoire dans l'ouest et moins de 10% dans l'est (Gagnon 2004).

Les pessières noires qui excèdent l'âge de 200 ans sont plus fréquentes qu'on le croyait auparavant, malgré que les épinettes noires de plus de 300 ans soient très rares. Ces vieilles forêts se trouvent dans des secteurs épargnés du feu, toujours présents même là où le cycle de feu est court. Vers 150 ans, une pessière noire qui a échappé au feu commence à s'ouvrir naturellement par la mort et la chute d'arbres individuels ou de groupes d'arbres (Gagnon 2004).

La pessière noire à mousses est le dernier domaine bioclimatique dans lequel la productivité est encore suffisante pour l'exploitation forestière. L'importance écologique de ce résineux est doublée d'une importance économique attribuable à la bonne qualité de ses fibres autant utilisées pour le bois d'œuvre que pour la fabrication du papier. D'un autre côté, la forêt boréale joue un rôle important dans le bilan planétaire du carbone en fixant une partie du CO₂ atmosphérique (Gagnon et Morin 2001). Le maintien de cet écosystème est nécessaire à la conservation des espèces animales et végétales qui y vivent. Ainsi, une meilleure compréhension du fonctionnement de cet écosystème est cruciale afin de préserver tous ses attributs, autant écologiques, qu'économiques.

1.4. Les perturbations naturelles autres que les feux

1.4.1. Les perturbations par trouées

1.4.1.1. Définition

En 1947, Watt utilisait le terme de « patch » pour désigner des mosaïques forestières qui sont à des stades de développement différents. Aujourd'hui ce terme pourrait aussi désigner de grandes ouvertures créées par des perturbations d'envergure plus ou moins grande comme, les épidémies d'insectes ou les chablis sévères (McCarthy 2001). Le terme de « gap » (trouée) réfère aux ouvertures beaucoup plus petites causées par la mort d'un arbre ayant atteint l'âge de maturité ou d'un petit groupe d'arbres. Le terme de « expanded gap » ou trouée étendue et les trouées de canopée présentent peu de différence en pessière, du fait de l'étroitesse de la couronne conique de l'épinette noire (Pham *et al.* 2004). Les trouées offrent de nouveaux espaces de croissance où les conditions sont favorables pour le recrutement des nouvelles tiges ou pour la croissance des tiges déjà établies (Brokaw et Scheiner 1989, Spies et Franklin 1989, Spies *et al.* 1990). Il est apparu clair que la perturbation par trouées contribue fondamentalement aux caractéristiques des écosystèmes forestiers, tout comme l'hétérogénéité des structures (Brokaw 1985, Denslow 1985, Barik *et al.* 1992).

Considérant une période de 30 ans qui est l'intervalle d'étude, il sera difficile de se prononcer sur les changements qui interviendront dans les structures diamétrale et verticale des peuplements, de part et d'autre des deux régions d'étude (pessières à mousses de l'est et de l'ouest). En revanche, si la dynamique de trouées entraîne une complexité de la structure au sein d'un peuplement on peut s'attendre à ce que la composition demeure relativement semblable étant donné le nombre peu élevé d'espèces d'arbres (Harper *et al.* 2003; De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000).

D'autre part, les caractéristiques du milieu physique (dépôt, drainage, topographie, relief, climat) influencent la composition des peuplements et pourraient également affecter leur structure ou encore la rapidité avec laquelle ils changent de structure (Lindenmayer *et al.* 1999, Bebi *et al.* 2001). Toutefois, le rôle précis que joue le milieu physique sur la structure des peuplements a été peu documenté pour la forêt

boréale. En forêt boréale, certains peuplements grandissent aussi sur des terres mal irriguées et sont enclins à la paludification. Ils deviennent par conséquent improductifs au fil du temps. Durant la succession forestière la couche de matière organique évolue en accroissant son épaisseur (Simard et al. 2007), les sphaignes envahissent la couche de bryophyte (Fenton et Bergeron 2006) menant ainsi à des conditions d'anoxie (Lavoie et al. 2005). De plus, la paludification entraîne une modification des conditions de température du sol, et de la disponibilité de lumière et de nutriments, (Simard et al. 2007) devenant ainsi un facteur limitant à la régénération des arbres. Quand la mortalité devient plus importante que le recrutement d'arbre, les trouées peuvent s'étendre et devenir plus abondantes.

1.4.2. Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

Depuis le début du 20^{ème} siècle, trois épidémies successives ont respectivement affecté, 10, 25 et 57 millions d'hectares de forêts (Blais 1983; Morin and Laprise 1990). La dernière épidémie, qui a sévi entre 1974 et 1988, a dévasté plus de 55.000.000 ha de forêt, détruisant entre 139 et 238 millions m³ d'épinettes (*Picea*) et de sapins (*Abies balsamea* (L.) Mill.), soit l'équivalent de dix années de coupe forestière intensive (Morin, 1998). Des épidémies périodiques de Tordeuse principalement et d'autres insectes, ont causé une défoliation et une mortalité intense dans les peuplements de sapins dans l'est de la forêt boréale Canadienne (Blais 1965, 1983, Brown 1970; MacLean and Ebert 1999, Morin et al. 1993).

Dans la région Ouest du Québec (Témiscamingue), elles affectent les peuplements mélangés sapin-épinette, plus que les peuplements purs d'épinettes (Bouchard et al. 2004) et des épidémies à répétition influent sur la composition des forêts en fin de succession (Bergeron et Leduc 1998, Blais 1981). La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* ((Clem.)) est une espèce indigène à l'est de l'Amérique du Nord (Blais, 1983). On croyait que l'impact des épidémies était faible dans la forêt boréale dominée par l'épinette noire mais des études récentes ont

démontré que les quatre dernières épidémies ont été enregistrées dans cette même structure forestière (Gauthier *et al.* 2008).

La tordeuse des bourgeons de l'épinette perturbe le paysage de façon périodique suivant un cycle de 30 ans en moyenne (Jardon *et al.* 2003) mais affecte un même peuplement en général tous les deux cycles (Morin *et al.* 2004). Un peuplement subit rarement plusieurs épidémies successives avec la même intensité mais plutôt une épidémie sur deux ce qui laisse au peuplement le temps de se régénérer (Jardon *et al.* 2003; Morin *et al.* 2004).

1.4.3. Les chablis

Le chablis est une perturbation forestière et un phénomène naturel, qui reste encore très peu étudiée au Canada. Le régime de perturbation par le chablis, particulièrement dans le cas des trouées, est relativement difficile à caractériser, puisqu'il peut agir en interaction avec une panoplie d'autres facteurs et de perturbations (Vaillancourt, 2008). Il se définit comme étant un arbre ou groupe d'arbres renversé ou cassé par le vent (Helms 1998). Cette définition réfère aux deux principaux comportements reconnus, soit le renversement de l'arbre et la cassure de la tige (Putz *et al.* 1983; Schaetzl *et al.* 1989b; Everham et Brokaw, 1996). La sévérité du chablis va alors s'exprimer en fonction du nombre d'individus atteints, des étendues de sols mises à nu et qui peuvent aller de quelques hectares à plusieurs dizaines de kilomètres, en fonction du type de perturbation et de la résistance des arbres.

Bien que souvent sévères, ils sont peu fréquents car causés par des tempêtes constituées de vents exceptionnels qui ont de longues périodes de retour (Miller 1985). Les chablis catastrophiques causent des dommages parfois sévères, ils peuvent initier la succession secondaire (Ulanova, 2000) suite à l'établissement d'une dynamique par blocs ou peuplements (Pickett et White, 1985). En fonction de leur intensité, les chablis peuvent causer la destruction partielle ou totale des arbres et de la régénération préétablie, les espèces de sous-étage en souffrent aussi énormément.

1.5. Dynamique de trouées et vieilles forêts

Les vieilles forêts occupent une place importante en pessière. Elles sont naturellement majoritaires dans certaines régions, notamment dans l'est de la pessière à mousses (De Grandpré et *al.* 2000). Le stade de vieille forêt est décrit comme un état d'équilibre dynamique où la composition végétale et la structure restent stables au cours du temps (McCarthy 2001). Une définition plus récente dit qu'on peut parler de début de vieillesse d'une forêt, à partir du moment où la cohorte initiale post-perturbation commence à mourir (Kneeshaw et Gauthier 2003). Cela sous-entend que la période post-perturbation soit assez longue pour permettre aux individus d'atteindre le stade de vieux peuplements.

Le processus de remplacement des vieux peuplements par une plus jeune cohorte passe nécessairement par une dynamique de trouées (Runkle 1991 ; Hunter et Parker 1993). Par exemple, certaines études menées jusque là, notamment sur la Côte-Nord, ont démontré qu'à l'échelle du peuplement, des événements de mortalité sur des superficies restreintes influenceraient le développement de la forêt (McCarthy 2001; Pham et *al.* 2004; Périgon 2006). Des études ayant été menées dans les vieilles forêts tempérées et de feuillues en Amérique du nord (Runkle 1981; Runkle et Yetter 1987; Spies et *al.* 1990; Krasny et Whitmore 1992), montrent que la formation de trouées notamment à petite échelle, est le mode de remplacement primaire des arbres (Dahir et Lorimer 1996) dans ce type de forêt.

Dans l'est de la pessière à mousses, la dynamique par trouées affecterait principalement des paysages constitués d'une matrice de vieilles forêts, à structure irrégulière (De Grandpré et *al.* 2000; Bergeron et *al.* 2001) dissimulant par endroits des peuplements équiennes et à structure régulière.

Les vieux peuplements présentent des caractéristiques particulières : des espèces tolérantes à l'ombre, un étagement hétérogène de la végétation, une diversité d'arbres de toutes tailles, de tous âges, de nombreux arbres morts debouts et de nombreux gros débris ligneux au sol à plusieurs stades de décomposition (Franklin et *al.* 1981; Er et Innes 2003). De nombreuses études avancent que le stade de vieilles

forêts sous une dynamique de trouée est un stade en équilibre dynamique (Runkle 1985 ; 1990, White et *al.* 1985 ; Frelich 1995 ; Antos et Parish 2002, Morin et Takeda 2004). En effet, la formation des trouées est suffisamment restreinte dans l'espace et continue dans le temps pour rencontrer des conditions d'équilibre (Turner et *al.* 1993; White et Jentsch 2001). Un peuplement est en équilibre si la croissance compense la mortalité et si la diversité et l'abondance de la végétation sont stables dans le temps. Cette stabilité dans l'évolution des peuplements ainsi que la dynamique des trouées sont des caractéristiques reconnues des vieilles forêts dans de nombreux écosystèmes. Mais cet équilibre peut être rompu lorsque par exemple une caractéristique du milieu physique tel l'accumulation de matière organique contribue à maintenir les ouvertures au sein de peuplements (Simard et *al.* 2007).

1.6. L'échelle d'étude

Brunig (1973) fut l'un des premiers à utiliser les photographies aériennes pour étudier les trouées et il démontra leur utilité par l'estimation à grande échelle et sur le long terme de la dynamique de peuplements. Quelques années après, Sanford et *al.* (1986), décrivent la dynamique de peuplements en termes de taille, de voisin le plus proche et de patron spatial de 394 trouées de canopée, dans 97,3 ha en forêt tropicale. Cependant, notre étude est en mesure de fournir plus d'informations sur la dynamique de peuplements à plus grande échelle et sur un intervalle de temps plus long que ces études. Bien que la caractérisation de paramètres comme la forme des trouées, dans le cas des petites ouvertures, soit plus aisée via une étude de terrain, une étude à grande échelle comporte certains avantages. Dans une étude de Fox et *al.* (2000), il est mentionné que la marge d'erreur d'omission de trouées difficiles à estimer se réduit fortement grâce à cette échelle, passant de 25,6% pour une étude terrain, à 4,7% pour une étude à grande échelle, par la méthode des photographies aériennes. De plus, pouvoir estimer les taux de fermeture et d'ouverture permet de mieux comprendre l'impact de la création et de la fermeture des trouées sur le recrutement (Runkle et Yetter 1987; Runkle 1989, 1998).

