

Les communautés d'oiseaux des vieilles forêts de la pessière à mousses de la ceinture d'argile : Problèmes et solutions face à l'aménagement forestier

par Pierre Drapeau^{1,3}, Alain Leduc¹, Yves Bergeron³, Sylvie Gauthier⁴ et Jean-Pierre Savard²

Au Canada, la forêt boréale comporte encore des superficies importantes de peuplements issus de perturbations naturelles. Une forte proportion de la mosaïque forestière est constituée de vieilles forêts qui dépassent l'âge commercial d'exploitation forestière, notamment dans la forêt boréale de l'est du Canada. Avec l'importance grandissante des territoires aménagés en forêt boréale, les besoins toujours croissants pour la matière ligneuse et le recours à une sylviculture réduisant les périodes de rotation, des changements dans la structure et la composition des mosaïques de peuplements forestiers liés au rajeunissement du couvert forestier sont à anticiper à l'échelle des paysages. Ces changements peuvent causer des préjudices à la diversité biologique. L'avifaune représente l'un des groupes d'organismes qui peut répondre rapidement au rajeunissement des paysages forestiers et servir ainsi d'indicateur biologique. Dans cet article, nous exposons certains des problèmes auxquels est confrontée l'avifaune face au rajeunissement anticipé des mosaïques forestières aménagées de la forêt boréale résineuse de l'est du Canada à partir de nos travaux réalisés dans la région de la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario. Plus spécifiquement, nous examinons la réponse des oiseaux aux changements de structure et de composition des forêts en fonction du temps depuis les dernières perturbations dans des mosaïques forestières naturelles, ainsi qu'en rapport avec la variation de la densité d'arbres morts disponibles dans ces écosystèmes. Nous discutons ensuite de l'effet du rajeunissement du couvert forestier qui est anticipé dans les mosaïques forestières aménagées de ces écosystèmes et des solutions envisageables pour atténuer cet effet au moyen des nouvelles stratégies d'aménagement fondées sur le maintien de la diversité des écosystèmes forestiers. La capacité de ces nouvelles stratégies d'aménagement à maintenir l'intégrité écologique des communautés d'oiseaux forestiers donne une indication de leur potentiel à contribuer plus largement au maintien de la diversité biologique.

Mots clés : communautés d'oiseaux, vieilles forêts d'épinette noire, structure d'âge des peuplements à l'échelle des paysages, structure des peuplements, arbres morts, aménagement multicohort

In Canada, there are still extensive tracts of boreal forest consisting of stands that have resulted from natural disturbances. The country's forests are a mosaic made up to a large extent of old-growth forest that is beyond commercial harvesting age, especially in the boreal forest of eastern Canada. As areas of boreal forest under management steadily expand, as demand for forest products continues to grow and as rotation periods become shorter in response to silvicultural practices, the forest cover will inevitably become younger, causing changes to the structure and composition of the mosaic of forest stands that will affect the aspect of entire landscapes. These changes may have an adverse impact on biological diversity. Forest birds are one group of living organisms that may respond quickly to the advent of younger forest landscapes, thereby acting as a biological indicator. In this paper, we discuss some of the problems that birds face as a result of the truncation of the age-class distribution of managed forest landscapes in eastern Canada's coniferous boreal forest, using data obtained from our research in the Clay Belt region of Quebec and Ontario. More specifically, we look at how birds respond to changes in forest structure and composition in terms of time since natural disturbances, and to variation in dead trees availability. We then consider the impact of the prospective rejuvenation of the forest cover in managed forest landscapes, and possible solutions aimed at mitigating that impact through new management strategies based on the maintenance of forest ecosystem diversity. The ability of these new management strategies to maintain the ecological integrity of bird communities provides an indication of their potential as tools for contributing to the maintenance of biological diversity in a broader sense.

Key words: bird communities, old black spruce forests, natural landscape age structure, stand structure, dead wood, multicohort management



Pierre Drapeau



Alain Leduc



Yves Bergeron



Sylvie Gauthier



Jean-Pierre Savard

¹Groupe de recherche en écologie forestière interuniversitaire (GREFi), Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, C. P. 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada H3C 3P8

²Service canadien de la faune, région du Québec, 1141 route de l'Église, C. P. 10100, Ste-Foy, Québec, Canada G1V 4H5

³Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Québec, Canada J9X 5E4

⁴Service Canadien des Forêts, Centre de Foresterie des Laurentides 1055 rue du PEPS, C.P. 3800, Sainte-Foy, Québec, Canada G1V 4C7

Introduction

En forêt boréale, la structure et la composition des mosaïques forestières ont historiquement été modelées par des perturbations naturelles (feux de forêts et épidémies d'insectes) qui couvrent de grandes superficies (Bergeron 1991, Johnson 1992, Bergeron *et al.* 2001). Au cours des dernières décennies toutefois, l'aménagement commercial de la forêt est devenu la principale perturbation des grandes forêts de l'hémisphère Nord (Franklin et Forman 1987, Spies *et al.* 1994, Angelstam 1996). Au Québec, la forêt boréale compte encore des superficies importantes qui sont issues de perturbations naturelles, notamment les feux. Dans ces territoires, une forte proportion de la mosaïque forestière est constituée de forêts qui dépassent l'âge d'exploitation forestière (Bergeron *et al.* 2001).

Bien que l'aménagement forestier puisse montrer des similarités avec les perturbations naturelles (feux et épidémies d'insectes) auxquelles sont adaptés les organismes, il persiste d'importantes différences entre ces deux types de perturbations quant aux mosaïques forestières qui en résultent. Par exemple, il est connu que pour des temps équivalents, la distribution des classes d'âge des peuplements à l'échelle du paysage ne dépasse pas, en théorie, le temps de révolution dans les forêts aménagées tandis qu'une forte proportion des territoires forestiers dépasse l'âge des cycles de perturbations dans les forêts sous un régime naturel de perturbations (Seymour et Hunter 1999, Bergeron *et al.* 1999). À long terme, les pratiques sylvicoles rajeunissent donc passablement la mosaïque forestière en augmentant la proportion de jeunes forêts et en diminuant considérablement l'importance régionale des vieilles forêts. Dans la forêt boréale de l'est du Canada, le besoin croissant pour la matière ligneuse d'une part et le recours à une sylviculture réduisant les périodes de rotation pourraient causer à brève échéance une raréfaction importante de ces peuplements âgés comme il a déjà été vu dans d'autres régions forestières (Hansen *et al.* 1991, Thompson *et al.* 1995, Hagan *et al.* 1997).

Actuellement, contrairement à la forêt de conifères de la côte du Pacifique (Spies et Cline 1988, Hansen *et al.* 1991, McGarigal et McComb 1995), nous possédons peu d'informations sur la contribution des vieilles forêts à la biodiversité régionale de la forêt boréale de l'est du Canada (Freedman *et al.* 1994). À la lumière des travaux entrepris dans la forêt de la Côte ouest qui ont montré l'importance des forêts anciennes dans la conservation de la diversité régionale (voir Hansen *et al.* 1991), il est plausible de penser qu'en forêt boréale, ces peuplements contribuent également de façon importante à la diversité biologique de ce biome. Cette contribution peut être envisagée sous deux angles. D'une part, pour certains groupes d'espèces qui nécessitent des périodes de temps importantes pour envahir des sites perturbés, les vieilles forêts constitueraient les habitats critiques permettant de maintenir leurs populations. Ces groupes d'espèces ne s'observeraient, par conséquent, que dans les sites les plus âgés. L'élimination des peuplements âgés et le recours à des périodes de rotation courtes pourraient donc mener à l'extinction de certaines espèces et, en corollaire, à une diminution importante de la diversité biologique à l'échelle régionale. Pour d'autres groupes taxinomiques, il se peut cependant que leur association aux vieilles forêts soit, avant tout, fonction de la complexité de la structure de la forêt, notamment en ce qui a trait à l'importance de la matière ligneuse morte sur pied et/ou au sol qui offre gîte et ressources alimentaires à bon nombre d'organismes (Scott *et al.* 1980, Davis

