

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

CARACTÉRISATION DE LA DYNAMIQUE DE TROUÉES DANS DE VIEUX  
PEUPELEMENTS IRRÉGULIERS DE LA CÔTE-NORD, QUÉBEC.

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
ANH THU PHAM

MAI 2003

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire présenté sous forme de deux articles s'intègre à un projet de plus grande envergure qui vise à acquérir de meilleures connaissances sur le régime de perturbations et la dynamique forestière de la forêt boréale du Nord-Est du Québec.

Le premier article porte principalement sur la dynamique de trouée en forêt boréale et a été soumis à la Revue canadienne de recherche forestière. La liste des auteurs apparaîtra comme suit : Anh Thu Pham, Louis De Grandpré, Sylvie Gauthier et Yves Bergeron. Le second manuscrit porte sur la structure des vieux peuplements et sera soumis prochainement.

Ces deux études constituent le fruit du travail effectué dans le cadre de mon projet de maîtrise. L'élaboration du protocole expérimental, la prise de données, leur analyse ainsi que la rédaction des articles ont donc été effectués en majeure partie par l'auteure principale. La contribution des co-auteurs fut essentiellement de financer le projet ainsi que d'encadrer, de superviser et de conseiller l'auteure principale à travers toutes les étapes menant à la rédaction de ces deux manuscrits.

Mes plus sincères remerciements vont donc à mon directeur de recherche Louis De Grandpré qui a toujours su, avec ses judicieux conseils, ses encouragements et son sens de l'humour, me faire avancer dans la bonne voie. Je voudrais aussi remercier mes co-directeurs Sylvie Gauthier et Yves Bergeron pour leurs précieux commentaires à diverses étapes de ma maîtrise ainsi que Dan Kneeshaw pour son expertise, ses conseils et son enthousiasme.

Je tiens également à remercier les personnes qui m'ont aidé lors de la récolte des données sur le terrain (Catherine Boudreault, Dominic Cyr et Jean-Michel Hertsens) sans qui l'été de terrain n'aurait jamais été aussi agréable de même que Martin Simard pour la dendro.

Merci aussi à toute l'équipe du Centre de foresterie des Laurentides, aux gens de mon labo, mes amis du labo des insectes ainsi que toutes les personnes du 6<sup>e</sup> étage qui ont su me procurer un support moral en me rendant la vie plus agréable au cours de ces deux années.

Finalement, je remercie mes parents pour leur soutien continu et surtout Sidney Gill qui est constamment à mes côtés et qui sait m'encourager durant les moments les plus difficiles.

Je tiens à souligner que la réalisation de ce projet a été rendue possible grâce au financement de divers organismes dont le Réseau de centres d'excellence – Réseau de gestion durable des forêts et le Groupe de recherche en écologie forestière interuniversitaire (GREFi).

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT PROPOS .....	ii
LISTE DES FIGURES .....	vi
LISTE DES TABLEAUX .....	vii
RÉSUMÉ .....	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	
Problématique .....	1
État des connaissances .....	2
Objectifs .....	4
CHAPITRE I	
GAP DYNAMICS AND REPLACEMENT PATTERNS IN GAPS OF THE NORTHEASTERN BOREAL FOREST OF QUÉBEC. ....	6
1.1 Abstract .....	7
1.2 Résumé .....	7
1.3 Introduction .....	8
1.4 Study area .....	10
1.5 Methods	
1.5.1 Sampling .....	11
1.5.2 Data analysis .....	13
1.6 Results	
1.6.1 Gap characteristics .....	14
1.6.2 Mortality .....	15
1.6.3 Gap makers-gap fillers comparisons .....	16
1.7 Discussion	
1.7.1 Gap characteristics .....	17
1.7.2 Mortality .....	18
1.7.3 Gap makers-gap fillers comparisons .....	19
1.8 Conclusion .....	21
1.9 Acknowledgements .....	21
1.10 References .....	22
CHAPITRE II	
DÉTERMINATION DE PATRONS SPATIAUX DANS LA STRUCTURE EN HAUTEUR DE VIEUX PEUPELEMENTS RÉSINEUX EN FORÊT BORÉALE DE LA CÔTE-NORD, QUÉBEC. ....	37

2.1	Résumé .....	38
2.2	Introduction .....	39
2.3	Aire d'étude .....	40
2.4	Méthodes	
2.4.1	Échantillonnage .....	41
2.4.2	Analyse des données .....	42
2.5	Résultats .....	43
2.6	Discussion .....	45
2.7	Conclusion .....	46
2.8	Références .....	47
	CONCLUSION GÉNÉRALE .....	58
	RÉFÉRENCES .....	60

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1	Location of the study area in the North Shore region of Québec, Canada. ....33
1.2	Relative frequency of gap size distribution for (a) canopy gaps and (b) expanded gaps for different stand types in the northeastern boreal forest of Québec. ....34
1.3	Relative frequency of gap makers per gap for (a) <i>Abies balsamea</i> stands, (b) <i>Abies balsamea</i> - <i>Picea mariana</i> stands and, (c) <i>Picea mariana</i> stands in the northeastern boreal forest of Québec. ....35
2.1	Représentation de la variation dans la hauteur des arbres le long de transects de 200 m de long situés dans trois types de peuplements en forêt boréale de la Côte-Nord. ....48
2.2	Scalogrammes de la hauteur des arbres le long de transects situés dans trois types de peuplements en forêt boréale de la Côte-Nord. Les carrés noirs représentent les statistiques <i>t</i> significatives au seuil $\alpha = 0.05$ . ....50
2.3	Modèle spatial global et sous-modèles spatiaux à différentes échelles de la variation en hauteur des arbres le long de transects situés dans une pessière (EE) en forêt boréale de la Côte-Nord. ....52
2.4	Modèle spatial global et sous-modèles spatiaux à différentes échelles de la variation en hauteur des arbres le long de transects situés dans une sapinière à épinette noire (SE) en forêt boréale de la Côte-Nord. ....54
2.5	Modèle spatial global et sous-modèles spatiaux à différentes échelles de la variation en hauteur des arbres le long de transects situés dans une sapinière (SS) en forêt boréale de la Côte-Nord. ....56

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1	Decay classes for gap makers .....26
1.2	Expanded gap fractions and mean number of gaps intercepted by 200 m long transect for different stand types in the northeastern boreal forest of Québec. ....27
1.3	Canopy gap and expanded gap size characteristics for different stand types in the northeastern boreal forest of Québec. ....28
1.4	Proportion of gap makers by decay class for different stand types in the northeastern boreal forest of Québec. ....29
1.5	Mode of mortality of gap maker by species and stand types in the northeastern boreal forest of Québec. ....30
1.6	Transition probabilities from gap maker species to gap filler species by stand types in the northeastern boreal forest of Québec. ....31
1.7	Transition probabilities from gap maker species to gap filler species by expanded gap size in the northeastern boreal forest of Québec. ....32

## RÉSUMÉ

La forêt boréale de la Côte-Nord est caractérisée par un climat maritime, de sorte que les feux y sont moins fréquents. Le paysage forestier est alors façonné par des perturbations secondaires autres que le feu tels les chablis et les épidémies d'insectes. La mortalité naturelle des arbres y joue aussi un rôle important. L'ensemble de ces processus va engendrer une dynamique de trouées.

Une trouée consiste en l'ouverture du couvert causée par la mortalité d'un ou de quelques arbres. La réponse à l'ouverture provient de la régénération préétablie ou encore du recrutement de nouveaux individus. Des changements dans la structure et la composition des peuplements peuvent alors survenir.