Nos observations devraient se rapprocher de celles faites dans d'autres forêts boréales matures (Lertzman et Krebs 1991 ; Kneeshaw et Bergeron, 1998 ; McCarthy, 2001 ; Bartemucci et *al.* 2002 ; Pham et *al.* 2004 ; Pérignon, 2006). Mais, vues à une échelle beaucoup plus grande qu'à celle du peuplement, les trouées en écosystème boréal sont plus importantes en proportion que dans les forêts tempérées (15% en moyenne) (McCarthy 2001). La zone boréale, se situant à de hautes latitudes (entre le 49^{ème} au 52^{ème} parallèle), la saison de croissance y est relativement courte en comparaison aux forêts tempérées (Runkle 1982). L'effet combiné de la forme conique étroite des conifères et la longue période de temps nécessaire au remplissage des trouées par la régénération, expliquerait en partie une portion plus importante des peuplements en trouées (Bartumecci et *al.* 2002).

1.7. Dynamique de trouées et aménagement forestier

Au cours de la dernière décennie, nous avons vu un intérêt croissant se développer pour un aménagement forestier basé sur la compréhension de la dynamique des perturbations naturelles (Attiwil, 1994; Bergeron et Harvey, 1997; Angelstam, 1998). Comme l'ont montré certaines études (DeLong et Tanner 1996; Schroeder et Perera, 2002; Perron, 2003), les activités de coupe forestières industrielles, remplacent de plus en plus les perturbations naturelles dans le processus de régénération des peuplements en forêt boréale. Or, la rotation des coupes est souvent beaucoup plus courte que la période de retour de perturbations naturelles. Les données sur la taille, la fréquence et la répartition spatiale et temporelle des trouées sont des outils pour les aménagistes forestiers. Ces outils sont la base d'un aménagement forestier préservant les attributs des forêts résineuses matures dominant la Côte-Nord (Kneeshaw et Gauthier 2003).

1.8. Conclusion

À la lumière des connaissances acquises sur les régimes de perturbations naturelles, il apparaît que la dynamique de trouées est intimement liée à celle des

vieilles forêts. Si les régimes de feux en pessière aboutissent en générale à des peuplements équiennes à structure régulière (Johnson 1992, Oliver et Larson 1996), la dynamique de trouées laisse place non seulement à une diversité structurale, mais aussi biologique. Leurs caractéristiques de taille et de nombre sont donc déterminantes sur la structure de peuplements, surtout des plus âgés. L'aménagement forestier qui s'inspirerait de cette dynamique de trouées ainsi que de ses variantes structurelles et spatio-temporelles ne pourrait que se rapprocher de l'état d'équilibre des peuplements, gage d'une diversité floristique et faunique.

CHAPITRE 2
CARACTERISATION DE LA DYNAMIQUE DE TROUEES

2.1. Avant-propos

Ce chapitre est une description et une analyse de la dynamique de trouées dans les domaines Est et Ouest de la pessière à mousses du Québec et aussi en fonction de l'âge des peuplements. Il fait également des recommandations en termes d'aménagement forestier, basées sur les résultats et les constats issus des discussions. Prochainement, un article basé sur le chapitre 2, devrait voir le jour. Il sera traduit et soumis prochainement à une revue scientifique avec pour co-auteurs les docteurs Daniel Kneeshaw et Louis De Grandpré.

2.2. Introduction

L'idée selon laquelle la représentation des vieilles forêts composées d'arbres robustes serait figée dans le temps est erronée (Kneeshaw et Gauthier 2003). En effet, même si une forêt âgée peut demeurer relativement stable dans le temps, et échapper à des perturbations à grande échelle, la régénération est toujours présente, et peut se développer suite à la formation d'ouvertures ou trouées dans le couvert, causée par la mortalité d'un petit groupe d'arbres de canopée (Runkle 1982). La formation de trouées apparaît à diverses échelles spatiales à la suite de la chute d'une tige ou d'une grande perturbation à grande échelle.

La taille des trouées dépend de facteurs biotiques, comme le stade de développement des peuplements, ou abiotiques comme le type de dépôts (Barnes et *al.* 1998). Bien que les pessières soient en général plus sujettes à de la mortalité sur pied qu'au chablis par rapport aux peuplements à sapin, il a été montré que les peuplements boréaux d'âge intermédiaire (100 - 300 ans) sont très susceptibles aux perturbations secondaires comme les épidémies d'insectes et le vent (Harper et *al.* 2002, 2005). De plus, la productivité des forêts diminue avec l'âge en absence de perturbations à grande échelle (Ryan et *al.* 2004) et du fait aussi de leur vieillesse. Certaines études ont montré que les arbres qui poussent sur des sols organiques sont très susceptibles au déracinement à cause d'un système racinaire plus superficiel et une résistance réduite au niveau du sol ainsi qu'une augmentation de l'incidence de pourriture au niveau des

racines (Schaetzl *et al.* 1988, Everham et Brokaw 1996). L'humidité du sol a été identifié par plusieurs auteurs comme facteur augmentant le risque de déracinement (Foster 1988, Peterson et Robertus 1997, Larson et Waldron 2000). Les sols organiques peuvent influencer la création d'ouverture dans la canopée (Kneeshaw et Gauthier 2003). En effet, dans les écosystèmes nordiques, une cause probable de déclin de la productivité en fonction du temps, est l'accumulation de couches de sols organiques qui atténuent la température du sol et réduisent le cycle des nutriments (Van Cleve *et al.* 1983a; Prescott *et al.* 2000). Dans le nord-ouest du Québec, en absence prolongée de feu, la paludification (accumulation de matière organique) peut réduire la productivité de la forêt de 50 à 80% comparée aux valeurs post feu (Simard *et al.* 2007). Elles peuvent aussi maintenir les trouées déjà créées (Simard *et al.* 2007).

Beaucoup d'études récentes sur la dynamique des trouées ont été menées à travers des études de terrain. Ces méthodes ont consisté à échantillonner des ouvertures à l'aide de transects, quadrats, etc (Runkle 1982, Yamamoto 1989 et 1992). Une autre méthode de plus en plus utilisée est la dendrochronologie (Kneeshaw et Bergeron 1998 ; Bouchard *et al.* 2005 ; Pérignon 2006). Mais la caractérisation à grande échelle, à l'aide de photographies aériennes, permet de recueillir des données sur de plus grandes étendues (Fujita *et al.* 2003). Et dans une perspective d'aménagement à grande échelle, elle permet de proposer des solutions plus adaptées à des unités régionales plus larges.

Nous caractériserons ici la dynamique de trouées à l'échelle du paysage dans la pessière à mousses du Québec, où les peuplements de conifères évoluent dans des contextes climatiques différents. Les vieilles forêts s'y régénèrent le plus souvent suivant une dynamique de trouées (Kneeshaw et Bergeron 1998 ; McCarthy 2001 ; Gauthier et De Grandpré 2003 ; D'Aoust *et al.* 2004), qui peut varier en fonction de facteurs tels que l'âge des peuplements, les conditions climatiques ou le type de dépôt.

L'objectif d'évaluer l'évolution temporelle des ouvertures sur une période de trente ans, à travers plusieurs éléments dont (i) l'évolution des superficies échantillonnées au cours du temps, (ii) les taux d'ouvertures et de fermeture des trouées, ainsi que (iii) la distribution des tailles de trouées par classes de tailles. Ce

chapitre donne également quelques recommandations d'aménagement forestier à grande échelle, basées sur les résultats obtenus.

2.3. Méthodes

2.3.1. Échantillonnage

2.3.1.1. La zone d'étude

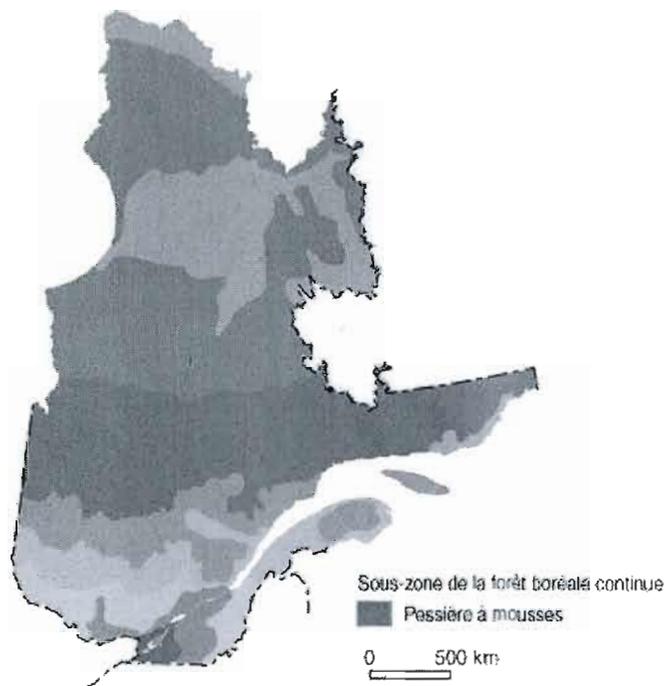


Figure 2.1. Localisation de la zone d'étude.

La région d'étude est celle de la pessière à mousses (figure 2.1). Elle occupe une superficie de 412 000 km² (MRNF), depuis l'ouest de l'Abitibi et de la Baie-de-James, jusqu'à l'extrémité est de la côte-Nord et s'étend du 49^{ème} au 52^{ème} parallèle, sur une bande large de 300 kilomètres (Robitaille et Saucier 1998). Compte tenu des régimes de précipitations très contrastés le long de cette bande, on divise ce domaine bioclimatique en deux sous-domaines, les sous-domaines de l'ouest et de l'est, qui sont également caractérisés par des régimes de feux très distincts. La topographie de la

peissière mousses est très variable, les altitudes varient entre 0 et 450 m à l'ouest de la région et les plus hauts massifs de l'est, peuvent culminer jusqu'à 600 m d'altitude (Robitaille et Saucier 1998). La région se caractérise par plusieurs types de sols parmi lesquels, des sols organiques et des dépôts fluvio-glaciaires (fluvio-lacustres dans l'étude, car prenant en compte sous cette dénomination, d'autres types de dépôts), auxquels l'étude s'intéresse. Le climat de la région est globalement humide. Cependant l'ouest est relativement moins arrosé avec une pluviométrie annuelle de 700-800 mm accompagnée de températures respectant les moyennes annuelles globales de -2,5°C à 0,0°C (Wilson 1971). A l'est la pluviométrie annuelle de 1100-1300 mm, s'accompagne de température variant entre -2,5 et -5,0°C (Robitaille et Saucier 1998). Le régime des feux répond très bien à ces changements et s'allonge graduellement de l'ouest (cycle de feu d'environ 150 ans) vers l'est (500 ans) (Grondin et al. 2003).

L'espèce dominante est l'épinette noire dans une matrice résineuse qui peut occuper jusqu'à 90% du couvert végétal dans la peissière de l'ouest (Gauthier et De Grandpré 2003).

2.3.1.2. Critères d'échantillonnage et choix des photos aériennes

Une première sélection des zones susceptibles de faire l'objet d'échantillonnage a été effectué à l'aide de SIFORT¹. C'est un Système d'Information Forestière par Tesselles, hybride des modes vectoriel et matriciel pour une nouvelle approche de l'analyse forestière (MRNF). Son principe repose sur le découpage du territoire en une mosaïque de polygones rectangulaires conçus mathématiquement. Le découpage progressif aboutit à un quadrillage du territoire en tesselles de 14 ha chacune (de 15 secondes de latitude x 15 seconde de longitude) conservées dans un fichier où les données sont regroupées selon les feuillets cartographiques à l'échelle 1/50 000, en format ASCII et exprimées en longitude et latitude. Cette base de données est constituée de cartes éco-forestières de grande échelle en mode matriciel, associées à

¹ <http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-cartes-sifort.jsp>

des données forestières, sous forme de tables. Les données du système SIFORT qui sont étudiées, sont issues des cartes et informations provenant des premier (1970) et troisième (1999) inventaires forestiers décennaux réalisés par le MRNQ.