et al. 1983, Bull *et al.* 1986, Maser *et al.* 1988, Lundquist et Mariani 1991, Walters 1991). Le temps n'agit alors qu'indirectement sur l'abondance et la distribution des espèces dans la mesure où la complexité de la structure de la forêt s'accroît avec l'âge de la forêt. La réponse des organismes à l'âge d'initiation du peuplement ou à leur complexité structurale risque d'être individuelle d'une espèce à l'autre. Toutefois, en raison de leurs caractéristiques biologiques, certains groupes taxinomiques pourraient montrer des réponses communes à l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Dans un contexte de gestion durable des forêts, le défi important posé tant à l'industrie forestière qu'aux agences gouvernementales, consiste à évaluer jusqu'à quel point les forêts aménagées peuvent se substituer aux mosaïques naturelles comme milieu de vie pour la diversité biologique en offrant les conditions appropriées à l'ensemble des organismes. Pour ce faire, il est critique d'avoir des connaissances sur la fonction écologique des vieilles forêts dans le maintien de la diversité biologique des territoires forestiers car ce sont les types forestiers qui sont le plus susceptibles à être éliminés par les systèmes actuels d'aménagement équienne à courte révolution (< de 100 ans) auquel est soumise la forêt boréale de l'est du Canada. L'acquisition de connaissances sur la distribution des organismes dans les vieilles forêts sous régime naturel de perturbations constitue donc un repère pour évaluer les écarts entre les forêts naturelles et les forêts aménagées.

Dans cet article, nous exposons certains des problèmes auxquels la diversité biologique sera confrontée face aux changements à grande échelle qui sont anticipés par l'expansion de l'aménagement forestier en forêt boréale de l'est du Canada et la réduction subséquente de la proportion des vieilles forêts sur le territoire. Plus spécifiquement, nous utilisons les oiseaux terrestres comme indicateurs de la réponse de la diversité biologique aux changements de structure des peuplements dans les vieux stades de développement des forêts. Nous portons une attention particulière aux changements de disponibilité des arbres morts, dans un secteur de la pessière à mousses, la région de la ceinture d'argile de l'Abitibi (Québec et Ontario), dont une bonne partie du territoire est encore régie par un régime naturel de perturbations (incendies forestiers). Nous prévoyons 1) que la structure des peuplements forestiers devrait se complexifier au fur et à mesure que la forêt vieillit, 2) que la disponibilité en arbres morts sur pied devrait augmenter en fonction du vieillissement de la forêt, 3) que cette complexité accrue devrait générer un accroissement des niches écologiques conduisant à un accroissement de la richesse en espèces d'oiseaux dans les forêts les plus vieilles et 4) que cette richesse accrue en espèces serait fortement associée aux espèces utilisatrices d'arbres morts.

Aire d'étude

Cette étude a été menée dans la zone de la pessière noire à mousses dans le nord-ouest de la région de l'Abitibi au Québec (48°N, 79°W) ainsi que dans la forêt modèle du lac Abitibi (49°N, 80°W) en Ontario (Figure 1). Ces régions font partie de la ceinture d'argile, « northern Clay Belt », une vaste unité physiographique caractérisée par des dépôts lacustres des lacs proglaciaires Barlow et Ojibway (Vincent et Hardy 1977). Les sols argileux prédominent cette région où la topographie est relativement faible. La mosaïque forestière dans la portion sud du territoire est dominée par un couvert forestier mixte constitué

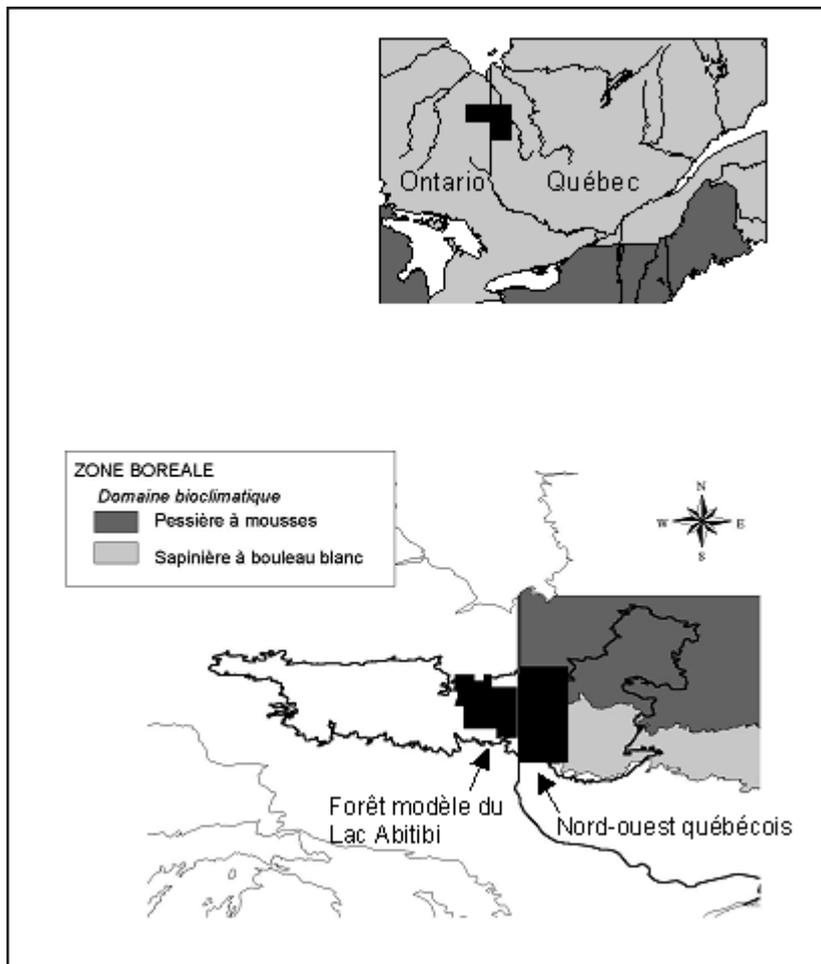


Fig. 1. Carte de répartition des aires d'études dans la région de la ceinture d'argile incluant les zones de la sapinière à bouleau blanc et de la pessière à mousses. La ligne en caractère gras délimite la ceinture d'argile tandis que les deux secteurs en noir représentent nos territoires d'étude en Ontario (Forêt modèle du lac Abitibi) et au Québec (portion nord-ouest de l'Abitibi).

du sapin baumier (*Abies balsamea*), du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), du bouleau blanc (*Betula papyrifera*), du pin gris (*Pinus banksiana*) et de l'épinette noire (*Picea mariana*). L'épinette noire et, dans une moindre mesure, le pin gris (sur les sites xériques tels les eskers, voir Rowe 1972), dominent le couvert forestier au nord du 49^e degré de latitude, soit dans le domaine climatique de la pessière à mousses (Saucier *et al.* 1998).

Des travaux récents sur la reconstitution de la fréquence des feux à l'aide d'archives et de données dendrochronologiques historiques pour quatre grands secteurs localisés entre l'est ontarien et le centre du Québec, ont montré une décroissance dramatique dans la fréquence des feux depuis le milieu du 19^e siècle qui s'est accentuée au 20^e siècle (Bergeron *et al.* 2001). Deux des secteurs analysés sont localisés dans nos territoires d'étude. La proportion de forêts qui dépasse 100 ans dans ces deux territoires est respectivement de 57% dans le nord-ouest du Québec en Abitibi et de 78% pour le secteur de la forêt modèle du lac Abitibi dans le nord-est de l'Ontario. Les vieilles forêts sont donc loin de constituer une fraction négligeable des mosaïques forestières du territoire de la ceinture d'argile et ce tant du côté de l'Ontario que du Québec.