Peu de travaux ont porté sur la dynamique de trouées en forêt boréale et la présente étude, comportant deux volets, a donc comme objectif général d'acquérir plus de connaissances sur la dynamique de trouées à l'intérieur de peuplements irréguliers. Le premier volet a pour objectif de documenter les caractéristiques des trouées ainsi que les patrons de remplacement des espèces à l'intérieur des trouées. Le second volet vise à détecter des patrons dans l'agencement spatial des arbres résultant de la dynamique de trouées.

Des transects de 200 m de longueur ont été établis dans des peuplements de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et/ou d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) afin d'échantillonner les trouées rencontrées et de mesurer les variations dans la hauteur des arbres. La proportion de peuplements sous forme de trouée étendue dépasse les 50% et la majorité des trouées ont une taille inférieure à 100 m<sup>2</sup>. Les probabilités de remplacement indiquent que le sapin et l'épinette se succèdent à eux-même dans les sapinières et pessières respectivement mais qu'il y a un remplacement réciproque de ces espèces dans les peuplements mélangés de sapin et d'épinette. L'analyse en coordonnées principales d'une matrice de voisinage (CPMV) indique que les peuplements irréguliers se structurent à des échelles multiples (large, intermédiaire et fine).

De tels résultats indiquent que certaines régions de la forêt boréale sont assujetties à un régime de perturbations de petite envergure à l'intérieur d'une mosaïque de perturbations plus importantes. Il s'avère donc nécessaire de tenir compte de ces variabilités régionales lors des interventions forestières pour le maintien à long terme des fonctions des écosystèmes et de la biodiversité.

Mots-clés : Forêt boréale, dynamique de trouées, remplacement d'espèces, matrice de transition, structure irrégulière, analyse CPMV, Côte-Nord



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### Problématique

En forêt boréale, le feu est considéré comme la principale perturbation (Johnson, 1992; Payette, 1992; Rowe et Scotter, 1973) et a un grand impact sur la dynamique forestière (Engelmark *et al.*, 1993). Des feux sévères couvrant de grandes étendues de territoire avec un cycle relativement court détruisent de façon périodique la végétation existante, déclenchant le renouvellement des peuplements (Heinselman, 1981; Johnson, 1992; Van Wagner, 1983). Une nouvelle cohorte équienne et régulière en terme de taille des individus formera le nouveau peuplement (Johnson, 1992; Bergeron *et al.*, 1999).

Par contre, un long cycle de feu implique un développement de la végétation plus étalé dans le temps et donc, des changements dans la structure et la composition des peuplements pourront survenir et ainsi contribuer au développement de peuplements à structure inéquienne et irrégulière (Foster, 1985; Groot et Horton, 1994).

Le régime des feux varie en fonction du climat régional (Oliver et Larson, 1990) et en Amérique du Nord, le cycle de feu suit un gradient est-ouest. Les régions plus sèches de l'ouest ont un cycle variant de 50 à 100 ans alors que les régions plus à l'est bénéficiant du climat maritime présentent un cycle pouvant dépasser les 200 ans (Heinselman, 1981). Puisque le régime de perturbations est caractéristique à chaque région, différents mécanismes de régénération seront favorisés de façon à engendrer une composition et une structure propres à chaque site (Oliver et Larson, 1990).

La forêt boréale de la Côte-Nord se caractérise par un climat maritime comportant d'abondantes précipitations et des températures froides. Ceci fait en sorte que les feux quoique présents et généralement grands, sont peu fréquents. La proportion de vieux peuplements dans la région est importante et des peuplements à structure irrégulière ont été observés (Boucher *et al.*, sous presse; De Grandpré *et al.*, 2000). Outre la mortalité naturelle des arbres sénescents, ces vieux peuplements subissent l'effet de perturbations autres que le feu notamment des épidémies d'insectes et des chablis occasionnés par le vent.

Depuis maintenant quelques années, l'aménagement forestier durable est devenu un concept incontournable en ce qui a trait à l'exploitation forestière. Dans le cadre d'une approche écosystémique, il est proposé de développer des pratiques sylvicoles qui s'inspirent des perturbations naturelles afin de préserver la biodiversité et l'intégrité des écosystèmes tout en permettant une récolte soutenue de la matière ligneuse. En effet, il est reconnu qu'une perturbation naturelle constitue une force environnementale déterminante et ce sont les différentes composantes du régime de perturbations, notamment le type, la fréquence, la taille et la sévérité qui ont une influence sur la richesse, la composition et la structure des communautés (Engelmark *et al.*, 1993; Oliver et Larsen, 1990; Payette, 1992; Pickett et White, 1985; Rowe, 1983).

Dans le but ultime de développer des pratiques sylvicoles permettant de promouvoir une mosaïque forestière semblable à celle qui caractérise le milieu naturel, il s'avère primordial de documenter les caractéristiques des vieux peuplements irréguliers de la Côte-Nord au niveau de leur dynamique, structure et composition puisque peu d'études à ce jour décrivent en détail ces peuplements.

### **État des connaissances**

À l'exception de quelques feux récents, aucun historique des feux n'a été reconstruit de façon exhaustive sur la région de la Côte-Nord. Néanmoins, selon une étude de De Grandpré *et al.* (2000) portant sur une portion de la Côte-Nord, des peuplements de plus 200 ans sont fréquents dans la région. De plus, un peu plus à l'est, au Labrador, le climat maritime fait en sorte que le cycle des feux atteint les 500 ans (Foster, 1983, 1985).

Dans les régions comportant un cycle de feu plus court que la longévité moyenne des espèces dominantes les peuplements s'établissant après feu présenteront une structure d'âge équienne et une composition similaire aux peuplements d'avant feu (Bergeron, 2000). Ce type de succession cyclique est caractéristique des milieux fréquemment perturbés par le feu et permet le maintien d'espèces ayant développé des adaptations au feu comme l'épinette noire, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) ou les espèces feuillues capables de se régénérer de façon végétative comme le tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et le bouleau à papier

(*Betula papyrifera* Marsh.) (Carleton et Maycock, 1978; Cogbill, 1985; Foster, 1983; Heinselman, 1973; Viereck, 1983).

Dans les régions ayant un long cycle de feux, des changements dans la structure et la composition des peuplements peuvent survenir, impliquant une succession directionnelle et le remplacement d'espèces a été décrit par de nombreux auteurs (Bergeron, 2000; Bergeron et Charron, 1994; Bergeron et Dubuc, 1989; Carleton et Maycock, 1978; De Grandpré *et al.*, 2000; Dix et Swan, 1971; Frelich et Reich, 1995; Foster et King, 1986).

Un des patrons successionnels fréquemment observé est la conversion d'un peuplement feuillu ou mixte en un peuplement dominé par les conifères comme le sapin baumier, l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), l'épinette noire ou le cèdre (*Thuja occidentalis* L.). (Bergeron, 2000; Bergeron et Charron, 1994; Bergeron et Dubuc, 1989; De Grandpré *et al.*, 2000; Dix et Swan, 1971; Foster et King, 1986).

Une cohorte initiale dominée par des conifères est aussi fréquente (Bergeron et Dubuc, 1989; De Grandpré *et al.*, 2000; Foster, 1983; 1985; Frelich et Reich, 1995). Dans le Nord-Est du Québec, la cohorte après feu est souvent composée d'épinettes noires et peu de changements surviennent dans la composition pendant les 100 premières années (De Grandpré *et al.*, 2000). Par la suite, la présence du sapin baumier dans les vieilles pessières indique que des changements dans la composition peuvent survenir (De Grandpré *et al.*, 2000; Gauthier *et al.*, 2000).