Un premier traitement de données de SIFORT a abouti à l'élaboration de tableaux croisés dynamiques, dans le but d'affiner les zones à échantillonner en fonction des paramètres choisis que sont, l'essence, le type de dépôt et l'âge des peuplements. Les types de dépôts ont été restreints à ceux fluvioglaciers et organique. L'essence concernée est l'épinette noire, et les âges des peuplements retenus sont de 90 et 120 ans.

Une fois que les individus concernés par ces paramètres sont représentés sous formes de cartes sur ArcMap, des zones précises sont ciblées et les photographies aériennes (1 :15 000) correspondantes sont sélectionnées (figure 2.2). Outre la base de données SIFORT, le choix des photos a aussi été possible grâce à la base de données de la Géomathèque². Il a porté sur des zones ayant connu une évolution au cours des différents inventaires forestiers soit dans le sens d'une ouverture, soit dans le sens d'une fermeture.

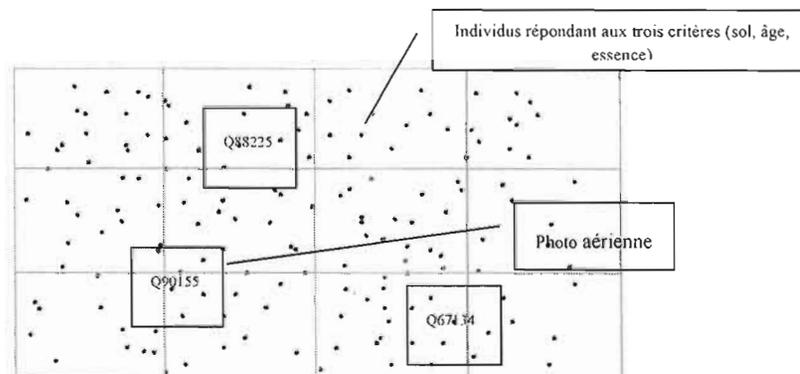


Figure 2.2. Exemple de procédure de sélection des photos, après échantillonnage des individus répondant aux trois critères d'échantillonnage, essence, type de sol et âge du peuplement.

² <http://www.geomatheque.com/accueil.htm>

Puisque trois critères d'échantillonnage sont utilisés, à savoir, la localisation, l'âge des peuplements ainsi que le type de dépôt, nous proposons huit scénarios possibles (figure 2.3).

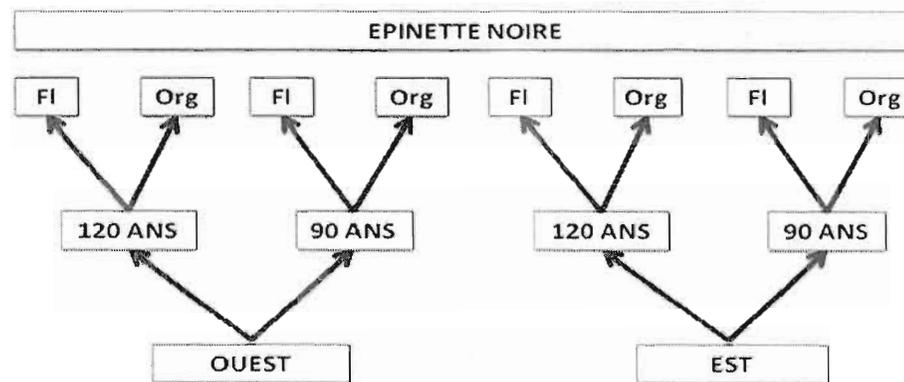


Figure 2.3. Schéma d'échantillonnage basé sur la localisation, l'âge du peuplement, le type de dépôt et l'espèce. Exemples de domaine : OUEST – 90 – FI; EST – 120 – Org,...

2.3.1.3. Echantillonnage des trouées

Deux séries de photos sont utilisées. La première série de photos est échantillonnée en 1963, 1964, 1965, 1966, 1967, 1968 et 1976, sur toute la bande de la pessière, d'ouest en est. La deuxième série est une reprise des mêmes zones échantillonnées précédemment, mais aux années 1985, 1986, 1987, 1988, 1990, 1992, 1995, 1996, 1998, 1999 et 2006. Pour chacune des photos prises durant la première période, la même photo a été choisie plus ou moins trente ans après, l'écart moyen entre les photos de la première période et celles de la deuxième période est de 28,2 années. Ce décalage temporel sera utilisé pour étudier l'évolution des trouées dans le temps. Le tout, porte sur un total de 132 photographies aériennes. Etant donné qu'à une seule année, peut correspondre plusieurs photos, les données sur les superficies des trouées ont été standardisées selon la superficie couverte pour chaque année.

Sur chaque photo, un carré de 1000 m x 1000 m est délimité. Et c'est dans ces carrés qu'à l'aide de lunettes stéréoscopiques, les trouées sont recherchées puis individualisées. Le type d'échantillonnage utilisé dans cette étude est un échantillonnage ciblé. La taille minimale des trouées est estimée à environ 100 m².

L'échantillonnage des trouées sur photographies aériennes à une telle échelle nécessite de prendre certaines précautions afin de ne pas biaiser l'interprétation qu'on en fait. Il s'agit de pouvoir distinguer les zones d'ouverture, des autres zones de perturbation du terrain telles que les traces d'anciens feux, les parterres de coupe, les zones humides ou gorgées d'eau, les affleurements de roches, la topographie et les conditions édaphiques. Malgré cette prise de précaution, il est possible que lors de cette étape, certaines des ouvertures échantillonnées ne représentent pas toujours des trouées dues à la mortalité d'arbres.

2.3.2. Analyses des données

2.3.2.1. Caractéristiques des trouées

Les éléments de descriptions s'appuieront sur des données de comptage, de fréquence et de proportion des trouées et l'évolution de ces données sur un intervalle de 30 ans. Nous analysons l'évolution des ouvertures dans la pessière entre la première et la deuxième période d'échantillonnage, soit sur un intervalle de trente années. Pour chaque scénario (voir figure 2.3), les superficies, totale ou moyenne des ouvertures seront calculées, et les comparaisons se font par paire de scénario avec au moins un critère en commun. Soit par exemple, E-120-FI Vs O-120-FI, si on veut comparer les peuplements de 120 ans de l'est et de l'ouest sur dépôt fluvio-lacustre. Ces résultats seront présentés sous forme d'histogrammes.

Pour estimer le poids individuel des facteurs localisation, âge et dépôts et leurs interactions sur la création d'ouverture, nous avons procédé à une analyse de variance avec le logiciel *JMP 5.1* (SAS Institute, Inc. 2003). Tous les jeux de données ont d'abord été testés pour vérifier s'ils étaient conformes au postulat de l'ANOVA à savoir la normalité des résidus et l'homogénéité de la variance. Dans le cas où les

résidus ne rencontraient pas ce postulat de normalité, nous avons procédé à une transformation logarithmique.

2.3.2.2. Distribution de taille des trouées par classes de taille

Dans la démarche d'interprétation, les trouées que ce soit en fréquence ou en proportion seront regroupées en deux grandes catégories. À l'image des deux catégories de trouées proposées par Brockway and Outcalt (1998) ($\leq 600 \text{ m}^2$ = petite trouée, $> 600 \text{ m}^2$ = grande trouée), nous proposons deux grandes catégories de trouées, à savoir les petites trouées des classes de tailles allant de 200 à 500 m^2 et les grandes trouées des classes de tailles allant de 500 à plus de 2500 m^2 . Les fréquences de chacune des catégories sont comparées à la superficie qu'elles occupent pour chaque critère (région, âge de peuplement, type de dépôt), puis les fréquences de chaque catégorie sont comparées entre elles 2 à 2 entre les deux groupes de chaque critère. Les deux grandes catégories ci-dessus sont subdivisées en six classes : de 200-300 m^2 ; 300-400 m^2 ; 400-500 m^2 ; 500-1000 m^2 ; 1000-2500 m^2 et + de 2500 m^2 . Ces classes de trouées sont différenciées afin d'avoir une idée des types de trouée par lesquels se renouvellent les peuplements et dans un deuxième temps pour affiner les stratégies d'aménagement proposées. Les fréquences de trouées pour chacune de ces classes sont calculées, ainsi que les proportions en superficie de trouées, pour chaque classe.

2.3.2.3. Régime de formation des trouées

La dynamique temporelle d'évolution des ouvertures est prise en compte via le calcul des taux d'ouverture et de fermeture des trouées avec les formules ci-dessous. Le taux d'ouverture annuel est noté T_o et le taux de fermeture annuel est noté T_f . La surface de trouée étant un paramètre qui peut être utilisé pour caractériser la fréquence de distribution des classes de taille et calculer le taux de régénération d'une forêt (Brokaw, 1985 ; Clark, 1990), les taux ont été calculés à partir des données de surface à partir des formules suivantes proposées par Fujita et *al.* 2003.

$$T_o(\%An^{-1}) = \frac{N_o}{N_i \times t} \times 100 \quad [1]$$

$$T_f(\%An^{-1}) = \frac{N_f}{N_i \times t} \times 100 \quad [2]$$

N_o = surface totale ouverte

N_f = surface totale fermée

N_i = surface totale d'échantillonnage (1Km²)

t = intervalle de temps (30 ans)

2.4. Résultats

2.4.1. Régime de formations des trouées dans le temps

Les superficies totales ouvertes sont bien distribuées dans le temps avec une certaine variabilité entre les périodes échantillonnées (figure 2.3). Pour précision, certaines années (1976 et 2006) ont été intégrées à ces périodes. La première période d'échantillonnage qui est celle des années 1960, correspond à une série d'ouverture allant de 1963 à 1968, elles regroupent 31% des ouvertures totales. La deuxième période qui correspond aux années 1980 regroupe 38% des ouvertures totales, soit une augmentation de 7%. Enfin, la troisième période de création d'ouverture qui est celle de la fin des années 1990, compte 29% des ouvertures totales, soit une diminution de 11% par rapport aux années 80' et que cette période précède une dynamique de fermetures des peuplements au moins durant les années 90'. Ces résultats montrent aussi qu'une bonne partie des peuplements d'épinette se sont ouverts dans les années 80'. On ne peut parler d'une régularité ou même de synchronisme du fait que certaines années n'ont pas été échantillonnées, mais un taux moyen annuel d'ouverture sera calculé plus tard dans l'étude.

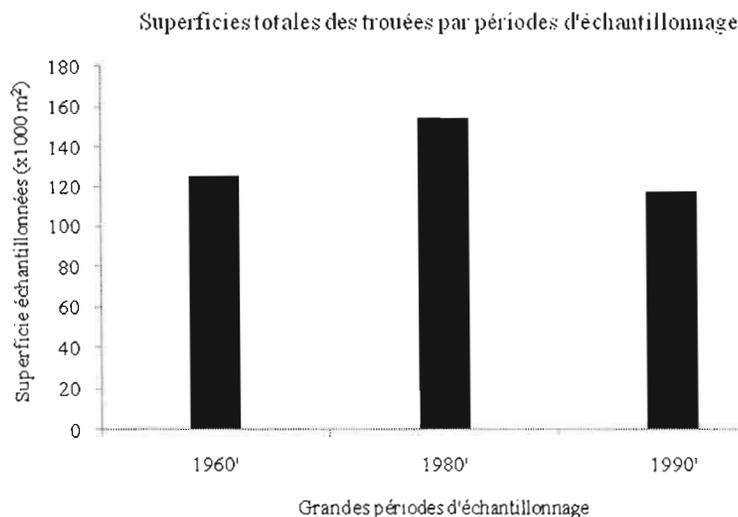


Figure 2.4. Répartition en trois grandes périodes de la surface totale des trouées échantillonnées.

2.4.2. Évolution des ouvertures sur 30 ans

Outre dans les peuplements de 90 ans à l'est sur dépôt fluvio-lacustre et à l'ouest sur dépôt organique, où on note une augmentation du nombre de trouées, tous les autres domaines se caractérisent par, une diminution du nombre d'ouvertures (tableau 2.1) entre T1 et T2. Six des huit domaines montrent une augmentation de la superficie moyenne et de la superficie maximale des trouées, malgré une diminution du nombre d'ouvertures. Le nombre de trouées total a diminué de 25%, passant de 462 à 344 trouées. Quant à la superficie moyenne des ouvertures elle a significativement augmenté entre T1 et T2 ($F = 20,3$, $dl = 1$, $p < 0,0001$). La superficie totale a augmenté de 14165 m^2 à 25900 m^2 , soit une augmentation de 82%.