L'organisation spatiale de ces mosaïques est définie par la taille, la répartition des incendies forestiers ainsi que leur espacement dans le temps. Il existe relativement peu de registres sur les superficies des feux de foudre passés. Au Québec, la Direction de la conservation des forêts du ministère des

Ressources naturelles est responsable de l'un des plus anciens registres. Ce registre relate les événements de feux de forêt ayant eu cours en territoire québécois depuis les années '40 et livre des informations sur leur localisation, leur origine, leur date d'ignition et leur superficie. Leduc *et al.* (2000) ont montré que ce sont les feux de plus de 1 000 ha qui sont responsables de la régénération naturelle de la forêt boréale de l'ouest du Québec et qui déterminent la structure d'âge et la configuration spatiale de ces mosaïques (Figure 2). Cette analyse de la distribution de la taille des feux nous apprend qu'au cours des 60 dernières années, ce sont des feux de 950 à 20 000 ha qui peuvent être considérés comme caractéristiques pour la pessière à mousses de l'ouest québécois (Leduc *et al.* 2000, Bergeron *et al.* 2002). Les paysages forestiers qui résultent de cette dynamique naturelle sont donc caractérisés par un agencement de grands territoires (de quelques centaines à plusieurs milliers d'hectares) d'âges différents et non par une mosaïque à texture fine où se juxtaposent des peuplements d'âges différents sur de faibles distances les uns des autres.

Méthodes

Au cours des étés 1997 à 1999, nous avons mesuré dans ces forêts la répartition et l'abondance de divers indicateurs de diversité biologique, dont les oiseaux forestiers (Drapeau *et al.* 1999a). Nos sites d'études étaient localisés à l'intérieur d'un vaste secteur entre le 48^e et le 50^e degré de latitude Nord (25 000 km²) où la reconstitution historique des feux a été menée

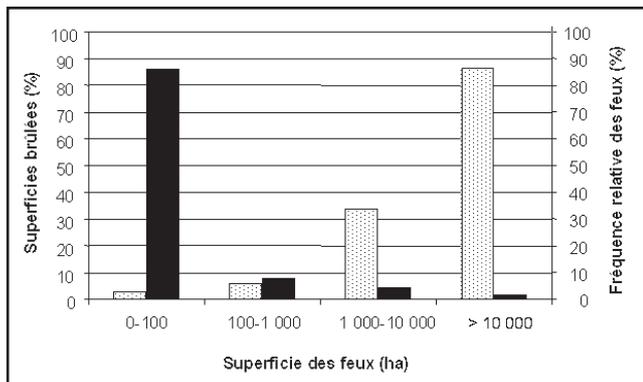


Fig. 2. Distribution des superficies brûlées en fonction de la taille des feux et de la fréquence des feux en fonction de leur taille dans le domaine bioclimatique de la pessière de l'ouest du Québec, tirée des données de la SOPFEU (Québec) et adaptée de Leduc *et al.* 2000 et Bergeron *et al.* 2002.

le long d'un transect nord-sud (Bergeron *et al.* 2001). Une carte préliminaire de l'historique des feux et les cartes forestières reportant les opérations récentes et projetées pour les prochaines années ont été utilisées pour délimiter des paysages forestiers (100 à 250 km²) provenant de divers événements de feu (1 an, 20 ans, 100–120 ans et à plus de 200 ans après feu). Dans chaque paysage, les stations d'échantillonnage de l'avifaune et de la matière ligneuse morte ont été disposées le long de transects linéaires (distance entre les stations 350 à 450 m) qui avaient de 1,2 à 2,5 km de longueur. Au total, le territoire a été couvert par 370 stations d'échantillonnage. Dans la présente étude nous comparerons les résultats pour les paysages dominés par des vieilles forêts soit les paysages de 100–120 ans ($n = 53$) et les paysages de plus de 200 ans ($n = 61$). Nous reprenons ici la définition de vieille forêt de Kneeshaw et Burton (1998) qui considèrent qu'une forêt commence à être vieille lorsque sa surface terrière atteint une valeur maximale, ce qui est indicateur du processus de début de remplacement des arbres alors que la première cohorte commence à mourir. Pour les forêts de la pessière à mousses en Abitibi, le stade de vieille forêt débute à 100 ans sur sites argileux (Harper *et al.* sous presse).

Échantillonnage de l'avifaune

La méthode des points d'écoute a été utilisée pour dénombrer les oiseaux (Blondel *et al.* 1970, 1981, Ralph *et al.* 1995, Drapeau *et al.* 1999b). Les informations détaillées quant aux modalités d'échantillonnage des oiseaux sont présentées dans Drapeau *et al.* (2000). En bref, les dénombrements ont été réalisés durant la période de nidification de la plupart des espèces, soit durant le mois de juin et l'échantillonnage débutait à l'aurore pour se terminer à 9h00 (HAE). Les données d'occurrence et d'abondance ont été récoltées dans un rayon de 75 m et à distance illimitée. Les stations ont été visitées deux fois au cours de la saison de nidification, au début et dans la deuxième moitié de juin. À chaque visite, les oiseaux (vus et entendus) étaient notés à toutes les 5 minutes pour une période de 20 minutes.

Échantillonnage des conditions d'habitat à de multiples échelles

Pour établir les relations écologiques entre la distribution des oiseaux et les conditions d'habitat disponibles dans les mosaïques forestières étudiées, les conditions locales de la végé-

tation ont été caractérisées dans chaque station d'échantillonnage des oiseaux. La description détaillée des variables mesurées est présentée dans Drapeau *et al.* (2000). En bref, cette liste de variables comprenait (1) le recouvrement (%) par strate de hauteur, (2) la composition des strates (% de conifères) et (3) la densité ainsi que l'état de décomposition des arbres morts debout et au sol.

Bien que plusieurs travaux aient permis de documenter les effets de certaines pratiques sylvicoles (Welsh et Fillman 1980, Welsh 1986, Morgan et Freedman 1986, Hunter 1990, Rudnicki et Hunter 1993) sur la diversité aviaire à l'échelle locale des parcelles forestières exploitées, nous disposons de peu de connaissances sur les effets cumulatifs, à l'échelle des paysages, de l'aménagement forestier sur l'avifaune. Les travaux récents ont montré que la nature du contexte adjacent aux habitats fragmentés est souvent aussi déterminante pour les organismes associés à ces habitats que les caractéristiques locales de ces habitats (McGarigal and McComb 1995, Schmiegelow *et al.* 1997, Drapeau *et al.* 2000). C'est pourquoi dans la présente étude nous insistons sur l'importance de bien caractériser et de quantifier adéquatement les changements du couvert forestier et leurs effets sur la biodiversité à l'échelle des paysages. La mesure des conditions du contexte du paysage a été effectuée au moyen des cartes numériques écoforestières du territoire. La localisation exacte de chaque station d'échantillonnage a d'abord été reportée sur les cartes numériques. Le contexte environnemental au pourtour des stations d'échantillonnage a été décrit en adaptant l'approche développée par Askins *et al.* (1987) pour caractériser le contexte des parcelles boisées dans les divers paysages. Sur des distances de 1 km de rayon autour de la station, soit pour une surface de 314 ha, la proportion de territoire occupée par chaque grand type d'habitat et des mesures de la configuration spatiale du paysage ont été effectuées pour chacune de ces surfaces (voir Drapeau *et al.* 2000 pour une description détaillée).