Un intervalle long entre deux feux successifs laisse place aux perturbations autres que le feu telles les épidémies d'insectes et les chablis. Les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.) ont lieu de façon périodique en forêt boréale de l'Est du Canada (Blais, 1983; MacLean, 1980). Certaines études ont démontré que les épidémies sévères agiraient comme mécanisme régulateur permettant le renouvellement des sapinières selon un patron cyclique (Baskerville, 1975; Morin, 1990, 1994). L'arpenreuse de la pruche (*Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guen.)) est aussi reconnue pour causer des dommages aux peuplements résineux (Watson, 1934).

Les risques de chablis varient en fonction de l'âge du peuplement, sa composition et sa structure (Ruel, 1995) mais de façon générale, les conifères sont plus vulnérable au chablis

et les dommages causés augmentent avec la hauteur et l'âge du peuplement (Ruel, 1995, 2000). Un peuplement affaibli par une épidémie d'insectes peut aussi devenir plus vulnérable aux effets du vent. Selon Liu et Hytteborn (1991), les petits chablis vont promouvoir la régénération d'espèces tolérantes à l'ombre alors que de plus grandes ouvertures vont favoriser la régénération d'espèces intolérantes.

Ces perturbations peuvent agir à différentes échelles c'est-à-dire en affectant de grandes portions du paysage forestier ou en occasionnant la mortalité d'un nombre limité de tiges créant ainsi des ouvertures dans le couvert. Lorsque de grandes proportions de paysage sont affectées, la dynamique est qualifiée de dynamique de patchs alors que si les ouvertures sont plus restreintes, on parle alors de dynamique de trouées (McCarthy, 2001). Une trouée se définit comme étant une ouverture du couvert causée par la mortalité d'un ou de quelques arbres. La réponse à l'ouverture provient de la régénération préétablie ou encore du recrutement de nouveaux individus qui vont pouvoir occuper ce nouvel espace où les conditions de germination et d'établissement deviennent plus favorables (Oliver et Larsen, 1990).

L'existence d'une dynamique de trouées est depuis longtemps reconnue en forêt tempérée (Runkle, 1981; Runkle et Yetter, 1987) et tropicale (Brokaw et Scheiner, 1989; Denslow, 1987; Whitmore 1989). Mis à part quelques études en Scandinavie et en Russie (Drobyshev, 1999; Kuuluvainen *et al.*, 1998; Liu et Hytteborn, 1991) la dynamique de trouées a été peu étudiée en forêt boréale (Cumming *et al.*, 2000; Kneeshaw et Bergeron, 1998; McCarthy, 2001) notamment à cause des effets plus drastiques du feu sur la dynamique forestière.

## **Objectifs**

Tout porte à croire que des perturbations de petites envergures créant des ouvertures du couvert sont fréquentes dans les forêts de la Côte-Nord ayant échappé au feu pendant de longues périodes. Ce type de perturbation pouvant engendrer des changements au niveau de la structure et la composition des peuplements, l'étude vise à acquérir plus de connaissances sur le régime de perturbations à petite échelle de vieux peuplements irréguliers de la région de la Côte-Nord.

Cette étude est divisée en deux parties qui constituent chacune un chapitre sous forme d'article scientifique.

Le premier chapitre a comme objectifs spécifiques (1) de caractériser les trouées au niveau du pourcentage de peuplement sous forme de trouées, de la distribution de taille des trouées rencontrées, du nombre et du type de mortalité des individus causant la trouée et aussi (2) d'examiner les patrons de remplacement des espèces à l'intérieur des trouées en calculant les probabilités de transition entre les espèces causant la trouées et celles s'y régénérant. Ceci permettra d'évaluer s'il y a un changement successional dans la composition du couvert forestier.

Le second chapitre constitue une analyse exploratoire de la variation spatiale de la structure en hauteur des arbres qui utilise une méthode encore peu employée, l'analyse en coordonnées principales d'une matrice de voisinage (CPMV). Il vise ainsi à détecter des patrons dans la structure spatiale de la hauteur des arbres qui auraient été engendrés par la dynamique de trouées décrite au chapitre précédent et aussi déterminer quelles sont les échelles importantes pour cette structure.

## **CHAPITRE I**

### **GAP DYNAMICS AND REPLACEMENT PATTERNS IN GAPS OF THE NORTHEASTERN BOREAL FOREST OF QUÉBEC.**

**Article soumis à la Revue canadienne de recherche forestière.**

## 1.1 Abstract

The northeastern boreal forest of Québec is characterized by a humid climate. Consequently, fires are less frequent and small-scale disturbances play an important role in forest dynamics. Natural mortality and non-fire disturbances such as insect outbreaks and windthrow will lead to gap-driven processes. Changes in structure and species composition can result from gap dynamics. The objectives of this study are therefore to characterize gaps and examine patterns of species replacement in gaps in old conifer stands. Line intersect sampling was used to sample stands dominated by *Abies balsamea* (L.) Mill. and/or *Picea mariana* (Mill.) BSP. Results show that the average expanded gap fraction reached 54% and that canopy gaps are relatively small since 87% of them were smaller than 100 m<sup>2</sup>. The majority (94%) of the openings were caused by the mortality of less than 10 gap makers. Replacement probabilities show self-replacement of *Abies* in *Abies* stands as well as self-replacement for *Picea mariana* in *Picea* stands. However, in *Abies-Picea* stands there seems to be a reciprocal replacement of the two species. These results will provide a better knowledge of the disturbance dynamics of the region in order to develop silvicultural practices that preserve structural components of older forest stands.

## 1.2 Résumé

La forêt boréale de l'Est du Québec est caractérisée par un climat humide, de sorte que les feux y sont moins fréquents. La dynamique forestière est alors contrôlée par des perturbations secondaires (vent, insectes) ainsi que par la mortalité naturelle des arbres engendrant ainsi une dynamique de trouées. Des changements dans la structure et la composition des peuplements peuvent alors survenir. Les objectifs de l'étude sont d'examiner les caractéristiques des trouées ainsi que les patrons de remplacement des espèces à l'intérieur des trouées de vieux peuplements résineux. Des transects ont été établis dans des peuplements d'*Abies balsamea* (L.) Mill. et/ou de *Picea mariana* (Mill.) BSP. La proportion de peuplements sous forme de trouée étendue atteint 54% et 87% des trouées de canopée ont une taille inférieure à 100 m<sup>2</sup>. La majorité (94%) des ouvertures est créée par la mortalité de moins de 10 individus. Les probabilités de remplacement indiquent qu'*Abies balsamea* et *Picea mariana* se succèdent à eux-même dans les peuplements d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* respectivement mais qu'il y a un remplacement réciproque de ces espèces dans les peuplements d'*Abies-Picea*. Une meilleure compréhension de la dynamique naturelle permettra de développer des pratiques sylvicoles préservant la structure des vieux peuplements.

### 1.3 Introduction

The importance of small-scale gap dynamics has been recognized for certain types of ecosystems such as temperate (Runkle 1981, 1982; Runkle and Yetter 1987) and tropical forests (Brokaw and Scheiner 1989; Denslow 1987; Whitmore 1989) but it has been overlooked until recently in the boreal forest since fire has long been considered to be the main disturbance in this ecosystem (Kneeshaw 2001; Kneeshaw and Bergeron 1998; Kuuluvainen 1994; McCarthy 2001). However, fire regimes across the boreal forest are quite variable as they are largely affected by regional climate. In dryer regions, the fire cycle varies from 50 to 100 years while in maritime and humid climate the cycle can exceed 200 years (Gauthier et al. 2001; Heinselman 1981; Johnson 1992).