Tableau 2.1. Inventaire du nombre total de trouées et des surfaces moyenne et maximale par période et par domaine d'échantillonnage (ou domaine). O = région Ouest de la pessière ; E = Est ; 120 = peuplement de 120 ans ; 90 = peuplement de 90 ans. Fl = dépôt fluvio-lacustre ; Org = dépôt organique. Nb T1 = nombre de trouées à la première période d'échantillonnage. Nb T2 = nombre de trouées à la deuxième période d'échantillonnage. S.moy = surface moyenne. Et = Ecart-type. T1 = première période d'échantillonnage. T2 = deuxième période d'échantillonnage. S.E = signe de l'évolution.

Scénarios	Nb. T1	S.E	Nb. T2	S.moy T1 (m ²)	Et. T1	S.E	S.moy T2 (m ²)	Et. T2
O-90-Fl	59	-	57	2412	234	+	3042	349
O-120-Fl	147	-	48	1176	123	+	3646	465
O-90-Org	21	+	71	283	41	-	207	15
O-120-Org	51	-	37	923	303	+	1052	513
E-90-Fl	31	+	44	1487	293	+	1680	2804
E-120-Fl	44	-	34	4688	639	+	13020	3803
E-90-Org	45	-	27	713	111	-	547	90
E-120-Org	64	-	26	2487	91	+	2716	149

2.4.3. Analyse de la distribution des trouées par classes de taille

2.4.3.1 Distribution de taille des trouées pendant la première période d'échantillonnage

Dans la pessière à mousses de l'ouest, 28% des trouées se situent dans les classes de 200 à 500 m², et couvrent 6,64% des superficies ouvertes. À l'est elles représentent 23% et couvrent seulement 2,69% de la superficie en trouées (figure 2.5).

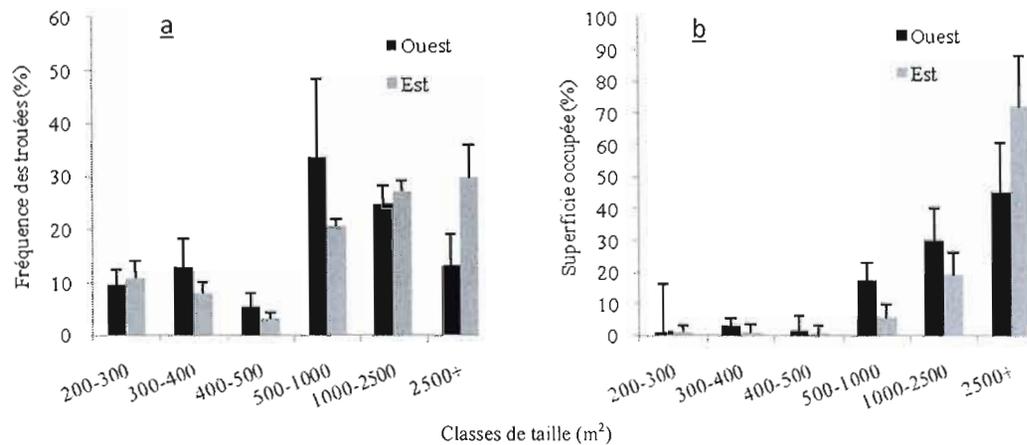


Figure 2.5. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en superficie occupée, selon la région à la première période d'échantillonnage. N = 462. Ouest = pessière de l'ouest, Est = pessière de l'est.

Les peuplements de 120 ans quant à eux comptent 22% de leurs trouées, dans les plus faibles classes de tailles; ces dernières occupent 3,8% des superficies ouvertes. Ceux de 90 ans comptent 33,3% de leurs ouvertures dans ces mêmes classes de tailles, avec une couverture de 6,2% de la superficie en trouées (figure 2.6).

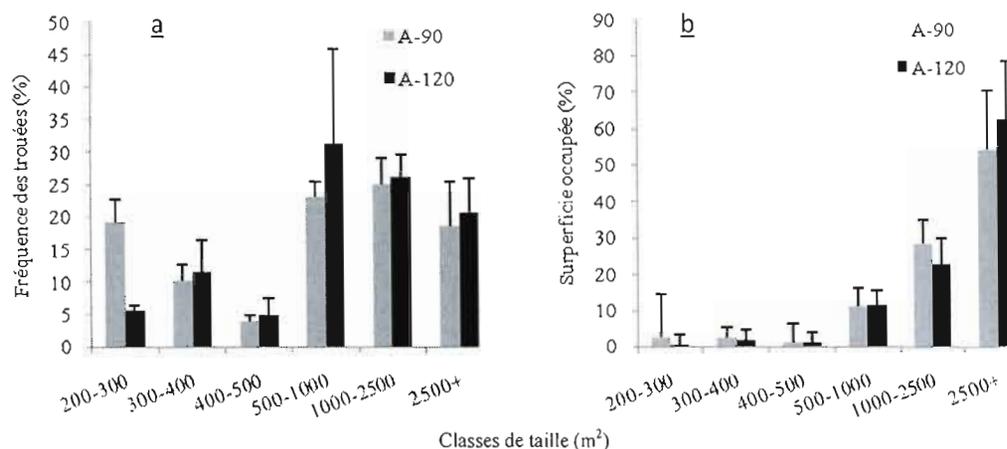


Figure 2.6. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en superficie occupée, selon l'âge des peuplements à la première période d'échantillonnage. N = 462. A-90 = peuplements de 90 ans, A-120 = peuplements de 120 ans.

Les dépôts fluvio-lacustres regroupent 16,4% des trouées dans les plus faibles classes pour seulement 2,7% en superficie. Quant aux dépôts organiques, 40,3% de leurs trouées se trouvent dans les plus faibles classes et elles couvrent près de 70% de la superficie en trouées (figure 2.7).

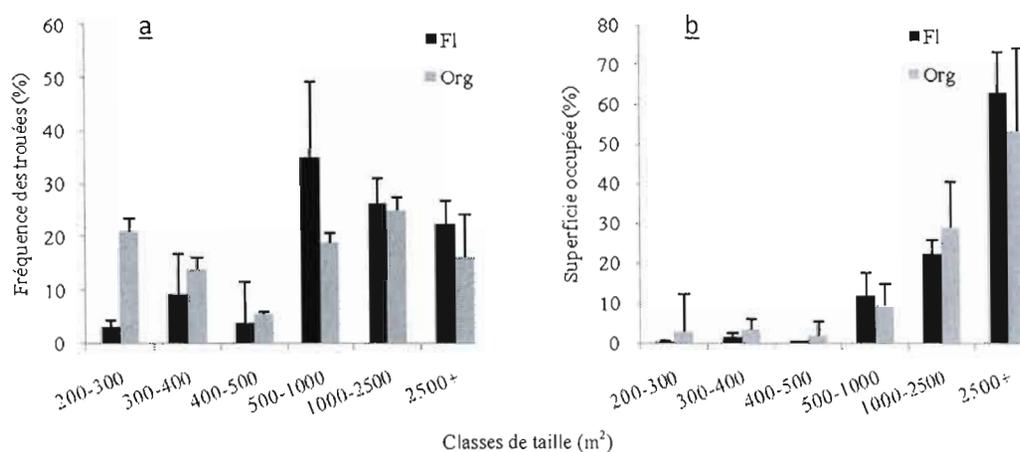


Figure 2.7. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en superficie occupée, selon le type de sol à la première période d'échantillonnage. N = 462. FI = dépôts fluvio-lacustres, Org = dépôts organiques.

Les tableaux 2.2 et 2.3 résument la distribution des fréquences et superficies des trouées pour chaque domaine d'échantillonnage.

En fréquences, nous constatons qu'en général, c'est dans les peuplements de plus de 90 ans qui se développent sur sol organique que les petites ouvertures sont les plus nombreuses.

Tableau 2.2. Distribution des fréquences des différentes classes de tailles de trouées, exprimées en m² pour la première période d'échantillonnage. N = 462. La couleur indique le nombre de trouée le plus élevé par région, sol et âge de forêt.

Classes de taille (m ²)	200-300	300-400	400-500	500-1000	1000-2500	2500+
Est-90-FI	3	2	.	13	8	5
Ouest-90-FI	.	3	.	12	21	23
Est-120-FI	.	.	.	6	15	23
Ouest-120-FI	6	21	11	67	30	12
Est-90-Org	13	9	4	8	10	1
Ouest-90-Org	14	2	2	3	.	.
Est-120-Org	4	4	2	11	17	26
Ouest-120-Org	7	10	2	12	18	2

Tandis qu'en superficie, c'est dans les peuplements de 90 ans et plus de l'ouest de la pessière, que les petites ouvertures occupent les plus grandes superficies avec 68% des superficies ouvertes. Dans tous les autres domaines, ce sont les trouées de grande taille qui occupent la majeure partie des superficies ouvertes.

Tableau 2.3. Distribution des superficies occupées par les différentes classes de taille de trouées, exprimées en m² pour la première période d'échantillonnage. La couleur indique la plus grande surface.

Classes de taille (m ²)	200-300	300-400	400-500	500-1000	1000-2500	2500+
Est-90-FI	649	709	.	8590	13225	22919
Ouest-90-FI	.	1057	.	9280	36419	95546
Est-120-FI	.	.	.	4358	28069	173835
Ouest-120-FI	1409	7043	4870	46113	48438	64995
Est-90-Org	2721	2944	1853	5462	14908	4174
Ouest-90-Org	2377	741	956	1859	.	.
Est-120-Org	867	1350	851	7555	28597	119854
Ouest-120-Org	1587	3502	911	8216	26858	5978

2.4.3.2. Distribution de taille des trouées pendant la deuxième période d'échantillonnage

Dans la pessière de l'ouest, 39% des trouées se situent dans les classes de 200 à 500 m², et couvrent 4,5% des superficies ouvertes. À l'est elles représentent 30,8% et couvrent 1,8% de la superficie en trouées (figure 2.8).

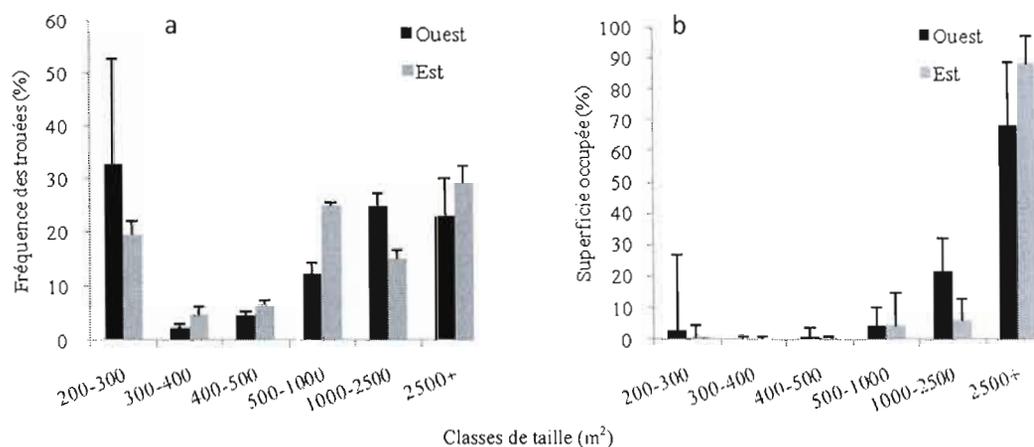


Figure 2.8. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en superficie occupée, selon la région à la deuxième période d'échantillonnage. N = 343. Ouest = pessière de l'ouest, Est = pessière de l'est.

Les peuplements de 120 ans quant à eux comptent 14,4% de leurs trouées dans les plus faibles classes de tailles, pour moins de 1% des superficies ouvertes. Les peuplements de 90 ans comptent cependant 52% de leurs ouvertures dans ces mêmes classes de tailles, avec une couverture de 8% de la superficie en trouées (figure 2.9).