Résultats

Composition et structure des mosaïques forestières naturelles

La composition et la structure des peuplements issus d'un régime de perturbations naturelles dans ces forêts varie considérablement au cours du temps. La composition de la futaie de la pessière noire demeure relativement stable au cours du temps, l'épinette noire et le pin gris étant les deux principales essences d'arbres de cette forêt. La structure des forêts d'épinette noire présente toutefois des changements notables (Figure 3). Harper *et al.* (2002) ont montré que la structure du couvert forestier varie considérablement le long de la chronoséquence de cet écosystème. Si dans l'ensemble les peuplements des mosaïques naturelles de la pessière sont relativement ouverts (20 à 60 % de recouvrement), les forêts en voie de devenir matures (50–75 ans) ainsi que les forêts matures (75–100 ans) étaient les plus fermées (60 % et plus de recouvrement). Les forêts les plus vieilles (200 ans et plus) de notre territoire redeviennent fortement ouvertes (moins de 60% de recouvrement). Plus spécifiquement, dans la portion du gradient qui traduit le vieillissement de la forêt (de 100 à 200 ans), la figure 4 illustre la plus grande complexité structurale des forêts en début de vieillissement par rapport aux forêts les plus vieilles qui sont nettement plus ouvertes et moins diversifiées sur le plan de leur structure. Les strates de 7 à 12 m, 4 à 7 m et de 1 à 4 m traduisent

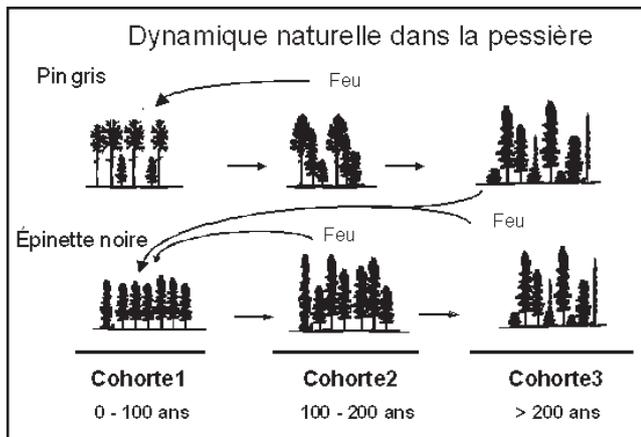


Fig. 3. Schéma de la dynamique naturelle dans le domaine de la pessière à mousses.

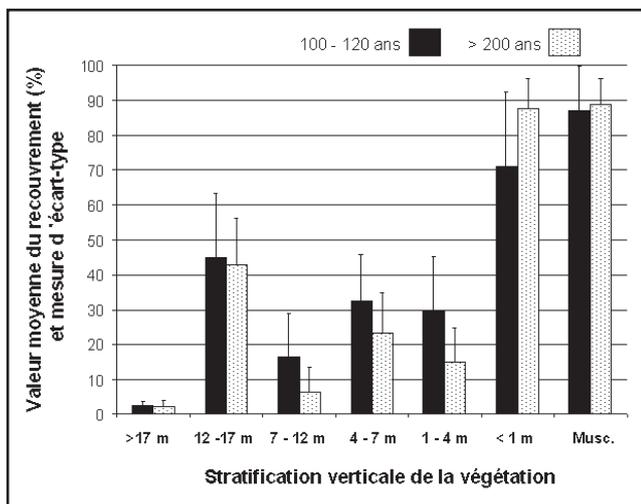


Fig. 4. Valeurs moyennes de recouvrement des strates de végétation caractérisant les forêts de 100 à 120 ans par rapport aux forêts de plus de 200 ans dans la pessière à mousses en Abitibi.

bien cette perte de complexité structurale des plus vieilles forêts. Des changements importants ont également cours quant à la surface terrière de l'épinette noire (figure 5a). L'importance des gros arbres (> 20 cm) diminue dans les plus vieilles forêts.

À l'échelle des paysages, la taille des feux dans cette portion de la forêt boréale génère une mosaïque de grands blocs de forêts d'âge similaire. Ainsi le paysage des forêts de 100 à 120 ans est dominé par des forêts fermées alors que le paysage de forêts de plus de 200 ans est dominé par des forêts ouvertes et des milieux humides (Tableau 1). Ces grands ensembles forestiers peuvent montrer une variabilité dans leur structure d'âge. Ainsi, un certain nombre de peuplements échappent aux feux alors que des perturbations à plus petite échelle telles que des chablis et de petits feux peuvent avoir cours dans ces grands blocs. Toutefois, la juxtaposition des forêts de divers âges se fait davantage à l'échelle de grandes surfaces de territoires qu'à l'échelle des peuplements forestiers.

Les arbres morts, des attributs-clés d'habitat

Dans la zone de la pessière à mousses, nous avons mesuré cet attribut d'habitat dans chaque station d'échantillonnage

Tableau 1. Proportion moyenne des divers types d'habitat dans un rayon de 1 km autour des points d'écoute échantillonnés au sein des vieilles forêts dans la pessière à mousses en Abitibi

Type d'habitat	100-120 ans	> 200 ans
Forêt fermée (>40% recouvrement) et haute (> 12 m)	52,9	11,9
Forêt fermée (> 40%) et basse (7-12 m)	1,0	21,7
Jeune forêt ouverte (< 40 %, > 7 m)	10,2	11,9
Forêt feuillue (> 7 m)	11,1	0,0
Friches (4-7 m)	0,1	4,2
Coupes	12,0	13,7
Plantations	1,9	1,6
Chablis	2,1	0,0
Milieux humides (tourbière + aulnaie)	7,5	34,0
Milieu dénudé sec (roche à nu, gravières)	0,4	0,7
Brûlis	0,0	0,3
Lacs et rivières larges	0,8	0,0

long d'un gradient qui s'étend des forêts récemment brûlées (1 an après feu) aux forêts qui n'ont pas été brûlées depuis au moins 200 ans (Figure 5b). La densité des arbres morts était maximale dans les brûlis récents. Elle atteint toutefois sa valeur minimale dans les plus vieilles forêts (200 ans et plus). Le paysage de 100-120 ans avait des densités faibles d'arbres morts sur pied. Toutefois cette valeur était plus élevée que dans les plus vieilles forêts (> 200 ans) qui atteignait une valeur minimale de densité d'arbres morts sur pied. La disponibilité en arbres morts sur pied est donc fortement réduite dans les vieilles forêts d'épinettes noires de la ceinture d'argile. De plus, cette baisse globale de la quantité d'arbres morts n'était pas compensée par le recrutement d'un nombre plus élevé de gros arbres (> 20 cm) comme c'est le cas dans d'autres systèmes forestiers. Peu de gros arbres morts étaient donc présents dans nos forêts les plus vieilles (Figure 5b).

Les changements dans la structure des communautés d'oiseaux

Contrairement à notre troisième prévision, la richesse moyenne en espèces dans les stations des plus vieilles forêts ($\bar{x} = 13,39$, s.d. = 2,67) n'était pas supérieure à celle des forêts qui en sont aux premiers stades de vieillissement ($\bar{x} = 15$, s.d. = 2,87). De fait, une analyse de variance à un critère de classification quant au nombre moyen d'espèces détectées dans ces deux types de forêts indique clairement que le nombre moyen d'espèces détectées n'augmente pas dans les plus vieilles forêts de ce territoire ($F = 17,86$; $P < 0,001$). Dans les forêts de 100 à 120 ans, le contingent d'espèces associées aux forêts fermées était prédominant (25 des 45 espèces détectées dans plus de 3 % des stations) tandis que les espèces associées ou tolérantes aux milieux ouverts avaient une grande importance dans les plus vieilles forêts (25 des 43 espèces détectées).