Long periods of time in the absence of fire will lead to an increased importance of non-fire disturbances. Such disturbances include insect outbreaks and wind, which can blow down large trees as well as trees that are weakened by insect defoliation or fungal disease. This type of disturbance regime can generate large patches as well as smaller gaps when the disturbance is not too severe. In cases where the fire interval exceeds the lifespan of the tree species present, then individuals approaching senescence die of natural mortality and the dynamics of these stands becomes driven by gap dynamics.

The North Shore region of Québec, where the study was conducted, is characterized by a humid maritime climate. The fire regime has yet to be described but a study from Foster (1983) in an adjacent region found a fire cycle of 500 years. Consequently, non-fire disturbances become increasingly important in controlling forest dynamics. Insects such as spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) and hemlock looper (*Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guen.)) are known to be important agents of mortality in the region (Blais 1983a; MacLean 1980; Watson 1934). Therefore, a large proportion of the landscape is characterized by stands with an irregular size distribution (Boucher et al. in press; De Grandpré et al. 2000).

In this study, we define a gap as an opening of the canopy caused by the mortality of single trees or small groups of trees. The release of advance regeneration or the establishment of new individuals can therefore occupy the available growing space (Oliver and Larsen



1990). In gap-regenerating stands, individual or group replacement of trees will lead to structural and compositional changes in the stands. Since tree species diversity is rather limited in the boreal forest, stand development occurs primarily through changes in structure (Harper et al. 2002). The formation of gaps will often leads to multi-cohort stands with an uneven age structure.

Since little is known about the disturbance regime of the area, the purpose of this study was to gain a better knowledge of the small-scale disturbance dynamics of old irregular conifer stands of the North Shore region. Specifically our objectives were first, to characterize different attributes of gaps such as gap fraction, gap size distribution, number and mortality of gap makers and gap age (time since formation) by carrying out a gap inventory. And secondly, to examine the patterns of species replacement in gaps by computing transition probabilities from gap makers species to gap fillers species to determine if there is a successional change in canopy composition. The effect of gap size on tree recruitment is also examined since it is related to resources availability particularly light (Brokaw and Scheiner 1989; Lieffers et al. 1999; Whitmore 1989).

This study is mainly a descriptive one but the autoecology of dominant species allows us to formulate some hypotheses about the variations in gap attributes and the success of replacing species. We hypothesize that gap characteristics should differ according to stand composition. In old stands of the North Shore, balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) dominate (Rowe 1972). We suppose that stands with high proportions of *Abies balsamea* will have larger gaps and higher gap fraction due the greater vulnerability of *Abies* to mortality agents such as defoliators and wind (Burns and Honkala 1990).

*Abies balsamea* is a late successional species and several studies have suggested replacement of *Picea mariana* by *Abies balsamea* (Bergeron and Dubuc 1989; De Grandpré et al. 2000; Gauthier et al. 2000). Consequently, we predict that replacement processes in gaps should favour *Abies* in *Abies balsamea*-*Picea mariana* dominated stands and in *Abies* dominated stands. Moreover, due to its ability to regenerate by layering (Burns and Honkala 1990), *Picea mariana* should be able to maintain itself in *Picea* stands with low productivity.

However, for other species, a partitioning by gap size might favour the establishment of shade intolerant species in very large gaps.

#### 1.4 Study area

The study was conducted in Québec's North Shore region, which is part of the humid boreal forest (49°30' - 50°00' N; 67°30' - 69°00' O), more specifically at Lake Dionne, 50 km north of Baie-Comeau, and at Rivière Pentecôte, 110 km east of Baie-Comeau (Fig. 1). The topography is characterized by moderate slope and the maximum altitude is 500 m. The climate is cold and maritime and the average annual temperature fluctuates between -2.5°C and 0.0°C. Mean annual precipitation is between 1100 and 1300 mm of which 35% is in the form of snow (Robitaille and Saucier 1998). Rocky outcrops represent close to 40 % of the area and are present on the summits, close to bodies of water and on steep slopes. Undifferentiated glacial till deposits constitute the majority of the remaining surficial deposits and are found on gentle slopes and in depressions (Robitaille and Saucier 1998).

This area corresponds to Rowe's (1972) Chibougamau-Natashquan region and is part of the eastern boreal forest. The southern part of the study area is located in the bioclimatic domain of *Abies balsamea*-*Betula papyrifera* while the northern part is in the *Picea mariana*-moss bioclimatic domain (Robitaille and Saucier 1998). The dominant species found in the region are *Abies balsamea*, *Picea mariana*, white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.), paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) (Rowe 1972).

Changes in species composition following fire were described by De Grandpré et al. (2000) for the region. Two major post-fire successional trends were revealed by that study. Young post-fire stands were generally dominated by either *Picea mariana*, by intolerant boreal species such as paper birch and trembling aspen or by a mixed cover. With time elapsed since fire, stands dominated by *Picea mariana* evolved towards either a dominance of *Picea mariana* or *Abies balsamea* or a mixture of both (De Grandpré et al. 2000). Whereas *Abies balsamea* seemed to be the replacing species in shade intolerant deciduous or mixed stands. In both cases, the size structure of stands became more irregular with time elapsed since fire which resulted in a multi-layered forest (De Grandpré et al. 2000).

Fire history has not been precisely reconstructed over the whole area, except for some recent major fires. However, according to De Grandpré et al. (2000) our study area did not burn for at least 225 years. Moreover a very long fire cycle has been estimated for the area (Gauthier et al. 2001) and a study in southeastern Labrador, a region neighbouring the North Shore region of Québec, reveals a fire rotation of approximately 500 years (Foster 1983).

A severe spruce budworm outbreak began in the 1970's and affected an area of over 9 million ha (Blais 1983a, 1983b) in the North shore region. A lighter and restricted outbreak occurred during the 1940's but for the past 130 years, no other spruce budworm attack was recorded in the area (Blais 1983a, 1983b). Another defoliator known to be affecting stands is the eastern hemlock looper, which caused severe damage to *Abies balsamea* on the North Shore at the end of the 1920's and during the 1970's (Benoît and Desaulniers 1972; Watson 1934). Another outbreak of hemlock looper took place during 1999 and 2000. A very large windthrow affecting an area of 65 km by 3 to 4 km was also recorded for 1964 (Anonymous 1964) just west of our study area.

## **1.5 Methods**

### **1.5.1 Sampling**

We selected old stands presenting an irregular size structure by aerial photographs. Since this study aims to identify small-scale gaps to assess gap dynamics, very large gaps caused by windthrow or insect defoliation were avoided. A total of 18 stands were sampled and 7 stands were located in Lake Dionne region while the others were in Rivière Pentecôte region.

Three stand compositions were investigated: 1) 4 *Abies balsamea* stands, 2) 9 *Abies balsamea-Picea mariana* stands, and 3) 5 *Picea mariana* stands. These stand types were defined according to the MRN (1995) classification of canopy composition. This classification is based on the percentage of the basal area occupied by each tree species. Only living trees are considered. Therefore we consider a *Picea mariana* dominated stand to be a stand in which *Picea* individuals occupy 75% or more of the total basal area (see Appendix A for classification of each sampled stands). An *Abies balsamea* stand is a stand with over 75%

of the total basal area occupied by *Abies*. While an *Abies balsamea*-*Picea mariana* dominated stand is a stand in which *Abies* occupy 50 to 74% of the basal area and where *Picea* is the second most important species.