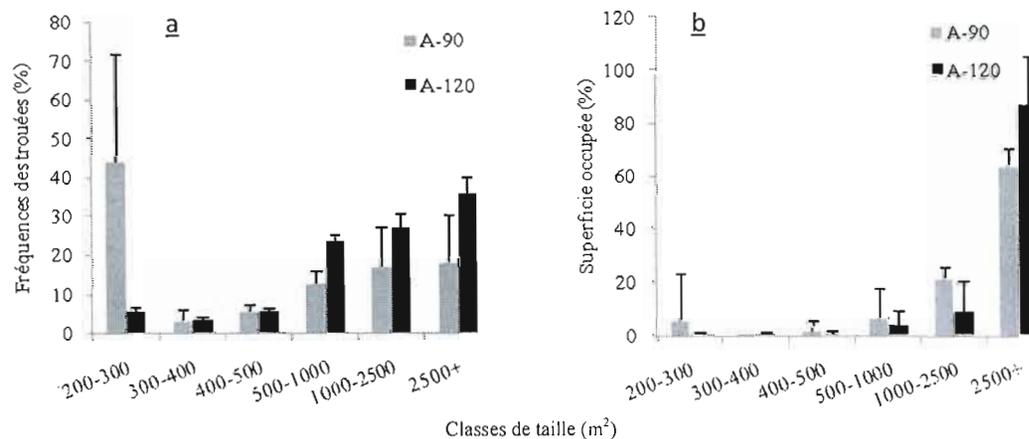


Figure 2.9. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en superficie occupée, selon l'âge des peuplements à la deuxième période d'échantillonnage. N = 343. A-90 = peuplements de 90 ans, A-120 = peuplements de 120 ans.

Les dépôts fluvio-lacustres regroupent 14,7% des trouées dans les plus faibles classes pour aussi moins de 1% des superficies en trouées. Quant aux dépôts organiques, 60,% de leurs trouées se trouvent dans les plus faibles classes et elles couvrent près de 15% de la superficie en trouées (figure 2.10).

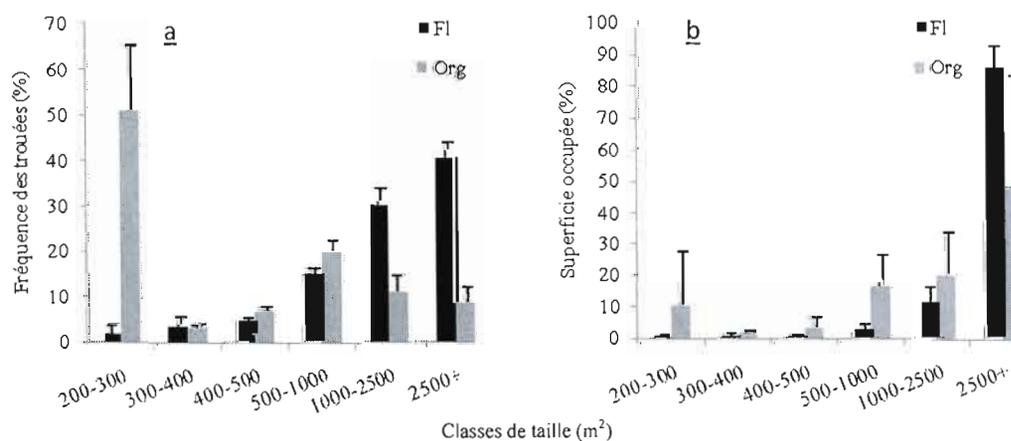


Figure 2.10. Distribution des classes de trouées (a) en fréquence et (b) en superficie occupée, selon le type de sol à la deuxième période d'échantillonnage. N = 343. FI = dépôts fluvio-lacustres, Org = dépôts organiques.

A la seconde période, la tendance est maintenue aussi bien dans la distribution des fréquences de trouées que dans la distribution des superficies ouvertures par classe de taille.

Tableau 2.4. Distribution des fréquences des différentes classes de tailles de trouées, exprimées en m² pour la deuxième période d'échantillonnage. N = 344. La couleur indique le nombre de trouée le plus élevé.

Classes de taille (m ²)	200-300	300-400	400-500	500-1000	1000-2500	2500+
Est-90-FI	8	5	4	8	9	10
Ouest-90-FI	4	.	2	4	22	25
Est-120-FI	1	.	1	9	6	17
Ouest-120-FI	.	1	1	6	18	22
Est-90-Org	13	.	.	10	3	.
Ouest-90-Org	63	1	4	3	.	.
Est-120-Org	4	1	3	6	2	11
Ouest-120-Org	3	3	3	13	13	2

Tableau 2.5. Distribution des superficies occupées par les différentes classes de taille de trouées, exprimées en m² pour la première période d'échantillonnage. N = 343. La couleur indique la plus grande surface.

Classes de taille (m ²)	200-300	300-400	400-500	500-1000	1000-2500	2500+
Est-90-FI	1608	1791	1773	5907	16115	46713
Ouest-90-FI	671	.	904	3324	38594	129868
Est-120-FI	268	.	468	7214	11652	423052
Ouest-120-FI	.	317	485	4465	29700	140028
Est-90-Org	2499	.	.	7173	4744	.
Ouest-90-Org	10673	393	1748	1827	.	.
Est-120-Org	632	327	1290	4451	3370	60527
Ouest-120-Org	669	1059	1331	9686	19647	6505

2.4.4. Taux d'ouverture et de fermeture des trouées

Dans cette analyse, on calcule les taux d'ouverture T_o et de fermeture T_f , à l'aide des équations [1] et [2] (Fujita et *al.* 2003). Chacun des taux a été calculé pour chaque scénario d'échantillonnage sur la base des données des surfaces « Ouvertes » et « Fermées ». L'écart entre le taux d'ouverture et le taux de fermeture est calculé et permet de juger de la variabilité dans la dynamique de création et de fermeture des

ouvertures, qui pourrait nous donner une idée sur la dynamique de régénération des peuplements.

Le taux moyen annuel d'ouverture pour tous les domaines est de 0,8%, avec un maximum de 1,6% à l'est dans les peuplements de 120 ans, sur dépôt fluvio-lacustre, et un minimum de 0,24% à l'ouest dans les peuplements de 90 ans sur dépôt organique (figure 2.11). Le taux moyen annuel de fermeture pour tous les domaines est de 0,5%, avec un maximum de 0,9% à l'ouest dans les peuplements de 120 ans sur dépôt fluvio-lacustre, et un minimum de 0,09% pour l'ouest, dans les peuplements de 90 ans, sur dépôt organique.

Le rapport entre le taux moyen annuel de fermeture et celui d'ouverture T_f / T_o est calculé entre l'est et l'ouest de la pessière, ce rapport intègre les caractéristiques de sols et d'âge des peuplements. Plus ce rapport est proche de la valeur 1 (taux d'ouverture proche du taux de fermeture), plus il tend vers un équilibre dynamique entre la création et la fermeture des trouées. Il est de 0,86 à l'ouest et de 0,41 à l'est indiquant que durant la période examinée il y a plus d'ouvertures que de fermeture. Cependant, la dynamique de régénération des peuplements d'épinette noire dans les trouées dans l'ouest de la pessière, semble plus rapide que celle des peuplements de l'est de la pessière.

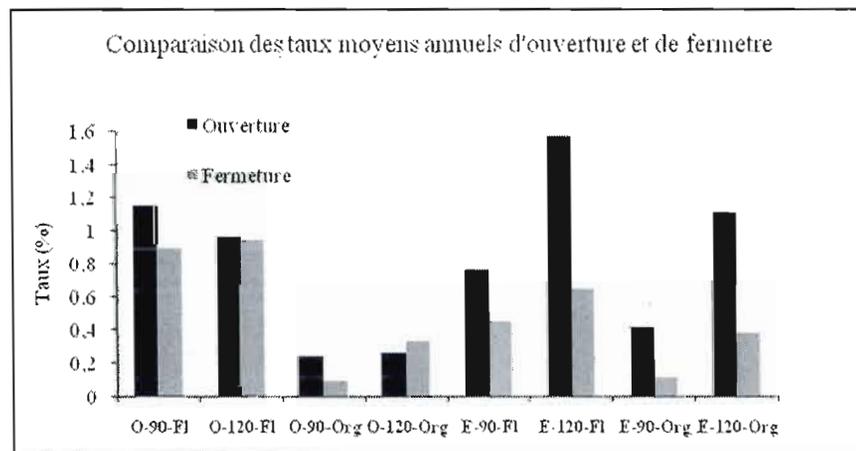


Figure 2.11. Comparaison des taux moyens annuels d'ouverture et de fermeture sur trente ans dans tous les domaines d'échantillonnage.

2.5. Discussion

2.5.1. Dynamique de trouées en fonction de la région

Si à l'ouest ce sont les petites trouées (+ de 200 à 500 m²) qui occupent plus de surface que n'en occupent celles de l'est, à l'est en revanche ce sont les grandes trouées, moins nombreuses, qui occupent plus de superficies. Cette tendance se maintient aussi bien durant la première que la deuxième période d'échantillonnage. Une explication possible est la vulnérabilité des peuplements face aux perturbations dites secondaires, mais assez importantes en envergure pour générer une dynamique de grandes trouées. La tordeuse des bourgeons est un exemple. En effet, elle sévirait plus dans la pessière de l'est que dans l'ouest du fait du temps de retour parfois long des feux et de la fréquence des sapinières (MacLean 1980; Bergeron et Leduc 1998; Bergeron 2000; Bouchard et *al.* 2006).

Une autre explication possible est la présence des vents violents, qui affecteraient plus nos peuplements de l'est. Selon Oliver et Larson (1990) et Kneeshaw et *al.* (2009), les écosystèmes forestiers à proximité des côtes maritimes seraient probablement plus susceptibles aux chablis que ceux plus situés dans le continent. Ainsi, la vulnérabilité des peuplements face aux vents violents combinés avec l'âge avancé des tiges favoriserait l'ouverture de grandes trouées.

En l'espace d'à peu près trois décennies, l'augmentation de la superficie moyenne des ouvertures a été plus importante dans la pessière de l'est que dans celle de l'ouest. Car cette période d'observation inclut la période d'une épidémie de la TBE, cette tendance à l'agrandissement, suggère également que les épidémies de la tordeuse aient été plus sévères et/ou plus fréquentes dans la pessière de l'est.

Suivant que l'on se place dans l'une ou l'autre des régions, le régime de formation et de fermeture annuel des trouées diffère. Dans l'est de la pessière à mousse il n'y a pas de différence significative entre le taux d'ouverture et le taux de fermeture, l'écart n'étant que de 1,59% entre les deux taux cet écart est la différence entre les taux de fermeture et d'ouverture. Mais au vu du peu de différence entre ces deux taux dans

l'ouest de la pessière (0,23%), on peut en conclure que comparé à l'ouest, les ouvertures de l'est de la pessière se referment moins rapidement qu'elles ne s'ouvrent. Ceci corrobore les résultats de Pérignon (2006) qui montrent que sur la côte-Nord, la structure instable des peuplements dans les pessières serait due aux trouées qui se referment moins rapidement qu'elles ne se créent. A l'ouest, le faible écart entre les taux d'ouverture et de fermeture renvoient probablement à une dynamique de trouées d'où découle généralement une mortalité en équilibre avec la régénération (McCarthy 2001). En générant une mortalité plus régulière, dans l'ouest, la dynamique de trouées contribue à favoriser une plus grande régularité dans la structure des vieux peuplements d'épinette. Nous vérifions ainsi notre hypothèse selon laquelle, dans l'ouest de la pessière à mousses, c'est la sénescence naturelle (affectant un seul arbre où un nombre restreint d'arbres à la fois) qui est à l'origine de la création de petites ouvertures. Et, qu'une dynamique de grandes trouées contrôle plus la dynamique des peuplements dans l'est.