La composition des assemblages d'oiseaux indique un changement important entre les premiers stades de vieillissement des forêts et les plus vieilles forêts de notre territoire d'étude (Tableau 2). Ce changement est étroitement associé aux changements de structure (hauteur et recouvrement du couvert forestier) que connaissent ces forêts au cours de leur vieillissement (Tableau 3, Figure 5a) ainsi qu'au contexte du paysage (degré d'ouverture du couvert forestier de la mosaïque) qui caractérise le pourtour des peuplements échantillonnés (Tableau 1). La fermeture du couvert forestier des peuplements de 100-120 ans était favorable aux espèces typiquement inféodées aux forêts

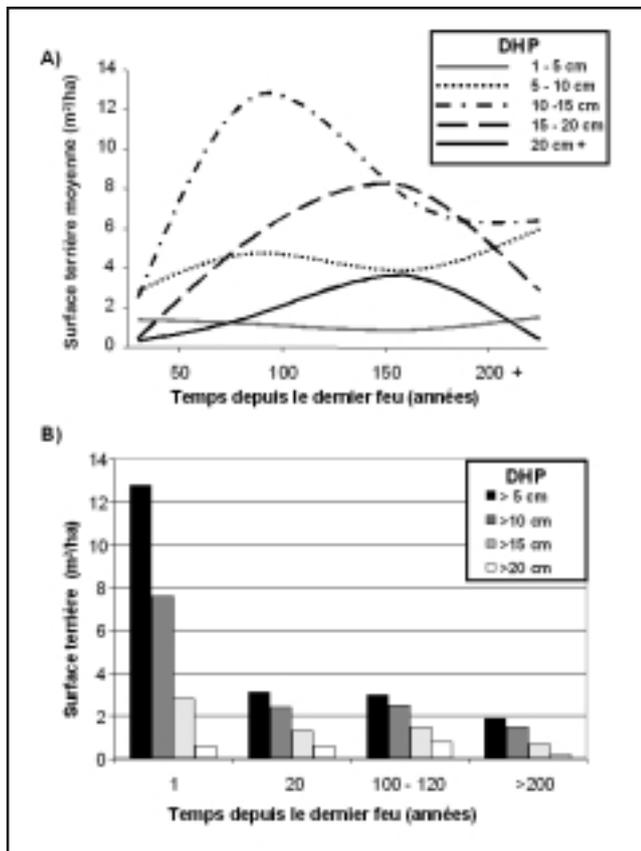


Fig. 5. (A) Changements de la surface terrière de l'épinette noire en fonction du temps depuis le dernier feu sur sites argileux dans la pessière à mousses en Abitibi. (B) Surface terrière moyenne des arbres morts debout par classes de diamètre en fonction du temps depuis le dernier feu dans quatre paysages forestiers échantillonnés dans la pessière à mousses en Abitibi.

fermées, comme la grive à dos olive (*Catharus ustulatus*), le roitelet à couronne dorée, et la paruline à poitrine baie (*Dendroica castanea*) (Tableau 2, Figure 6b). La maturation de la forêt (accroissement du diamètre des arbres) et la mortalité graduelle des arbres de la première cohorte offraient des conditions d'habitat adéquates aux espèces qui s'alimentent sur les troncs tels que le grimpereau brun (*Certhia americana*) et la sittelle à poitrine rousse (*Sitta canadensis*) qui ont atteint leur abondance maximale dans les paysages dominés par des forêts qui commencent à vieillir (Figure 6b, Tableau 2). Ces espèces n'étaient plus présentes ou devenaient faiblement abondantes dans les forêts les plus vieilles (> 200 ans). Par contre, l'ouverture de la voûte de nos plus vieilles forêts offrait des conditions propices d'habitat à plusieurs espèces de milieux ouverts, comme la paruline à couronne rousse (*Dendroica palmarum*) et la paruline masquée (*Geothlypis trichas*) (Figure 6d, Tableau 2) ainsi qu'aux espèces forestières tolérantes aux ouvertures comme la paruline à croupion jaune (*Dendroica coronata*) et le mésangeai du Canada (*Perisoreus canadensis*) (Figure 6a). L'avifaune associée aux arbres morts était peu représentée dans les vieilles forêts d'épinette noire. La figure 7 présente la fréquence d'occurrence cumulant toutes les détections d'espèces excavatrices pour l'ensemble du gradient d'âge des forêts couvert dans notre étude. Les oiseaux excavateurs de cavités

Tableau 2. Fréquence d'occurrence des espèces détectées dans plus de 5 % des stations d'écoute de l'un ou l'autre des types de vieilles forêts de la pessière à mousses en Abitibi

Nom de l'espèce	Fréquence d'occurrence (%)	Fréquence d'occurrence (%)
	Forêts de 100-120 ans n = 53	Forêts de > 200 ans n = 61
Grive à dos olive	67,9	14,5
Paruline obscure	50,9	10,8
Sittelle à poitrine rousse	49,1	3,6
Viréo de Philadelphie	39,6	10,8
Grimpereau brun	35,8	15,7
Paruline à poitrine baie	18,9	3,6
Viréo à tête bleue	18,9	2,4
Viréo aux yeux rouges	17,0	2,4
Pic maculé	13,2	2,4
Roitelet à couronne dorée	83,0	50,6
Paruline à tête cendrée	69,8	48,2
Moucherolle à ventre jaune	79,2	94,0
Junco ardoisé	69,8	81,9
Merle d'Amérique	7,5	30,1
Paruline masquée	1,9	45,8
Paruline à couronne rousse	0,0	26,5
Moucherolle à côtés olive	0,0	19,3
Paruline à calotte noire	0,0	30,1
Bruant de Lincoln	0,0	25,3
Mésange à tête brune	20,8	20,5
Pic à dos noir	7,5	7,2
Pic tridactyle	5,7	3,6
Paruline à joues grises	92,5	90,4
Troglodyte mignon	92,5	90,4
Bruant à gorge blanche	90,6	100,0
Paruline à croupion jaune	90,6	92,8
Grive solitaire	84,9	97,6

Tableau 3. Pourcentage de recouvrement moyen par strate de hauteur des vieilles forêts de la pessière à mousses en Abitibi. Les valeurs d'écart-type apparaissent entre parenthèses

Recouvrement de la végétation	Forêts de 100-120 ans	Forêts de > 200 ans
Strate de plus de 17 m	2,63 (0,91)	2,33 (1,66)
Strate de 12 à 17 m	44,73 (18,71)	42,90 (13,29)
Strate de 7 à 12 m	16,34 (12,61)	6,30 (6,97)
Strate de 4 à 7 m	32,52 (13,11)	23,31 (11,53)
Strate de 1 à 4 m	29,39 (15,93)	15,02 (9,75)
Strate herbacée < 1 m	71,19 (21,22)	87,52 (8,96)
Strate muscinale	87,00 (12,62)	88,92 (7,28)

ont atteint leur abondance maximale dans les brûlis récents. Dans la portion du gradient traitant des vieilles forêts ce sont cependant les forêts de 100 à 120 ans et non les forêts de plus de 200 ans qui étaient les plus utilisées par ces espèces d'oiseaux (voir également Figure 6c).

Discussion

En zone de pessière à mousses, bien que la composition du couvert forestier soit plus simple et risque moins d'être affectée par l'aménagement forestier, les enjeux liés au rajeunissement des mosaïques forestières renvoient à une perte de diversité structurale des mosaïques forestières (Bergeron *et al.* 1999, Harper *et al.* 2002). Les vieilles forêts d'épinettes noires (> 100 ans) montrent une variabilité structurale importante. Cependant, contrairement à notre première prévision la structure des peuplements forestiers ne tend pas à se complexifier au fur et à mesure que la forêt vieillit. Au contraire, la structure des peuplements gagne en complexité (étagement horizontal du cou-

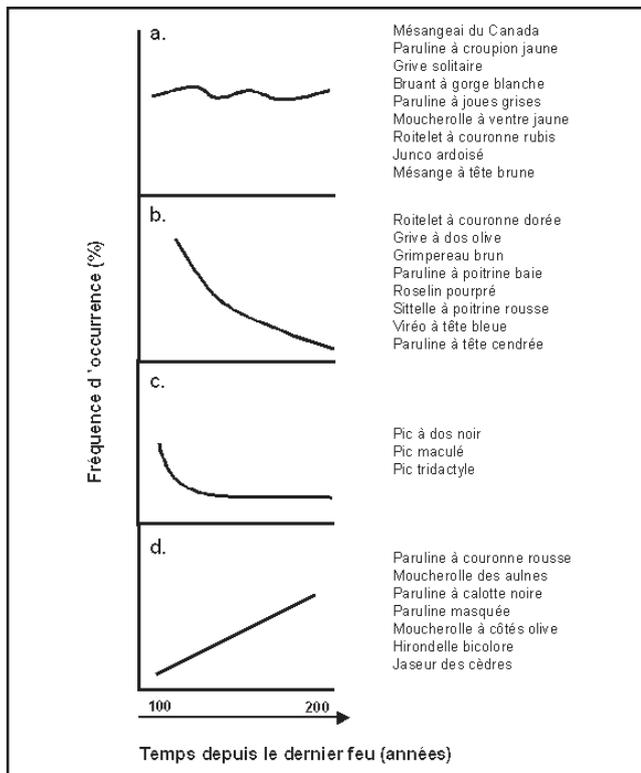


Fig. 6. Profils-types de la réponse des espèces d'oiseaux aux changements structuraux des vieilles forêts dans la zone de la pessière à mousses de la ceinture d'argile (Québec et Ontario) : a) espèces qui tolèrent l'ouverture du couvert forestier des plus vieilles forêts, b) espèces associées à la fermeture du couvert forestier des vieilles forêts en début de sénescence, c) espèces associées à la disponibilité plus élevée d'arbres morts, et d) espèces de milieux ouverts qui envahissent les forêts anciennes en raison de la présence d'habitats ouverts.