Line intersect sampling, which is commonly used to measure gap fraction and size of gaps (Battles et al. 1996; Runkle 1982), was applied using 200 m long transects per stands. To obtain the proportion of stands under expanded gap, we divided the total distance of the transect in expanded gap by the length of the whole transect. All gaps encountered along the transect were recorded and 5 gaps in each transects, for a total of 90 gaps, were randomly chosen to evaluate gap area. To determine the size of the gap, the length of the longest axis passing through the opening and the length of many secondary axes at a 90-degree angle from the main axis was measured. The surface of the resulting polygons can therefore be added to obtain gap area.

In our study, two types of gaps are considered: canopy gaps and expanded gaps. A canopy gap is defined as the land surface directly under the canopy opening and the expanded gap consists of the area of the canopy gap plus the area that extends to the trunks of the trees surrounding the gap (Runkle 1982). Other criteria defining a gap were that the opening had to result from the mortality of at least one tree and the regeneration inside the gap had to be lower than 2/3 of the height of the surrounding dominant trees.

In each gap, mortality and recruitment were evaluated. We noted the species, dbh (diameter at breast height) and mode of mortality (uprooted, snapped or standing dead) of gap makers and attributed a decay class to each of them (Table 1.1). A gap maker is defined as a tree with a dbh over 9 cm whose mortality contributed to the opening of the canopy. The orientation of fallen trees was also measured in cases where gap makers were logs. To establish the patterns of replacement of gap makers by gap fillers (individuals growing in a gap) we collected data on the regeneration in each of the 90 gaps. Therefore, species and height (in classes 1: 1.3-2 m, 2: 2-3 m, 3: 3-4 m, 4: 4-5 m, 5: 5-10 m, 6: 10-15 m) were recorded for all saplings growing inside the gap with a dbh over 1 cm.

To estimate gap age we used the decay scale of gap makers in addition to cored stems of saplings growing in gaps. However, cored stems of released trees did not show a clear

increase in radial increment. Discs taken on dead trees and living saplings growing in the gaps would have been a better way to assess the age of gaps.

### **1.5.2 Data analysis**

To compare the characteristics of gaps between the three stand types, analysis of variance using Proc GLM (SAS Institute Inc. 1990) was performed on the proportion of stands in expanded gap and the number of gaps intercepted per 200 m long transects. A mixed linear model (Proc Mixed) was used to compare the size of 1) canopy gaps, 2) expanded gaps and 3) ratio of expanded gap to canopy gap, between stand types (fixed effect) and a nested random effect of transect within stand types.

We used the non-parametric Kolmogorov-Smirnov two-sample test to compare the distribution of the number of gap makers per gap among the three stand types (Sokal and Rohlf 1995). This test detects differences in dispersion and skewness of the distributions.

We tested with a one-way contingency table the hypothesis of a homogeneous distribution of the frequency of mortality between dead standing trees, snapped and uprooted trees using a chi-square test. Two-way contingency tables were built to test if gap makers' mode of mortality differed among stand types and among tree species, also using a chi-square test.

Uprooted logs were divided into two groups according to the direction they fell on the ground. One group consisted of trees that had fallen in the direction of the prevailing winds (north-west) and the other group of the remaining trees. Again a chi-square test was used to assess whether the orientation of the fallen logs was related to the prevailing wind direction. Snapped trees were not considered in this analysis since it was impossible to be sure that the tree was alive when snapped. The direction of fallen trees was tested among stem diameter, tree species and among stand types.

To determine if there was a change in species composition within gaps, we looked at the transitions from gap maker species to gap fillers within each gaps. Markovian transition matrices were calculated using gaps as entities to obtain replacement probabilities for each of the tree species. These probabilities are based solely on the current composition and do not

take into account subsequent tree mortality. The transition probabilities were calculated using the proportion of gap fillers by species to the proportion of gap makers by species in each of the 90 gaps. To take into consideration that the tallest individuals in a gap have a higher probability to fill the gap than smaller ones, each gap filler was weighted according to its height. (0.2 for 1.3-2 m, 0.4 for 2-3 m, 0.6 for 3-4 m, 0.8 4-5 m, and 1.0 for >5m ). In gaps where no saplings over 1 cm of dbh were encountered, seedlings species were used instead of the gap fillers species. The replacement probabilities were calculated for each of the three stand types and for different size classes of expanded gaps.

## 1.6 Results

### 1.6.1 Gap characteristics

The average portion of stands under expanded gap reaches 54% in all three-stand types and an average of 11 gaps were intercepted per 200 m long transect (Table 1.2). The analysis of variance showed no significant difference in these two parameters among the three different stand types ( $F = 1.00$ , d.f. = 2,  $p = 0.3895$  and  $F = 3.34$ , d.f. = 2,  $p = 0.0633$  respectively). However, a greater difference between the minimum and maximum gap fraction for a given stand type increases with the presence of *Abies* in that stand (Table 1.2).

The size of canopy gaps was highly variable (see Appendix A for details). The smallest canopy gap was 0.5 m<sup>2</sup> while the largest was 435.2 m<sup>2</sup> (Table 1.3). However, because of the great variation, no significant differences were found in canopy gap sizes among stand types ( $F = 2.32$ , d.f. = 2 for stand types and d.f. = 15 for random effects of transect within stand type,  $p = 0.133$ ). The average size of canopy gap for all stand types is 55.5 m<sup>2</sup> (Table 1.3). Figure 1.2 shows the size distribution of canopy gap and we can see a high proportion (60%) of gaps from *Abies balsamea* stands in the smallest size class (0-25 m<sup>2</sup>). Overall the distribution of canopy gaps follows a negative exponential form and 87% of all canopy gaps cover less than 100 m<sup>2</sup> (Fig. 1.2).

The minimum size for an expanded gap was 12.3 m<sup>2</sup> and the maximum size was 521.8 m<sup>2</sup> (Table 1.3). As with canopy gaps, expanded gap size did not differ among the different stand types ( $F = 1.24$ , d.f. = 2 for stand types and d.f. = 15 for random effects of

transect within stand type,  $p = 0.3138$ ). The mean size of expanded gaps for the three stand types is  $90.8 \text{ m}^2$  (Table 1.3). The size distribution of all gaps resembles a normal distribution, with a high proportion of expanded gaps larger than  $200 \text{ m}^2$  in *Picea mariana* stands but with 71% of all gaps less than  $100 \text{ m}^2$  (Fig. 1.2).

When we examined the relationship between the size of canopy gaps and expanded gaps, we found that the ratio of expanded gap size to canopy gap size was significantly different between the three stand types ( $F = 6.21$ , d.f. = 2 for stand types and d.f. = 15 for random effects of transect within stand type,  $p = 0.01$ ). Indeed, in *Abies balsamea* stands, expanded gap size was 5.6 times larger than canopy gap size (Table 1.3). In *Abies-Picea* stands it was 2.4 times larger while in *Picea mariana* stands, expanded gaps were 1.7 times larger than canopy gaps (Table 1.3).

### 1.6.2 Mortality

There were no significant differences in the number of gap makers per gap among the three stand types (Kolmogorov-Smirnov tests,  $p > 0.05$ ). Although a majority of gaps (94% for the three stands combined) resulted from the mortality of less than 10 gap makers only 13% of gaps were due to single-tree mortality (Fig. 1.3). However, 74% of all gaps were created by 4 gap makers or less and a maximum of 23 gap makers was recorded for one gap (Fig. 1.3).