2.5.2. Dynamique de trouées en fonction du type de dépôt

Les nombreuses petites ouvertures observés sur dépôts organiques sont la conséquence d'une mortalité individuelle, entraînant par la même occasion une baisse de la productivité des sites, mais qui d'après Bernier et *al.* (2009) est fonction de l'épaisseur de la couche de matière organique. Cette épaisseur agit à la fois sur la croissance même des tiges en la retardant, et sur la densité de la régénération. Cette croissance lente leur conférerait une plus grande résistance aux maladies et épidémies d'insectes. Une investigation de l'épaisseur de la couche de matière organique pourrait expliquer les fréquences des petites et des grandes trouées de part et d'autre de la pessière. En revanche sur les sites de dépôts fluviatiles, les tiges connaissent une croissance plus rapide et plus forte. En tombant, les arbres créent de plus grandes ouvertures. Les taux d'ouverture et de fermeture sont plus faibles sur dépôts organiques que sur dépôts fluvio-lacustres. Ces données se justifient, car certains effets de la paludification à savoir le refroidissement des sols et la minéralisation des sols

(Gower et *al.* 1996; Murty et *al.* 1996; Prescott et *al.* 2000), ralentissent fortement non seulement la croissance des arbres, mais aussi la régénération, donc globalement diminuent la productivité (Simard et *al.* 2007).

2.5.3. Dynamique de trouées en fonction de l'âge des peuplements

Les peuplements aussi bien matures (90 ans) que surannés (120 ans) se sont plus ouverts qu'ils ne se sont fermés (figure 2.11). Cela rejoint notre hypothèse de départ en termes de dynamique des peuplements cela signifie que, plus nos peuplements avancent en âge, moins la régénération est capable de combler les ouvertures créées par les arbres morts. Mais ce sont les peuplements surannés qui ont non seulement connus plus d'ouverture mais aussi de fermeture. Ces résultats rejoignent également une des hypothèses de départ selon laquelle, les peuplements plus âgés referment plus de grandes ouvertures. Il ressort également des tableaux 2.2 et 2.3 et des tableaux 2.4 et 2.5, que les vieux peuplements se renouvellent plus grâce à une dynamique de grandes trouées comparés aux peuplements plus jeunes de 90 ans.

Deux des quatre stades de développement décrit pour une forêt tempérée (Oliver et Larson 1990, 1996) peuvent aussi s'appliquer aux peuplements ici étudiés en forêt boréale. Après le premier stade d'initiation du peuplement, la fermeture de la canopée est si importante qu'il y'a habituellement une insuffisance de lumière arrivant au sol pour permettre le recrutement futur des semis. Ainsi, survient la mortalité de tiges de la première cohorte, créant de petites ouvertures dans la canopée (Oliver et Larson 1990). Pendant que ces petites ouvertures se referment progressivement grâce aux tiges adjacentes, des ouvertures plus grandes se créent au du peuplement déjà devenu vieux. Elles sont dues aux épidémies d'insectes, aux chablis et aux multiples « gaps maker » survenant habituellement dans les vieilles forêts (Oliver et Larson 1996; Yamamoto et Nishimura 1999).

Les peuplements surannés, quant à eux, correspondent au quatrième stade du développement, caractéristique des vieux peuplements; la perte graduelle des arbres les

plus âgés, conduit à l'apparition d'une structure inéquienne. Cette situation est surtout visible dans les peuplements dominés par des espèces tolérantes à l'ombre comme l'épinette noire. C'est ce stade qu'Oliver et Larson (1996) qualifient de vieilles forêts.

2.5.4. Les implications pour l'aménagement forestier

La dynamique forestière des peuplements d'épinette noire étudiés dans la pessière à mousses est fortement influencée par des perturbations fréquentes à petite et moyenne échelle.

Dans un contexte d'aménagement dans la pessière de l'ouest à l'échelle du paysage, il serait plus opportun, en marge de la mortalité naturelle, de se concentrer sur l'émulation de trouées de taille moyenne. Ceci sera possible grâce à des coupes partielles et sélectives d'environ 250 à 500 m² de superficie (moyenne de 70 à 140 arbres par trouées), et ce sur au moins 40 à 50 % des peuplements (St-Dennis 2008). Une période de révolution de coupe doit également être prise en compte, en plus de la cyclicité des épidémies de tordeuse (Jardon et *al.* 2003). Ces données sont des recommandations et ne représentent que des valeurs minimums de référence qu'il faudra confronter dans la mesure du possible, à d'autres données issues de simulations de coupes d'aménagement. Elles pourraient être appliquées en lieu et place de la pratique de la CPRS qui telle que pratiquée actuellement, peut être mal adaptée à cette région de la pessière à mousses. En effet, dans le cas des sols organiques, elle protège la couche de matière organique et préserve la température et l'humidité du sol (Lecomte et Bergeron 2005a).

Parallèlement, un aménagement dans la pessière de l'est peut aussi procéder à des coupes partielles et sélectives par grandes trouées de plus de 500 m², en tenant compte des effets aditifs d'autres types de perturbation que sont les coupes et les épidémies d'insectes (Jardon et *al.* 2003). A l'est, ces coupes seraient accompagnées d'une protection de la régénération préétablie.

Les coupes partielles et sélectives pourraient être utilisées à l'échelle du paysage pour recréer la diversité structurale des peuplements âgés et surannés (Harvey *et al.* 2002).

Ces interventions doivent aussi se faire, en plus de tenir compte des effets additifs que constituent les perturbations naturelles elles-mêmes. Il faudra par exemple adapter l'intensité des interventions de sorte que les effets des épidémies d'insectes, ne soient pas masqués par les interventions sylvicoles. Surtout si l'occurrence de ce type de perturbation est sujette à changements. En effet, une étude de Regnière (2009), confirme le constat selon lequel les épisodes successifs d'épidémie auraient un effet inverse sur les insectes. Plus précisément, les séries de défoliation ont un impact négatif sur la fécondité et la survie de l'insecte aux derniers stades larvaires. D'autre part, ces mêmes interventions doivent refléter une certaine variabilité et ce aussi bien dans l'espace que dans le temps.

L'ouverture du couvert dans certains types de pessières pourrait favoriser l'essor de peuplements de faible densité dû à la forte compétition entre les éricacées et la régénération d'épinette noire (Mallik 1995). Les peuplements d'épinette noire au sein desquels les éricacées dominant en sous-couvert perdent naturellement, peu à peu du terrain au profit de nouveaux écosystèmes plus ouverts et moins productifs comme les landes boisées et les pessières à cladonie (Mallik 1995, 2003, Fenton *et al.* 2005). Cette situation est préoccupante et doit être considérée dans l'aménagement des pessières noires. Il est ainsi nécessaire d'enlever le sous-couvert d'éricacées pour empêcher sa prolifération et créer des sites favorables à l'établissement et à la croissance des tiges d'épinette noire (Mallik 1995, 2003, Fenton *et al.* 2005). Dans ce sens, une étude récente de Hébert *et al.* (2009) suggère qu'un contrôle de la végétation par éradication systématique des éricacées après coupe, a un effet positif sur le taux de photosynthèse des marcottes d'épinette noire. Et ceci, est valable sans regard au type écologique.

2.6. Conclusion

Il apparaît au vu de nos résultats qu'une dynamique de trouées de tailles moyennes entre 200 et 2500 m², influence fortement celle des peuplements d'épinette noire dans la pessière à mousses. Les grandes ouvertures de par leur importance en nombre jouent un rôle important notamment dans la pessière à mousses de l'est où elles participent fortement au renouvellement des peuplements. Les peuplements âgés (de 120 à 150 ans) semblent dans certains cas plus enclins à l'ouverture que les peuplements plus jeunes (de 90 à 120 ans), du fait peut être de leur âge avancé, qui leur conférerait une plus grande vulnérabilité face aux épidémies d'insectes, aux vents violents, aux maladies racinaires ou tout simplement à la mortalité naturelle.

Cependant, la régénération est bien présente même dans les forêts surannées de la pessière de l'ouest. La dynamique d'ouverture en fonction de la région ou de l'âge du peuplement, présente une faible variabilité dans le temps, mais le type de dépôt à côté d'autres patrons potentiels, semble expliquer les différences qui existent entre les différents scénarios considérés. Il est difficile de comparer les distributions de grandeurs de trouées, mais les rapports entre les fréquences et les proportions de tailles sont semblables à ce qui a été rapporté pour d'autres forêts boréales ou tempérées (Runkle, 1989; McCarthy, 2001; De Römer et al. 2007).

A l'échelle du paysage, les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette se produisent tous les 30-40 ans en moyenne, de façon cyclique et synchrone dans le temps (Jardon et al. 2003). Les interventions sylvicoles devraient donc être espacées d'un intervalle de temps équivalent à l'intervalle moyen entre deux épidémies, pour tenter d'émuler ce type de perturbation. Des stratégies d'aménagement à l'échelle du paysage et du peuplement pourraient réduire les changements structuraux causés par la récolte.

Notre étude défend une nouvelle hypothèse selon laquelle, l'aménagement de tels écosystèmes ne doit plus se contenter d'émuler les effets qu'imposent les conditions climatiques et/ou physiques à la dynamique des peuplements. Il doit aussi

tenir compte de processus externes tels que les effets induits par les changements climatiques ou la rétroaction de perturbations au niveau local (épidémies de TBE par exemple).

CONCLUSION GENERALE

Cette étude visait à améliorer nos connaissances sur les vieilles forêts, en ce qui a trait à leur dynamique par la création d'ouvertures ou trouées. Elle apporte des réponses sur le comportement de ces peuplements sur une période de trente ans, en étudiant l'évolution des ouvertures sur cette même période, en décrivant la nature des ces ouvertures ainsi que leur distribution de taille, et leurs taux annuels de formation et de comblement. L'étude des photographies aériennes s'est avérée nécessaire à la description des ouvertures et de leur comportement dans des peuplements jeunes de 90 ans et dans des peuplements plus âgés de 120 ans.

Dans un intervalle de trente ans, le nombre de trouées a diminué mais les ouvertures se sont agrandies, et le taux moyen d'ouverture est pratiquement le double du taux moyen de fermeture. Ceci montre qu'à l'image des forêts commerciales du Nord-ouest du Québec (St-Denis 2008), les vieilles forêts de la pessière à mousses du Québec s'ouvrent progressivement avec le temps. Ces ouvertures sont plus importantes dans l'est de la pessière que dans celle de l'ouest. Elles sont plus importantes dans les peuplements surannés que dans les peuplements âgés ou matures et elles sont également plus importantes dans des peuplements se développant sur dépôts fluvio-lacustres que sur dépôts organiques.

Les différences observées dans les régimes d'ouverture et de fermeture des trouées, montrent que dans la région Est de la pessière à mousse, les peuplements d'épinette s'ouvrent bien plus rapidement qu'ils ne se referment, par rapport à la région Ouest. Si dans la région Ouest de la pessière, ces petites trouées contrôlent la dynamique des peuplements, parce que constituant la majorité des ouvertures, en revanche dans la région est, ce sont les grandes ouvertures qui bien que moins nombreuses occupent les plus grandes superficies. On peut même supposer que dans cette partie de la forêt boréale, ce sont aussi les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette et les chablis de grande amplitude qui contrôlent la dynamique forestière aussi bien à grande échelle (Morin et *al.* 2004), qu'à petite échelle (Pérignon 2006). Cette étude témoigne donc d'une dynamique de trouées dans l'ouest de la pessière à

mousses et d'une dynamique de « patch » dans l'est. La dynamique de trouées dans les vieilles forêts découle d'une mortalité lente et régulière qui maintient les peuplements dans un état d'équilibre dynamique (Frelich 1995; Antos et Parish 2002; Morin et Takeda 2004). Tandis que la dynamique de « patch » affecte fortement la variabilité structurale des peuplements. Les peuplements surannés de plus de 120 ans ont tendance à se renouveler par une dynamique de grandes trouées. Par contre, les peuplements âgés, de plus de 90 ans, sont plus favorables à la création de petites ouvertures, soit par le fait des chablis de faible intensité, soit par le fait de la mortalité naturelle.