vert végétal, densité des arbres morts, forte variabilité des classes de diamètre des arbres) dans les premiers stades de vieillissement de cette forêt tandis que les forêts les plus vieilles deviennent moins étagées, sont plus ouvertes, ont moins de gros arbres et comportent une très faible densité d'arbres morts sur pied. Dans la région de la ceinture d'argile (Clay belt), ces changements sont imputables à une baisse de productivité des sites liée à la paludification, un processus qui réduit la disponibilité des éléments nutritifs due à l'accumulation de matière organique et de couches de sphagnes (Paré et Bergeron 1995). Cet accroissement des sphagnes crée une barrière à l'établissement des autres espèces de lichens et bryophytes terricoles (Boudreault *et al.* 2002) qui comme l'ont rapporté Jonsson et Esseen (1990), entraîne une diminution de la richesse en espèces de ces deux groupes dans les forêts les plus anciennes. La paludification des vieilles forêts entraîne également des changements de surface terrière de l'épinette noire. La diminution de l'importance des gros arbres (> 20 cm) qui traduit la croissance plus lente des arbres de deuxième cohorte (> de 100 ans après feu) est étroitement associée à la baisse de productivité des sites liée à leur paludification.

La disponibilité en arbres morts sur pied a souvent été associée aux vieilles forêts qui sont considérées comme des habitats clés pour la faune en raison de la qualité (accroissement du diamètre) et de la quantité de ces attributs structuraux

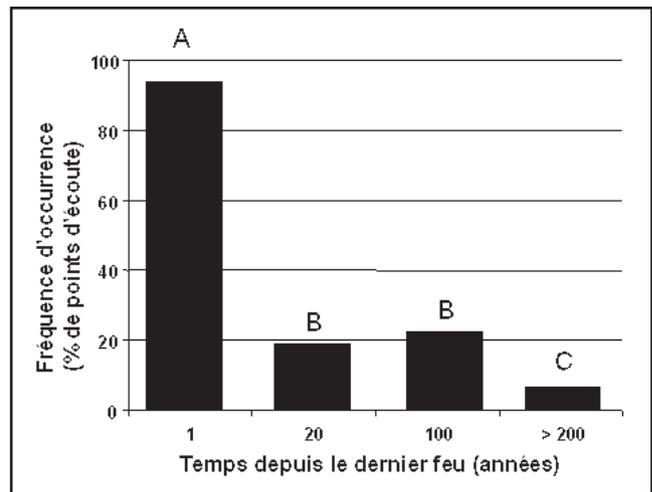


Fig. 7. Importance des espèces utilisatrices d'arbres morts qui creusent des cavités en fonction du temps depuis le dernier feu dans quatre paysages forestiers naturels échantillonnés dans la pessière à mousses en Abitibi. Les tests statistiques (Tests de G) portaient sur une comparaison entre paysages pour ce groupe d'espèces. Les lettres différentes indiquent une différence significative ($P < 0,05$) entre les paysages.

d'habitat (Raphael et White 1984, Probst *et al.* 1992). Pour la zone de pessière à mousses de l'ouest du Québec, contrairement à notre deuxième prévision, nos résultats indiquent que la densité d'arbres morts (y compris les arbres de gros diamètre) atteignait sa plus faible valeur dans nos plus vieilles forêts. On aurait pu en effet s'attendre à des valeurs plus élevées car, en échappant au feu, ces forêts ont eu le temps d'accumuler la matière ligneuse morte. Toutefois, contrairement aux forêts résineuses de la côte Ouest, le diamètre moyen des arbres est nettement plus faible entraînant ainsi des taux de décomposition plus rapides des tiges. De plus, hormis pour les forêts de pin gris, le recrutement en arbres morts sur pied dans les vieilles forêts se fait de façon graduelle et non de manière saccadée avec une mortalité synchrone de plusieurs arbres à la fois dans la pessière à mousses de l'ouest du Québec (Harper *et al.* sous presse). Enfin, la très faible densité d'arbres morts des forêts les plus vieilles du nord-ouest du Québec et du nord-est de l'Ontario n'est pas sans lien avec la perte de productivité forestière liée à l'accumulation de sphagnes au sol et au mauvais drainage de ces forêts de la grande ceinture d'argile (Clay belt) des basses terres de la Baie James (Boudreault *et al.* 2002).

La diminution nette de la proportion des vieilles forêts qui dépassent l'âge d'exploitation forestière (> 100 ans) en zone de pessière à mousses est à la fois préoccupante en raison de l'importance régionale de ces forêts (Bergeron *et al.* 2001), mais également en raison de leur rôle fonctionnel d'habitat pour un cortège important d'espèces de l'avifaune forestière. Les vieilles forêts sont dynamiques et le processus de vieillissement se traduit par la mise en place d'une variabilité structurale des peuplements à laquelle sont étroitement associés les assemblages d'oiseaux. Nos troisième et quatrième prévisions sont partiellement rencontrées. Il y a bel et bien une complexité accrue de la structure du couvert forestier dans les vieilles forêts. Les oiseaux répondent à cette complexité mais l'accroissement de la richesse en espèces, notamment des espèces associées à la matière ligneuse morte, est concentré dans les premiers stades de vieillissement

plutôt que dans les forêts les plus vieilles. Pour les communautés d'oiseaux de cette zone forestière, le devenir des forêts qui sont en début de vieillissement (entre 100 et 150 ans) est donc particulièrement inquiétant. D'une part en raison de leur productivité, ces forêts sont fortement convoitées par l'industrie ce qui est moins le cas des forêts les plus vieilles d'épinettes noires (> 200 ans) qui sont moins productives (< de 50 m³/ha) dans notre territoire. D'autre part, sur le plan écologique, ces forêts offrent une combinaison de conditions (couvert fermé, forêts étagées, gros arbres et gros arbres morts sur pied) propices à l'occurrence des espèces associées aux futaies les plus fermées de la zone de la pessière ainsi qu'aux espèces utilisatrices d'arbres morts; les forêts les plus vieilles étant trop ouvertes et comptant une trop faible densité d'arbres morts sur pied pour constituer un refuge ou un habitat alternatif pour ces espèces (Drapeau *et al.* 2002). Dans ce territoire, le maintien de l'intégrité écologique de l'ensemble de l'avifaune de la zone de la pessière à mousses ne pourrait donc pas être assuré par la conservation intégrale des forêts les plus vieilles. Le maintien des populations d'espèces spécialistes des forêts fermées ainsi que des utilisateurs d'arbres morts de la pessière à mousses nécessite donc le maintien d'une portion importante du territoire en forêts qui présentent les caractéristiques des forêts en début de sénescence.