Overall, gap makers were evenly distributed in young to old decay classes for *Abies* dominated stands and *Abies-Picea* dominated stands (Table 1.4). However, in *Picea mariana* dominated stands, over 40% of gap makers were in young decay classes (Table 1.4)

We found a significant difference in the mode of mortality of gap makers ( $\chi^2 = 17.5966$ , d.f. = 2,  $p = 0.0002$ ). Indeed of the 352 gap makers, 37% of them were snapped, 40% died standing and 23% were uprooted (Table 1.5). This pattern is similar in each of the stand types even though there seems to be a high proportion (52%) of trees that died standing in *Picea mariana* stands (Table 1.5). In one specific site, almost all gap makers were found standing dead. An unidentified pathogen is most likely responsible for this and the fact that a high proportion of gap makers in young decay classes were also found.

The orientation of fallen logs, which consisted of 81 uprooted trees, appeared to be related to the direction of prevailing winds ( $\chi^2 = 7.2$ , d.f. = 1,  $p = 0.0073$ ) since 65% of trees fell in that direction. The differences were again similar when we compared the orientation by stem diameter, tree species or stand type.

### 1.6.3 Gap makers-gap fillers comparisons

Transition probabilities calculated for stand types showed that in *Abies balsamea* dominated stands, gap makers of *Abies balsamea*, *Betula papyrifera*, *Picea glauca* and *Picea mariana* were replaced by *Abies* with probabilities varying from 0.71 to 0.79 (Table 1.6). The same self-replacement pattern is observed in *Picea mariana* dominated stands where all species were replaced primarily by *Picea mariana* with replacement probabilities of 0.74, 0.71 and 0.79 respectively for *Abies balsamea*, *Betula papyrifera* and *Picea mariana* gap makers (Table 1.6). However, in mixed stands, *Abies balsamea* tends to be replaced by *Picea mariana* with a probability of 0.72 while *Betula papyrifera*, *Picea glauca* and *Picea mariana* are replaced by *Abies balsamea* with probabilities of 0.51, 0.62 and 0.53 respectively. It thus appears that reciprocal replacement may occur in these stands (Table 1.6).

Patterns of reciprocal replacement of the two most frequent species, *Abies balsamea* and *Picea mariana*, are noticeable again when we examine the transition probabilities calculated for size classes of expanded gaps (Table 1.7). With the exception of *Picea mariana* in very large gaps, which shows an equal probability of being replaced by *Abies* or *Picea*, reciprocal replacement is observed in all other situations (Table 1.7). In small gaps, gap makers of *Betula papyrifera* and of unknown species are more likely to be replaced by *Abies* (Table 1.5). The same goes for *Betula papyrifera* in large gaps (Table 1.7). However, in medium-size gaps, *Betula papyrifera* and unknown species have a better chance to be replaced by *Picea mariana* (Table 1.7). In very large gaps, *Betula papyrifera*, *Picea glauca* and unknown species have a slightly higher probability of being succeeded by *Picea mariana* than by *Abies* (Table 1.7).



## 1.7 Discussion

### 1.7.1 Gap characteristics

In some old conifer forests of the North Shore, the high proportion of stands in expanded gaps (54% for all three types of stands, table 1.2) is comparable to the proportion found in some studies in coniferous forests (Bartemucci et al., 2002; Kneeshaw and Bergeron 1998; Lertzman and Krebs 1991) but it is greater than what is found for temperate forests (Runkle 1982). According to Battles et al. (1996), the proportion of stands in gaps is a measure that reflects the extent of canopy disturbance. Our high gap fraction may be a consequence of longer filling times by regeneration (McCarthy 2001) and of the importance of secondary disturbances on forest dynamics. In tropical and temperate forests, because of the longer growing season, the proportion of stands in gaps is generally lower (McCarthy 2001). Gap forming processes are therefore important in our stands and high gap fraction is attributable to numerous factors. First, at high latitudes the shorter growing season causes longer filling times by the regeneration (Bartemucci et al., 2002). Second, there is little filling of the edges of gaps by surrounding canopy due to the restricted ability of conifers to grow branches into openings compared to deciduous species (Kuuluvainen 1994). Moreover, conifer stands show very open canopies due to interstitial space between trees caused by the narrow conical crowns. The greater variability in gap fraction observed between stands where *Abies balsamea* is present may be explained by the higher susceptibility of that species to disturbance agents, as compared to *Picea mariana*.

Numerous factors such as gap makers crown dimension, number of gap makers, mode of mortality of gap makers and gap age can determine gap size. Gap size was highly variable among transects therefore we did not obtain significant differences between the three stand types for canopy gap area and expanded gap area. However the ratio of expanded gap area to canopy gap area reflects the difference in crown dimension of tree species. *Picea mariana* has a fairly narrow, conical crown compared to *Abies balsamea*, *Picea glauca* or *Betula papyrifera*. This explains why we obtained a smaller ratio for *Picea* stands. In *Abies* stands, most gap makers are *Abies* and thus the difference between expanded gap area and canopy gap area is accentuated since the latter is delimited by the projection of the tree crown to the ground and the former by the distance to the trunk. The same interpretation applies to

*Abies-Picea* stands where more than half of the gap makers are large-crowned *Abies* and *Betula* (see Table 1.6).

Overall, in old conifer stands, the majority of gaps were smaller than 100m<sup>2</sup> for both canopy (87%) and expanded gaps (71%), which is consistent with findings in other studies (Bartemucci et al. 2002; Liu and Hytteborn 1991; Lertzman and Krebs 1991). Gaps are therefore small but frequent since gap fraction is important.

### 1.7.2 Mortality

As we mentioned before, gap size is dependent on the number of dead trees generating the gap (Kuuluvainen 1994). Since gaps are small, it is logical to find that a small number (1 to 4, Fig. 1.3) of gap makers created the majority of gaps. The maximum number of gap makers found by Lertzman and Krebs (1991) was 16 and Liu and Hytteborn (1991) established that the number of gap makers rarely exceeded 10 individuals per gap. As in Lertzman and Krebs' study (1991), gaps seem to result from successive events of tree mortality separated in time so that increases in light are gradual. Very few gaps resulted from the simultaneous death of all gap makers as most gaps had gap makers of many different decay classes. This is corroborated by the fact that we did not observe clear increases in radial increment of cored stems of living trees in gaps.

The most common mode of death of gap makers in all stand types was standing dead, followed by snapped stems. The small gap areas we obtained are consistent with a mortality of standing trees, which creates smaller openings in the canopy. A portion of the snapped trees was probably standing dead at some time due to insect attack and subsequently snapped. A small proportion of the trees was uprooted therefore creating some disturbance of the forest floor (Schaetzl 1989). An important proportion of these uprooted trees had been blown down by wind as many of them fell in the same direction as prevailing winds of the region. The release of resources differs according to the cause of mortality of trees (Krasny and Whitmore 1992), gaps with remaining standing dead trees probably transmit less sunlight than the ones with uprooted or snapped stems.

### 1.7.3 Gap makers-gap fillers comparisons

Transition probabilities calculated by stand type suggests self-replacement trends for the two dominant species of the region at the stand scale. This means that *Abies balsamea* is the most frequent successor in *Abies* stands and *Picea mariana* is the most likely replacement species in *Picea* stands regardless of the species of gap maker. Therefore, we would expect that the species composition of stands would be maintained in time in monospecific stands. However, when we examine replacement probabilities in the mixed *Abies balsamea*-*Picea mariana* stands, there seems to be a reciprocal replacement of *Abies* gap makers by *Picea mariana* gap fillers and vice versa. *Abies*, however, does show a slightly higher success of replacement when the mortality is due to other species.