Depuis maintenant quelques années, l'aménagement forestier durable est en ligne de mire dans la gestion forestière. Sa nouvelle approche dite écosystémique, suggère que les pratiques sylvicoles appliquées, s'inspirent des perturbations naturelles. Elle préconise en bout de ligne une gestion durable de l'ensemble de la biodiversité. Nos données impliquent des pratiques sylvicoles mieux étudiées compte tenu de la grande variabilité de la distribution des tailles de trouées de part et d'autre de la pessière, et aussi des différences remarquables dans les vitesses de formation et de comblement des ouvertures entre l'est et l'ouest. Leur impact sera bien plus évident si elles se concentrent sur le maintien d'une variabilité structurale et non spécifique.

Si l'aménagement équienné ayant cours en forêt a des effets similaires à ceux d'un feu, il est à noter que la structure des forêts soumises à des perturbations de faibles envergures contraste avec celle des forêts fréquemment perturbées par le feu (Hornberg et al. 1995; Kuuluvainen et al. 1998; Liu et Hytterborn 1991). Aussi, dans les forêts d'épinettes noires du nord-ouest québécois, où une partie de notre étude a été menée, la succession forestière est davantage une question d'un changement dans la structure du peuplement que de changement d'espèce. La diversité des espèces arborescentes étant assez limitée, le développement du peuplement se fait d'abord et surtout par des changements dans la structure (Harper et al. 2002).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aakala, T. 2005. Mortality and decay of standing trees in the Northeastern boreal forests of Québec. Thesis submitted for a M. Sc. Degree in silviculture. University of Helsinki.
- Angelstam, P.K. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *J. Veg. Sci.* 9:593-602.
- Antos, J. A. et Parish, R. 2002. Dynamics of an old-growth, fire-initiated, subalpine forest in southern interior British Columbia: tree size, age, and spatial structure. *Can. J. For.* 32: 1935-1946.
- Attwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems - The ecological basis for conservative management. *For. Ecol. Manage.* 63: 247-300.
- Barik, S.K., Pandey, H.N., Tripathi, R.S. et Rao, P. 1992. Microenvironmental variability and species diversity in treefall gaps in a sub-tropical broadleaved forest. *Vegetatio* 103 : 31-40.
- Barden, L.S. 1979. Tree replacement in small canopy gaps of a *Tsuga canadensis* forest in the Southern Appalachians, Tennessee. *Oecologie*. Vol 44(1): 141-142.
- Bartemucci, P., 2002. Overstory influences on understory plant communities and light environments in mixed wood boreal forests of Québec. Master Thesis. Université du Québec à Montréal, Canada.
- Bebi, P., F. Kienast, and W. Schonenberger. 2001. Assessing structures in mountain forests as a basis for investigating the forests' dynamics and protective function. *Forest Ecology and Management* 145:3-14.
- Bélanger, L., Brunet, G., Dupont, M. 2001. Diversité structurale et biodiversité des plantes vasculaires de la sapinière à bouleau blanc de la Gaspésie. *Le Naturaliste Canadien*, Vol. 125(3) : 168-174
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest *Vegetation* 79:51-63.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72 : 1980-1992.

- Bergeron, Y. et Archambault, S. 1993. Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Quebec and its relation to global warming since the end of the 'Little Ice Age.' *The Holocene* 3(3): 255-259.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Morin, H. et Joyal, C. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 25 : 1375-1384.
- Bergeron, Y. et Harvey, B. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *For. Ecol. Manag.* 92: 235-242.
- Bergeron, Y. et Leduc, A. 1998. Relationship between change in fire frequency and mortality due to spruce budworm outbreak in the southeastern Canadian boreal forest. *J. Veg. Sci.* 9: 492-500.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. et Gauthier, S. 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *For. Chron.* 75(1): 55-61.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81: 1500-1516.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. et Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B.D. et Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: A guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fenn.* 36:81-95.
- Blais, J.R. 1965. Spruce budworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentide Park, Quebec. *For. Sci.* 11 : 130-138.
- Blais, J.R. 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 13: 539-547.
- Blondel, J. 1995. *Biogéographie, Approche écologique et évolutive*. Paris, Editions Masson 297 p.
- Bouchard, M., Kneeshaw, D., Bergeron, Y. 2004. Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec. *Forest Ecology and Management* 204 (2005) 297-313.

- Bouchard, M., Kneeshaw, D., and Y. Bergeron. 2006. Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology* 87: 2319-2329.
- Bouchard, M., Pothier, D. et Gauthier, S. 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North shore region of eastern Quebec. *Can. J. For. Res.* 38: 1621-1633.
- Boucher, D., De Grandpré, L., Gauthier, S. 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 Chronical*, Vol. 79, No. 2.
- Boulanger, Y. & Arseneault, D. 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Can. J. For. Res.* 34: 1035-1043.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75: 9-19.
- Brokaw, N.V.L. et Scheiner, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70 : 538-541.
- Brockway, D.G., Outcalt, K.W. 1998. Gap-phase regeneration in longleaf pine wiregrass ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 106, 125-139.
- Brunig, E.F. 1973. Some further evidence on the amount of damage attributed to lightning and wind-throw in *Shorea albida*-forest in Sarawak. *Commonwealth Forestry Review*. 52,260-265.
- Canham, C. D. and P. L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. Pages 197-216 in S. T. A. Pickett and P. S. White, eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Clark, J. S. 1990. Integration of ecological levels: individual plant growth, population mortality, and ecosystem process. *Journal of Ecology* 78:1102-1118.
- Cogbill, C.V. 1985. Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada. *Can. J. For. Res.* 15: 252- 261.
- Cumming, S.G., Schmiegelow, F.K.A., and Burton, P.J. 2000. Gap dynamics in boreal aspen stands: is the forest older than we think? *Ecol. Appl.* 10: 744-759.

- Dahir, S.E, and Lorimer, C.G. 1996. Variation in canopy gap formation among development stages of northern hardwood stands. *Can. J. For. Res.* 26: 1875-1892.
- D'Aoust, V., Kneeshaw, D. et Bergeron, Y. 2004. Caractérisation à l'aide de photos aériennes, de l'ouverture du couvert forestier avant et après une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette en forêt boréale mixte. Montréal: Université du Québec à Montréal.
- Dansereau, P., Bergeron, et Y. 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 23: 25-32.
- DeGrandpré, L. et Bergeron, Y. 1997. Diversity and stability of understory communities following disturbance in the southern boreal forest. *J. Ecol.* 85: 777-784.
- DeGrandpre, L., Morissette, J. and Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *J. Veg. Sci.*, 11(6):791-800.
- DeGrandpre, L., Gauthier, S. Morissette, J. et Bergeron, Y. 2004. Amélioration de la précision du calcul de possibilité forestière par une meilleure connaissance de la dynamique naturelle de la forêt boréale de la Côte-Nord. Rapport projet 03123525; MRNF.
- DeLong, S.C. and D. Tanner. 1996. Managing the pattern of forest harvest: lessons from wildfire. *Biodivers. Conserv.* 5: 1191-1205.
- Dix, R.L., et Swan, J.M.A. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest tat candle ake, Saskatchewan. *Can. J. Bot.* 49:657-676.
- Everham III, E.M. et N.V.L. Brokaw. 1996. Forest Damage and Recovery from Catastrophic Wind. *The Botanical Review.* 62(2) : 113-185.
- Farrar, J.L. 1995. *Trees in Canada*. Fitzhenry & Whiteside Limited, Markham, Ontario, 502 p.
- Fajvan, M.A. and Seymour, R.S., 1993. Canopy stratification, age structure, and development of multicohort stands of eastern white pine, eastern hemlock, and red spruce. *Can. J. For. Res.* 23, pp. 1799-1809.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., et Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management*, Volume 213, Issues 1-3, 151-159.

- Fenton, N. and Bergeron, Y. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *J. Veg. Sci.* 17: 65-76.
- Fleming, R.A. 1999. Statistical advantages in, and characteristics of, data from long-term research. *For. Chron.* 75(3): 487-489.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)-*Pleurozium* forests of southeastern Labrador, Canada. *J. Ecol.* 73: 517-534.
- Foster, D.R., et King, G.A. 1986. Vegetation pattern and diversity in S.E. Labrador, CANADA: *Betula papyrifera* (Birch) forest development in relation to fire history and physiography. *Journal of Ecology*, 74:465-483.
- Foster, D. 1988a. Species and Stand Response to Catastrophic Wind in Central New England, U.S.A. *Journal of Ecology*. 76; 135-151.
- Foster, D.R. 1988b. Disturbance history, community organisation and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah forest, south-western New Hampshire, U.S.A. *Journal of Ecology*. 76: 105-134.
- Fox, T. J., Knuston, M.G. et Hines, R.K. 2000. Mapping forest canopy gaps using air-photo interpretation and ground surveys. *Wildlife Society Bulletin*. 28(4):882-889.
- Frelich, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes - studies from temperate evergreen - deciduous forests. Cambridge University Press, Cambridge, R.-U.
- Gagnon, R. 1988. La dynamique naturelle des peuplements équiennes d'épinette noire. *In* Les mécanismes de régénération naturelle de l'épinette noire : applications pratiques en aménagement. Colloque de l'ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Chicoutimi, 18-19 août, 11p.
- Gagnon, R., Morin, H., Lord, D., Krause, C., Cloutier, S., Savard, G., et Potvin, J. 1999. Recherche et développement nouvelles connaissances sur la dynamique naturelle des forêts d'épinette noire au Québec. Article-synthèse. *L'Aubelle* (No 10-1999).
- Gagnon, R., Morin, H. 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. *Le Naturaliste Canadien*. 125(3):26-35.
- Gagnon, D. 2004. La forêt naturelle du Québec, un survol. Rapport préparé pour la Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Groupe de

recherche en écologie forestière interuniversitaire Université du Québec à Montréal

- Gauthier, S., Leduc, A. et Bergeron, Y. 1996. Forest dynamics modelling under natural fire cycles : a tool to define natural mosaic diversity for forest management. *Env. Mon. Assessment* 39:417-434.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D.D., Morin, H., Drapeau, P et Bergeron, Y. 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec.
- Gray, D. R., Régnière, J. et Boulet, B. 2000. Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec. *Forest Ecology and Management* 127: 217-231.
- Grondin, P., Noël, J. et Hotte, D. 2003. Envahissement des parterres de coupe par le sapin en forêt boréale, p. 15 à 44.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi. Québec: a landscape scale study. *Silva Fennica* 36: 249-263.
- Hébert, F., Munson, A.D., Thiffault, N., Ruel, J.-C. 2009. Comparative physiological responses of *Rhododendron groenlandicum* and regenerating *Picea mariana* following partial canopy removal in northeastern Quebec, Canada. Article accepté dans *Tree Physiology* (Août 2009).
- Heinselman, M.L., 1965. Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) *In* *Silvics of forest trees of the United States*, p. 288-298. H. A. Fowells (éditeur). U.S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook 271.
- Heinselman, M.L. 1973. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quat. Res.* 3: 329-382.
- Heinselman, M.L., 1981. Fire and succession in the conifer forest of Northern America, dans D.C. West, H.H. Sgugart et D.B. Botkin (edit.), *Forest succession, concepts and application*, Chap. 23, p.374-405, Springer-Verlag Press, New York, NY.
- Helms, J.A. 1998. *Dictionary of forestry*. Society of American Foresters and CABI Publishing. 210 pp.

- Henry, J.D. et Swan, J.M.A. 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material — an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology* 55: 772–783.
- Hornberg, G., Ohlson, M., et Zackrisson, O. 1995. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests. *J. Veg. Sci.* 6 : 291-298.
- Hunter, M. L. Jr. 1990. *Wildlife, forests, and forestry: Principles of managing forests for biological diversity*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Hunter, J.C., and Parker, V.T. 1993. The disturbance regime of an old-growth forest in coastal California. *J. Veg. Sci.* 4: 19–24.
- Jardon, Y. 2001. *Analyses temporelles et spatiales des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec*. Thèse de Doctorat en Science de l'environnement, Université du Québec à Montréal, Qc.
- Jardon, Y., Morin, H. et Dutilleul P. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Can. J. For. Res.*, 33: 1947–1961.
- Jonhson, E.A. 1979. Fire recurrence in the subarctic and its implication for vegetation composition. *Can J. Bot.* 57:1374-1379.
- Johnson, E.A. 1992 *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Cambridge Studies in Ecology, Reprint Edition. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Johnson, E.A., Miyanishi, K. et Weir, J.M.H. 1998. Wildfires in the western Canadian boreal forest: Landscape patterns and ecosystem management. *J. Veg. Sci.* 9: 603-610.
- Johnson, E.A. et Miyanishi, K. 2008b. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11: 419-431.
- Kneeshaw, D.D. and Bergeron, Y. (1996) Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(5):888-898.
- Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79 : 783-794.