Les conséquences pour l'aménagement forestier

La proportion élevée de forêts qui dépassent le temps de révolution forestière dans notre territoire (> 100 ans) a des conséquences importantes pour l'aménagement durable des forêts de l'est du Canada (Bergeron *et al.* 2001). Il devient en effet difficile de justifier l'utilisation généralisée de la coupe à blanc et de courtes révolutions en tant que stratégies sylvicoles qui s'apparentent aux perturbations naturelles alors que ces dernières laissent une forte proportion du territoire en vieilles forêts. La diversité d'écosystèmes qui en résulte et en corollaire la diversité des espèces qui dépendent de ces écosystèmes risque fort d'être altérée dans les territoires aménagés selon les stratégies sylvicoles actuelles. Nos travaux sur les assemblages d'oiseaux viennent confirmer cette appréhension et indiquent que la perte d'habitats résultant de l'utilisation de systèmes d'aménagement équienne à courte rotation dans la pessière à mousses pose des risques pour le maintien de l'intégrité écologique de l'avifaune forestière. Ce sont toutefois les assemblages d'oiseaux dans le segment qui couvre les vieilles forêts de deuxième cohorte soit de 100 à 200 ans qui sont le plus menacés par l'usage extensif des pratiques sylvicoles actuelles dans ce secteur de la forêt boréale. Les forêts les plus vieilles (> 200 ans) notamment en zone de pessière sont peu menacées par les interventions forestières en raison de leur faible productivité. Elles abritent une avifaune mixte constituée d'espèces tolérantes à l'ouverture du couvert forestier et d'espèces d'habitats ouverts. Aucune espèce d'oiseau n'était restreinte ou plus abondante dans ce type d'habitat. Leur structure ouverte ne peut par contre accommoder les espèces dépendantes d'un couvert forestier plus dense présentes dans les premiers stades de vieillissement des forêts.

Récemment des stratégies d'aménagement écosystémiques ont été proposées par Bergeron et Harvey (1997) et Bergeron *et al.* (1999, 2002) pour réduire les écarts entre les forêts qui sont sous régime naturel de perturbations et les forêts aménagées. Ces systèmes d'aménagement paraissent prometteurs pour le

maintien de l'avifaune forestière boréale. Ils consistent à remplacer l'utilisation généralisée de la coupe totale par une diversification des pratiques forestières sur un même territoire. En pratique, cela renvoie à proposer que les territoires soient en partie aménagés en coupes totales, en coupes partielles et en coupes sélectives, recréant ainsi une mosaïque forestière qui s'apparente à la distribution des divers types de forêts générés par les feux (Bergeron *et al.* 1999). En outre, l'utilisation étendue de la coupe partielle dans les forêts devrait contribuer à maintenir un couvert forestier plus fermé que ne le pourrait un plan général d'aménagement axé sur l'utilisation unique de la coupe totale qui s'apparente aux vieilles forêts de 100 à 150 ans. Du point de vue de la conservation de l'avifaune, nous croyons que pareille approche constitue un élément important d'une stratégie régionale visant à minimiser les effets négatifs des pratiques courantes d'aménagement des forêts boréales sur les populations d'oiseaux. Cette approche d'aménagement des forêts ne peut être vue toutefois comme un substitut à la protection intégrale de certaines portions du territoire. Les aires protégées sont peu nombreuses en forêt boréale canadienne et québécoise (moins de 0,3 % de la forêt boréale). Elles sont des baromètres qui permettent de jauger nos performances dans les forêts aménagées quant à l'atteinte d'objectifs d'aménagement durable des forêts. Pour assurer le maintien de la diversité biologique de la forêt boréale, la protection intégrale de territoires et la mise en place de nouvelles stratégies d'aménagement doivent être menés simultanément.

La diversification des pratiques forestières sur un même territoire et l'utilisation conjointe de systèmes d'aménagement équienne et inéquienne sont également intéressantes sur le plan de leur acceptabilité sociale auprès des autres utilisateurs de la forêt (chasseurs, trappeurs, observateurs de la nature) qui retrouveraient des paysages forestiers moins uniformes et plus variés en termes de structure des peuplements que ce que les pratiques courantes nous ont habitué à voir au cours des dernières décennies.

Les pratiques forestières actuelles laissent très peu d'arbres morts après coupe (Spies *et al.* 1994). La matière ligneuse morte ou sénescence représente un attribut-clé d'habitat pour le maintien de la diversité biologique des écosystèmes boréaux (Harmon *et al.* 1986, Bull *et al.* 1997). La diminution considérable de la disponibilité en matière ligneuse morte non seulement à l'échelle des peuplements mais à l'échelle des paysages est présentement considérée comme l'une des principales causes de perte de diversité biologique en forêt fénno-scandinave. Le quart des espèces de la liste des espèces menacées en Suède et en Finlande est associé aux arbres morts (Virkkala et Toivonen 1999). La mise en œuvre de nouvelles stratégies d'aménagement devra donc tenir compte du maintien des arbres morts en territoire aménagé. Par exemple, l'utilisation de la coupe partielle devra incorporer des connaissances empiriques sur la disponibilité des arbres morts dans les différents stades de développement des vieilles forêts naturelles dans les prescriptions d'aménagement devant être développées quant à l'usage de cette pratique. Il en va de même des aires de récolte de coupe totale. La rétention variable d'arbres ou de parcelles d'arbres sains devra incorporer des arbres sénescents ou morts sur pied à divers stades de décomposition pour assurer la présence continue de cet attribut d'habitat dans les territoires aménagés. Enfin, en zone de pessière, là où sont présentement concentrées les activités d'aménagement forestier au Québec,

l'accroissement des coupes de récupération dans les territoires brûlés peut sérieusement compromettre la dynamique des arbres morts et de plusieurs espèces aviaires qui leur sont associées. Les habitats récemment perturbés (feux et épidémies d'insectes) devront tout comme les forêts « saines » incorporer des objectifs de maintien des arbres morts sur pied. Ces objectifs de rétention pourront être définis sur la base de connaissances des seuils de tolérance des espèces aux interventions de coupe de récupération.

Remerciements

Nous remercions Antoine Nappi, Réjean Deschênes, Simon Bérubé, Emmanuel Milot, François Gagnon, Simon Béliveau, et Serge Rhéaume pour leur assistance sur le terrain dans la cueillette des données. Emmanuel Milot et Antoine Nappi ont tout à tour participé au traitement informatique et statistique des données. Nous sommes reconnaissants à Sophie Lalonde pour ses commentaires et suggestions dans les premières versions de ce manuscrit. Cette étude a été financée par le Réseau des centres d'excellence en gestion durable des forêts du Canada, le Conseil national de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), la forêt modèle du lac Abitibi, le ministère des Ressources naturelles du Québec, le Service canadien de la faune et par la chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable. Enfin, nous remercions les deux réviseurs anonymes qui, par leurs commentaires pertinents dans la première version de ce manuscrit, ont grandement contribué à en améliorer la version finale.

Références

Angelstam, P. A. 1996. The ghost of forest past-natural disturbance regimes as a basis for reconstruction of biologically diverse forests in Europe. *Dans* R. M. DeGraaf and R. I. Miller (eds). Conservation of faunal diversity in forested landscapes. pp. 287–337. Chapman and Hall, New York, New York.

Askins, R. A., M. J. Philbrick et D. S. Sugeno. 1987. Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation* 39: 129–152.

Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on the boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980–1992.

Bergeron, Y. et B. Harvey. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management* 92: 235–242.

Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc et S. Gauthier. 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: stand- and forest-level considerations. *Forestry Chronicle* 75: 1–6.

Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort et D. Lesieur. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384–391.

Bergeron, Y., S. Gauthier, A. Leduc et B. Harvey. 2002. Natural Fire Regime: A Guide for Sustainable Management of the Canadian Boreal Forest. *Silva Fennica* 36: 81–95.

Blondel, J., C. Ferry et B. Frochot. 1970. La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par «stations d'écoute». *Alauda* 38: 55–71.

Blondel, J., C. Ferry et B. Frochot. 1981. Point counts with unlimited distance. *Studies in Avian Biology* 6: 414–420.

Boudreault, C., S. Gauthier, P. Drapeau et Y. Bergeron. 2002. Bryophyte and lichen communities in natural boreal forests of the Abitibi region, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1080–1093.