Many studies on species coexistence mention a species partitioning by gap size such that large gaps would favour intolerant tree species (Brokaw and Scheiner 1989; Denslow 1987; Runkle 1982; Whitmore 1989). It does not seem to be the case in our gap size range since when we look at transition probabilities by gap size, *Betula papyrifera* does not succeed better in larger gaps. Because of the low sun angle at our latitude and high openness of the canopy, light is probably not a limiting factor for tree recruitment. Bartemucci et al. (2002) found similar light levels for gap and non-gap areas in boreal forest. Hubbell et al. (1999) also found that species richness in tropical forests did not differ in gap and non-gap areas. In our study, canopy openings appear to release little above ground resources. Thus, other factors might be limiting such as proper germination beds. The main mode of mortality (standing dead) does not promote good germination conditions which could be unfavourable to *Betula* but also *Picea glauca* since it is a species vulnerable to drought (Galipeau et al. 1997).

Irrespective of stand type, reciprocal replacement is again very noticeable for all gap sizes, which is inconsistent with other studies on replacement trends in gaps. Indeed, Busing (1996) found a strong replacement of all tree species by *Abies fraseri*, while Lertzman (1992) established a preferential replacement leading to the dominance of one species *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes. Kneeshaw and Bergeron (1998) showed that *Abies balsamea* was the most frequent successor but its potential to succeed diminished with gap size thus maintaining shade intolerant species in patches affected by spruce budworm.

Fox (1977) justifies the alternation of species in gaps by a reciprocal replacement of *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis*. However, Runkle's (1981) study on the same region did not reveal the same patterns of reciprocal replacement. There was rather a self-replacement of species where the gap maker species influences the species composition of successors. According to Runkle (1981), reciprocal replacement would be more likely to occur in species-poor stands.

Our case study indicates that even though minor fluctuations in species might occur, the species composition of stands should be maintained over time within gap phase processes whether it is by self or reciprocal replacement. However, we did not take into account stand age when computing replacement probabilities. Frelich and Reich (1995) mention that transition probabilities vary with stand age, therefore different stand ages might have different outcomes.

Openings in the canopy exist in a continuum of sizes but McCarthy's (2001) review on gap dynamics in boreal forest stresses the difference between two types of processes in forests dynamics: gap dynamics and patch dynamics. Patch dynamics generally affect an entire stand or a large portion of it, creating canopy openings over 200 m<sup>2</sup>. Therefore, mortality occurs for a large number of trees in a catastrophic way such as found after very large windthrows or severe insect outbreaks. Patch dynamics operating at a coarse-scale undoubtedly exist in the region since a history of spruce budworm (Blais 1984a; 1984b) and hemlock looper (Benoît and Desaulniers 1972; Watson 1934) outbreaks in addition to very large windthrow events (Anonymous 1964) were recorded for the area. Finer scale disturbances therefore break up the more uniform patches into a mosaic of openings (Spies and Franklin 1989). We concentrated on this finer-scale dynamics and the sampling design using 200 m long transects focuses on smaller gaps.

Therefore, we also should bear in mind that disturbance dynamics comprise gap and patch dynamics operating at the same time. Frelich (2002) emphasize the importance of understanding the scale-dependant nature of succession. He also points out that the best possible way to assess succession is probably by multi-scale and multi-temporal analysis. The processes inherent to patch dynamics might have different consequences on tree species recruitment and succession and it is yet to be explored for the eastern boreal forest.

## **1.8 Conclusion**

A small-scale disturbance regime proved to be quite common in this area of the boreal forest. Gap dynamics certainly have a great influence on forests dynamics since high proportions of the forest is in the form of gaps. Gap formation is probably the source of the structural heterogeneity found in old stands and the structural components (snags, coarse woody debris, etc.) have been shown to provide wildlife habitat (Runkle 1991). Perhaps traditional even-aged management practices (such as clearcutting) should be re-examined if our goal is to emulate gap dynamics to maintain old-growth attributes of these stands.

## **1.9 Acknowledgements**

This project was funded by the Network Centre of Excellence in Sustainable Forest Management. We want to thank Scierie Norbois and acknowledge the work of Catherine Boudreault, Dominic Cyr and Jean-Michel Hertsens in the field and Martin Simard for the dendrochronological analysis. We also thank Daniel Kneeshaw for reviewing and commenting this manuscript.

## 1.10 References

Anonymous. 1964. Carte montrant le chablis du 18 juillet 1964 sur les concessions forestières de la Quebec North Shore Paper Company, Baie-Comeau, Québec.

Bartemucci, P., Coates, K.D., Harper, K.A., and Wright, E.F. 2002. Gap disturbances in northern old-growth forests of British Columbia, Canada. *J. Veg. Sci.* **13**: 685-696.

Battles, J.J., Dushoff, J.G., and Fahey, T.J. 1996. Line intersect sampling of forest canopy gaps. *Forest Science* **42**: 131-138.

Battles, J.J., Fahey, T.J., and Harney, E.M.B. 1995. Spatial patterning in the canopy gap regime of a subalpine *Abies-Picea* forest in the northeastern United States. *J. Veg. Sci.* **6**: 807-814.

Benoît, P. and Desaulniers, R. 1972. Épidémie passées et présentes de l'arpenteuse de la pruche au Québec. *Revue bimestrielle de recherche* **2**: 11-12.

Bergeron, Y. and Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* **79**: 51-63.

Blais, J.R. 1983a. Les forêts de la Côte-Nord sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse? *For. Chron.* **59**: 17-20.

Blais, J.R. 1983b. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* **13**: 539-547.

Brokaw, N.V.L. and Scheiner, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* **70**: 538-541.

Boucher, D., De Grandpré, L., and Gauthier, S. (pending revision). Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *For. Chron.*

Burns, R.M. and Honkala, B.H. 1990. *Silvics of North America*. Vol. 1. Conifers. Vol. 2. Hardwoods. Agriculture Handbook 654. USDA, Forest Service., Washington, DC.

Busing, R.T. 1996. Estimation of tree replacement patterns in an Appalachian *Picea-Abies* forest. *J. Veg. Sci.* **7**: 685-694.

De Grandpré, L., Morissette, J., and Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *J. Veg. Sci.* **11**: 791-800.

Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 431-451.