- Kneeshaw, D.D. 2001. Are non-fire disturbances important to boreal forest dynamics? Dans Recent research developments in ecology. Sous la direction de S.G. Pandalarai. Transworld Research Press. p. 43-58.
- Kneeshaw, D.D. et Gauthier, S. 2003. Old-growth in the boreal forest at stand and landscape levels. *Environmental Reviews* 11: s99-s114.
- Krasny, M. E. et Whitmore, M.C. 1992. Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 22: 139-143.
- Krasny, M. E. et L. M. Digregorio. 2001. Gap dynamics in Allegheny northern hardwood forests in the presence of beech bark disease and gypsy moth disturbances. *For. Ecol. Manage.* 144: 265-274.
- Krause, C. 1997. The use of dendrochronological material from buildings to get information about past spruce budworm outbreaks. *Can. J. For. Res.* 27 : 69-75.
- Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Ann. Zool. Fennici*, 31: 35-51.
- Kuuluvainen, T., Syrjanen, K., et Kalliola, R. 1998. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *J. Veg. Sci.* 9 : 563-574.
- Larson, M.H. et G.E. Waldron. 2000. Catastrophic Windthrow in Rondeau Provincial Park, Ontario. *Canadian Field-Naturalist*. 114(1) : 78-82.
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A. and Taylor, K. 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environ. Rev.* 13: 21-50.
- Leblanc, M., et Bélanger, L. 2000. La sapinière vierge de la Forêt Montmorency et de sa région : une forêt boréale distincte. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière, Québec. Mémoire de recherche forestière no 136.
- Lecomte, N., Bergeron, Y. 2005. Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay Belt. *Can. J. For. Res.* 35(8): 1984-1995.
- Lertzman, K.P. et Krebs, C.J. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. *Can. J. For. Res.* 21: 1730-1741.

- Lewis, K.J., and Lindgren, B.S. 2000. A conceptual model of biotic disturbance ecology in the central interior of B.C.: How forest management can turn Dr. Jekyll into Mr. Hyde. *For. Chron.* 76: 433–443.
- Linder, P. 1998. Structural changes in two virgin boreal forest stands in central Sweden over 72 years. *Scand. J. For. Res.* 13: 451–461.
- Liu, Q. et Hytteborn, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 391-402.
- Malcom, L., Hunter, Jr. 1992. Natural fire regimes as spatial models for managing boreal forest. *Biological Conservation* 65: (1993) 115-120.
- Mallik, A.U. 1995. Conversion of temperate forests into heaths: Role of ecosystem disturbance and ericaceous plants. *Environ. Manage.* 19:675-684.
- Mallik, A. U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Rev. Plant Sci.* 22: 341-366.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environ. Rev.* 9: 1-59.
- McCarthy, J.W. et Weetman, G. 2006. Age and size structure of gap-dynamic, old-growth boreal forest stands in Newfoundland. *Silva Fenn.* 40(2): 209-230.
- MacLean, D.A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *For. Chron.* 56: 213-221.
- MacLean, D.A. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *For. Chron.* 60: 273-279.
- MacLean, D.A. 1988. Effects of spruce budworm outbreaks on vegetation, structure and succession of balsam fir forests on Cape Breton Island, Canada. In *Plant form and vegetation structure*. Edited by M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During and J.T.A. Verhoeven. Academic Publishing, The Hague, Netherlands. PP. 253-261
- MacLean, D.A., and Ebert, P. 1999. The impact of hemlock looper (*Lambdina fiscellaria* (Guen.)) on balsam fir and spruce in New Brunswick, Canada. *For. Ecol. Manage.* 120 pp. 77–87.

- Morin, H., and Laprise, D. 1990. Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec) : une analyse dendrochronologique. *Can. J. For. Res.* 20: 1–8.
- Morin, H., Laprise, D., et Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23 : 1497–1506.
- Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the boreal zone of Quebec. *Can. J. For. Res.* 24: 730-741.
- Morin, H. 1998. Importance et évolution de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est du Canada : l'apport de la dendrochronologie. *Géographie physique et Quaternaire*, vol. 52, n° 2, 1998, p. 237-244.
- Morin, H., Levasseur, V., Jardon, Y., Parent, S., Deslaurier, A., Park, Y-I., Desjardins, O., Fantin, N., Simard, I. et Simard, S. 2004. Influence de la mosaïque forestière présente et passée sur la sévérité des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la zone boréale. Rapport. Réseau de Gestion Durable des Forêts.
- Mori, A. et Takeda, H. 2004. Effects of mixedwood canopies on conifer advance regeneration in a subalpine old-growth forest in central Japan. *Ecoscience*. Vol. 11, no. 1, pp. 36-44.
- Morneau, C. and Payette, S. 1989. Postfire lichen – spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Can. J. Bot.* 67: 2770-2782.
- Oliver, C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3:153–168.
- Oliver, C.D., and B. C. Larson 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Oliver, C.D. et Larson, B.C. 1996. *Forest stand dynamics*. Wiley, New York, N.Y. 467 p.
- Paré, D. & Bergeron, Y. 1995. Above-ground biomass accumulation along a 230-year chronosequence in the southern portion of the Canadian boreal forest. *Journal of Ecology* 83: 1001–1007.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. In *A systems analysis of the global boreal forest*. Edited by H.H. Shugart, R.

- Leemans, and G.B. Bonan. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 144-169.
- Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., et Simard, M. 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada : the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Rev. can. rech. for.* 30 : 288-305.
- Payette, S. et Delwaide, A. 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen-heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems*, 6: 540-550.
- Pérignon, S. 2006. Dynamique des trouées dans de vieux peuplements résineux de la Côte-Nord, Québec. Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec.
- Perron, N. 2003. Peut-on et doit-on s'inspirer de la variabilité naturelle des feux pour élaborer une stratégie écosystémique de répartition des coupes à l'échelle du paysage? : le cas de la pessière noire à mousse de l'Ouest au Lac-Saint-Jean. Thesis, Laval University, Laval University Press, Québec. 148 p.
- Peterson, C.J. et Reberus, A.J. 1997. Tornado damage and initial recovery in three adjacent, lowland temperate forests in Missouri. *Journal of Vegetation Science*. 8 : 559-564.
- Pham, A.T., De Grandpré, L., Gauthier, S. et Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 34: 353-364.
- Pickett, S.T.A. and White. P.S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York. N.Y.
- Prescott, C.E., Maynard, D.G., et Laiho, R. 2000. Humus in northern forests: friend or foe? *For. Ecol. Manage.* 133:23-26.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A. and Aiello, A. 1983. Snapping and uprooting of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13:1011-1020.
- Robitaille, A. et Saucier, J.P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Ste-Foy, Québec. ISBN 2-551-17737-5. 213p.
- Rowe, J.S. et Scotter, G.W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* 3 : 444-464.

- Rowe, J. S. 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. In: Wein R. W. & MacLean, D. A. (eds). The role of fire in northern circumpolar ecosystem. *Scop* 18:135-154. Willey, New York.
- Ruel, J.C. 1995. Understanding windthrow: silvicultural implications. *For. Chron.* 71: 434-445
- Ruel, J.C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *For. Ecol. Manage.* 135: 169-178.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62: 1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63: 1533-1546.
- Runkle, J.R., Yetter, T.C. 1987. Treefalls revisited : gap dynamics in the southern Appalachians (USA). *Ecology* 68: 417-424.
- Runkle, J. R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology* 70: 546-547.
- Runkle, J.R. 1991. Gap dynamics of old-growth eastern forests: management implications. *Nat. Areas J.* 11: 19-25.
- Runkle, J. R. 1998. Changes in southern Appalachian canopy tree gaps sampled thrice. *Ecology* 79: 1768-1780.
- Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., Giardina, C.P., et Senock, R.S. 2004. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecol. Monogr.* 74: 393-414. Doi:10. 1890/03-4037.
- Sanford, R.L., Braker, Jr, H.E., and Hartshorn, G.S. (1986) Canopy openings in a primary neotropical lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 2, 277-282.
- SAS Institute Inc. 2003. SAS/STAT Statistical Software. v. 9.1. SAS Publishing, Cary, N.C.
- Schaetzl, R.J., Johnson, D.L., Burns, S.F. et Small, T.W. 1988. Tree Uprooting : Review of Terminology, Process, and Environmental Implications. *Canadian Journal of Forest Research.* 19: 1-11.

- Schaetzl, R.J., Burns, S.F., Johnson, D.L. and Small, T.W. 1989b Tree uprooting: review of terminology, process, and environmental implications, *Can. J. Forest Res.* Pp. 1-11
- Schroeder, D., A.H. Perera. 2002. A comparison of large-scale spatial vegetation patterns following clearcuts and fires in Ontario's boreal forests. *Forest Ecol. Manag.* 159: 217-230.
- Seymour, R.S. & Hunter, M.L.Jr., 1999. In Hunter, M.L.Jr., Ed. *Managing forest ecosystems*. Cambridge University Press, pp. 22-61.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. et Paré, D. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17(6): 1619-1637.
- Sims, R.A., Kershaw, H.M. et Wickare, G.M. 1990. *The autecology of major tree species in the North Central Region of Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay. Publication No. 5310
- Smith, V.G., Watts, M. and James, D.F. 1987. Mechanical stability of black spruce in the clay belt region of northern Ontario. *Can. J. For. Res.* 17: 1080-1091.
- Smith, D.M., Larson, B.C., Kelty, M.J. et Ashton, P.M.S. 1997. *The practice of silviculture: applied forest ecology*. 9th edition. John Wiley & Sons, New York.
- Spies, T.A. and J.F. Franklin. 1988. Old growth and forest dynamics in the Douglas-fir region of western Oregon and Washington. *Natural Areas Journal*. 8 : 190-201.
- Spies, T.A. and J.F. Franklin. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70(3) 543-545.
- Spies, T.A., Franklin, J.F. et Klopsch, M., 1990. Canopy gaps in Douglas-fir forests of the cascade mountains. *Can. J. For. Res.* 20, 649-658.
- Turner, M. G., and Dale, V. H. 1998. Comparing large, infrequent disturbances: what have we learned? *Ecosystems* 1: 493-496.
- Ulanova, N.G., 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *For. Ecol. Manage.* 135: 155-167.
- Van Cleve, K., Dyrness, C.T., Viereck, L.A., Fox, J., Chapin, F.S., III, et Oechel, .C. 1983a. Taiga ecosystems in interior Alaska. *Bioscience*, 33: 39-44.

- White, P.S., 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45, 229±299.
- White, P.S. et Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. Dans *The ecology of natural disturbance and patch dynamic*. Sous la direction de S.T.A. Pickett et P.S. White. Academic Press, New York, É.-U. p. 3-13.
- Whitmore, T.C. (1978) Gaps in the forest canopy. *Tropical Trees as Living Systems* (eds P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann), Cambridge University Press, New York. Pp. 639-655.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70 : 536-538.
- Whynot, T.W. and Penner, M. 1993. Croissance et production dans les écosystèmes d'épinette noire dans la zone argileuse de l'Ontario: aspects de l'aménagement forestier. Rapport d'information PI-X-99F. Institut forestier national de Petawawa. Forêts Canada. 41 p.
- Wilson, C.V., 1971. Le climat du Québec, partie 1 : Atlas climatique, Service météorologique du Canada, Etudes climatologiques n°11, 44 pages.
- Yamamoto, S. (2000) Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, 5,223-229.