Bull, E.L., S. R. Peterson et J. W. Thomas. 1986. Resource partitioning among woodpeckers in northeastern Oregon. *USDA For. Serv. Note PNW-44.*

Bull, E. L., C. G. Parks et T. R. Torgersen. 1997. Trees and logs important to wildlife in the Interior Columbia River Basin. *USDA, Forest Service. Pacific Northwest Research Station. General Technical Report, PNW-GTR-391.*

Davis, J. W., G. A. Gregory et R. A. Ockenfels. 1983. Snag habitat management. *U.S. For. Serv. Rocky Mt. For. Range Exp. Stn. Tech. Rep. RM-99.*

Drapeau, P., Y. Bergeron et B. Harvey. 1999a. Key factors in the maintenance of biodiversity in the boreal forest at local and landscape scales. *Dans* T. S. Veeman, D. W. Smith, B. G. Purdy, F. J. Salkie and G. A. Larkin (eds). Sustainable forest management conference Network Conference, February 14–17, 1999. pp. 39–45. Edmonton, Alberta.

Drapeau, P., A. Leduc et R. McNeil. 1999b. Refining the use of point counts at the scale of individual points in studies of bird-habitat relationships. *Journal of Avian Biology* 30: 367–382.

Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P. Savard, Y. Bergeron et W. L. Vickery. 2000. Landscape scale disturbances and changes in bird communities of North American eastern boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* 70: 423–444.

Drapeau, P., A. Nappi, J.-F. Giroux, A. Leduc et J.-P. Savard. 2002. Distribution patterns of birds associated with coarse woody debris in natural and managed eastern boreal forests. *Dans* B. Laudenslayer and B. Valentine (eds.) Ecology and Management of Dead Wood in Western forests. pp. 193–203. Pacific Southwest Research Station, USDA, Forest Service. PNW-GTR-181.

Franklin, J. F. et R.T. Forman. 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1: 5–18.

Freedman, B., S. Woodley et J. Loo. 1994. Forestry practices and biodiversity, with particular reference to the Maritime Provinces of eastern Canada. *Environmental Review* 2: 33–77.

Gauthier, S., A. Leduc et Y. Bergeron. 1996. Forest dynamics modeling under natural fire cycles: a tool to define natural mosaic diversity for forest management. *Environmental Monitoring and Assessment* 39: 417–434.

Hagan, J. M., P. S. McKinley, A. L. Meehan et S. L. Grove. 1997. Diversity and abundance of landbirds in a northeastern industrial forest. *Journal of Wildlife Management* 61: 718–735.

Hansen, A.J., T. A. Spies, F. J. Swanson et J. L. Ohmann. 1991. Conserving biodiversity in managed forests, lessons from natural forests. *BioScience* 41: 382–392.

Harmon, M. E., J. F. Franklin et F. J. Swanson. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133–302.

Harper, K., Y. Bergeron, S. Gauthier et P. Drapeau. 2002. Structural development of black spruce forests following fire in Abitibi, Québec: a landscape scale investigation. *Silva Fennica* 36 :249–263.

Harper, K., C. Boudreault, L. DeGrandpré, P. Drapeau, S. Gauthier et Y. Bergeron. sous presse. Structure, composition and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Québec and Ontario. *Environmental Review*

Hutto, R. L. 1995. Composition of bird communities following stand-replacement fires in Northern Rocky Mountain (USA) conifer forests. *Conservation Biology* 9: 1041–1058.

Hunter, M. L. Jr. 1990. Wildlife, Forests, and Forestry: principles of managing forests for biological diversity. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Jonsson, B.G. et P.-A. Esseen. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *J. Ecol.* 78: 924–936.

Johnson, E. A. 1992. Fire and Vegetation dynamics: studies from the North American boreal forests. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press.

Kneeshaw, D.D., et P.J. Burton. 1998. Assessment of functional old-growth status: A case study in the sub-boreal spruce zone of British Columbia, Canada. *Natural Areas Journal* 18: 293–308.

- Leduc, A., Y. Bergeron, S. Gauthier, B. Harvey et P. Drapeau. 2000.** Le régime naturel des incendies forestiers: un guide pour l'aménagement durable de la forêt boréale. L'Aubelle (novembre-décembre): 13 – 22.
- Lundquist, R. W. et J. M. Mariani. 1991.** Nesting habitat and abundance of snag-dependent birds in the southern Washington Cascade Range. *Dans* Wildlife and vegetation of unmanaged Douglas-fir forests. pp. 220–240. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-285.
- Maser, C., S. P. Cline, K. Cromack, J. M. Trappe et E. Hansen. 1988.** What we know about large trees that fall to the forest floor. *Dans* From the forest to the sea: a story of fallen trees. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-229. pp. 25–45.
- McGarigal, K. et W. C. McComb. 1995.** Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs* 65: 235–260.
- Morgan, K. et B. Freedman. 1986.** Breeding bird communities in a hardwood forest succession in Nova Scotia. *Canadian Field-Naturalist* 100: 506–519.
- Paré, D. et Y. Bergeron. 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.
- Probst, J. R., D. S. Rakstad et D. J. Rugg. 1992.** Breeding bird communities in regenerating and mature broadleaf forests in the USA Lake States. *Forest Ecol. Manag.* 49: 43–60.
- Ralph, C. J., J. R. Sauer et S. Droege (eds.). 1995.** Monitoring Bird Populations by Point Counts. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-149. Albany, Ca: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- Raphael, M. G. et M. White. 1984.** Use of snags by cavity-nesting birds in the Sierra Nevada. *Wildl. Monogr.* 86: 1–66.
- Rowe, J. S. 1972.** Forest regions of Canada. Environment Canada, Ottawa.
- Rudnick, T. C. et M. L. Hunter Jr. 1993.** Reversing the fragmentation perspective: Effects of clearcut size on bird species richness in Maine. *Ecological Applications* 3: 357–366.
- Saucier, J.-P., J.-F. Bergeron, P. Grondin et A. Robitaille. 1998.** Les régions écologiques du Québec méridional (3^e version). L'Aubelle, Février-Mars 1998. 12 p.
- Seymour, R. et M. Hunter. 1999.** Principles of Ecological Forestry. *Dans* Maintaining Biodiversity in Forests Ecosystems. M. L. Hunter (ed.) pp 22–61. Cambridge University Press, Cambridge
- Schmiegelow, F. K. A., C. S. Machtans et S. J. Hannon. 1997.** Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. *Ecology* 78: 1914–1932.
- Scott, V. E., J. A. Whelan et P. L. Svoboda. 1980.** Cavity-nesting birds and forest management. *Dans* Management of western forests and grasslands for non-game birds. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-86. pp. 311–324.
- Spies, T. A., J. F. Franklin et T. B. Thomas. 1988.** Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology* 69: 1689–1702.
- Spies, T. A., W. J. Ripple et G. A. Bradshaw. 1994.** Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape in Oregon. *Ecological Applications* 4: 555–568.
- Thompson, F. R., III., G. R. Probst et M. G. Raphael. 1995.** Impacts of silviculture: overview and management recommendations. *Dans* T. E. Martin and D. M. Finch (eds). Ecology and Management of Neotropical migratory birds, A Synthesis and Review of Critical Issues. pp. 201–219. Oxford University Press. New York, New York.
- Vincent, J. L. et L. Hardy. 1977.** L'évolution et l'extinction des grands lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie Physique et Quaternaire* 31: 357–372.
- Virkkala, R. et H. Toivonen. 1999.** Maintaining biological diversity in Finnish forests. Finnish Environment Institute. Edita Ltd., Helsinki, Finland. 56 p.
- Walters, J. R. 1991.** Application of ecological principles to the management of endangered species: the case of the red-cockaded woodpecker. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 505–523.
- Welsh, D. A. et D. R. Fillman. 1980.** The impact of forest cutting on boreal bird populations. *American Birds* 34: 84–94.
- Welsh, D. A. 1986.** The influence of forest harvesting on mixed coniferous-deciduous boreal bird communities in Ontario, Canada. *Acta oecologica* 8: 247–252.