- Foster, D.R. 1983. The history and patterns of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. *Can. J. Bot.* **61**: 2459-2471.
- Fox, J.F. 1977. Alternation and coexistence of tree species. *Am. Nat.* **111**: 69-89.
- Frelich, L.E. 2002. *Forest Dynamics and Disturbance Regimes. Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests*. Cambridge University Press, New York.
- Frelich, L.E. and Reich, P.B. 1995. Spatial pattern and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecol. Monogr.* **65**: 325-346.
- Galipeau, C., Kneeshaw, D., and Bergeron, Y. 1997. White spruce and balsam fire colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire. *Can. J. For. Res.* **27**: 139-147.
- Gauthier, S., De Grandpré, L., and Bergeron, Y. 2000. Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *J. Veg. Sci.* **11**: 781-790.
- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y., and Drapeau, P. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Naturaliste Can.* **125**: 10-17.
- Harper, K.A., Bergeron Y., Gauthier, S., and Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: a landscape-scale study. *Silva Fennica* **31**: 249-263.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *In: Forest succession. Concepts and application. Editors: West, D. C., Shugart, H. H., and Botkin, D. B.* Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J., and Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* **283**: 554-557.
- Johnson, E.A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kneeshaw, D. 2001. Are non-fire gap disturbances important to boreal forest dynamics? *Recent Res. Devel. Ecol.* **1**: 43-58.
- Kneeshaw, D.D. and Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* **79**: 783-794.
- Krasny, M.E. and Whitmore, M.C. 1992. Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forests. *Can. J. For. Res.* **22**: 139-143.
- 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.
- Lertzman, K.P. 1992. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest. *Ecology* **73**: 657-669.
- Lertzman, K.P. and Krebs, C.J. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. *Can. J. For. Res.* **21**: 1730-1741.
- Lieffers, V.J., Messier, C., Stadt, K.J., Gendron, F., and Comeau, P.G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* **29**: 796-811.
- Liu, Q. and Hytteborn, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* **2**: 391-402.
- MacLean, D.A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks : a review and discussion. *For. Chron.* **56**: 213-221.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environ. Rev.* **9**: 1-59.
- MRN 1995. Norme de stratification écoforestière: troisième programme de connaissance de la ressource forestière. Gouvernement du Québec. Direction de la gestion des stocks forestiers, Service des inventaires forestiers. Ministère des Ressources naturelles du Québec., Québec.
- Oliver, C.D. and Larson, B.C. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, Montreal.
- Robitaille, A. and Saucier, J.P. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Les publications du Québec, Québec.
- Rowe, J.S. 1972. *Les régions forestières du Canada*. Environnement Canada, Ottawa.
- 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. 1991. Gap dynamics of old-growth eastern forests: management implications. *Nat. Areas J.* **11**: 19-25.
- Runkle, J.R. and Yetter, T.C. 1987. Treefalls revisited : gap dynamics in the southern Appalachians (USA). *Ecology* **68**: 417-424.
- SAS Institute Inc. 1990. *SAS/STAT User's guide*, version 6, 4th ed. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.



Schaetzl, R.J., Johnson, D.L., Burns, S.F., and Small, T.W. 1989. Tree uprooting : review of terminology, process, and environmental implications. *Can. J. For. Res.* **19**: 1-11.

Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman, New York.

Spies, T.A. and Franklin, J.F. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* **70**: 543-545.

Watson, E.B. 1934. An account of the eastern hemlock looper, *Ellopiia fiscellaria* Gn., on balsam fir. *Scientific Agriculture* **14**: 669-678.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**: 536-538.

**Table 1.1** Decay classes for gap makers.

Decay class	Large branches	Fine branches	Foliage	Bark	Wood decomposition
Very young	Present	Present	Present, green	Intact	None
Young	Present	Present	Present, red or brown	Intact	None
Medium	Present	Occasional	Absent	Sloughing	Little
Medium-old	Present	Absent	Absent	Mostly sloughed off	Moderate
Old	Occasional to absent	Absent	Absent	Mostly absent	Advanced

**Table 1.2** Expanded gap fraction and mean number of gaps intercepted by 18 200 m long transect for different stand types in the northeastern boreal forest of Québec. (n = 18 transects)

Stand type	Gap fraction (%)			Nb of gaps / transect
	Min.	Max.	Average	
<i>Abies balsamea</i>	30	74	47	10
<i>Abies balsamea- Picea mariana</i>	40	82	53	10
<i>Picea mariana</i>	54	74	60	13
Average			54	11

**Table 1.3** Canopy gap and expanded gap size characteristics for different stand types in the northeastern boreal forest of Québec. (n = 90 gaps)

Stand type	Canopy gap area (m <sup>2</sup> )			Expanded gap area (m <sup>2</sup> )			Ratio of eg/cg <sup>1</sup>
	Min.	Max.	Average	Min.	Max.	Average	
<i>Abies balsamea</i>	0.5	230.3	39.5	12.3	294.8	75.2	5.6 <sup>c</sup>
<i>Abies balsamea-Picea mariana</i>	2.3	435.2	54.0	20.1	521.8	89.5	2.4 <sup>b</sup>
<i>Picea mariana</i>	3.6	222.6	71.0	12.4	278.0	105.7	1.7 <sup>a</sup>
Total			55.5			90.8	2.9

Note: Values with different letters indicates significant differences at level  $\alpha = 0.05$ .

Min. = minimum. Max. = maximum.

\* Mean ratio of the expanded gap area to the canopy gap area by stand type.

**Table 1.4** Proportion of gap makers by decay class for different stand types in the northeastern boreal forest of Québec. (n = 352 gap makers)

Stand type	Decay class				
	Very young	Young	Medium	Medium-old	Old
<i>Abies balsamea</i>	3.5%	24.4%	15.1%	26.7%	29.1%
<i>Abies balsamea-Picea mariana</i>	1.2%	12.2%	20.9%	33.7%	31.4%
<i>Picea mariana</i>	2.1%	41.2%	27.8%	12.4%	16.5%

**Table 1.5** Mode of mortality of gap maker by species and stand types in the northeastern boreal forest of Québec.

Species	Snapped	Standing dead	Uprooted	Total
<i>Abies balsamea</i>	57 (36%)	66 (42%)	34 (22%)	157
<i>Betula papyrifera</i>	3 (19%)	7 (44%)	6 (38%)	16
<i>Picea glauca</i>	2 (100%)	0	0	2
<i>Picea mariana</i>	65 (37%)	69 (40%)	40 (23%)	174
Undetermined	2 (67%)	0	1 (33%)	3
Total	129 (37%)	142 (40%)	81 (23%)	352

Stand types	Snapped	Standing dead	Uprooted	Total
<i>Abies balsamea</i>	30 (35%)	32 (37%)	24 (28%)	86
<i>Abies balsamea-Picea mariana</i>	66 (39%)	60 (36%)	43 (25%)	169
<i>Picea mariana</i>	33 (34%)	50 (52%)	14 (14%)	97
Total	129 (37%)	142 (40%)	81 (23%)	352

Note: Percentage in parentheses is the proportion of trees of a given mode of mortality for one species.

**Table 1.6** Transition probabilities from gap maker species to gap filler species by stand types in the northeastern boreal forest of Québec.

*Abies balsamea* dominated stands (n = 20 gaps)

Gap fillers	Gap makers				
	<i>Abies balsamea</i> (74%)	<i>Betula papyrifera</i> (5%)	<i>Picea glauca</i> (2%)	<i>Picea mariana</i> (17%)	Unknown* (1%)
<i>Abies balsamea</i>	0.79	0.73	0.73	0.71	0.73
<i>Betula papyrifera</i>	0.09	0.16	0.18	0.09	0.18
<i>Picea glauca</i>	0.03	0.02	0.01	0.07	0.01
<i>Picea mariana</i>	0.09	0.09	0.08	0.13	0.08

*Abies balsamea-Picea mariana* dominated stands (n = 45)

Gap fillers	Gap makers			
	<i>Abies balsamea</i> (53%)	<i>Betula papyrifera</i> (6%)	<i>Picea mariana</i> (40%)	Unknown* (1%)
<i>Abies balsamea</i>	0.28	0.51	0.63	0.53
<i>Betula papyrifera</i>	< 0.01	0.05	0.08	0.05
<i>Picea glauca</i>	< 0.01	< 0.01	0.01	0.01
<i>Picea mariana</i>	0.72	0.43	0.28	0.41

*Picea mariana* dominated stands (n = 25)

Gap fillers	Gap makers		
	<i>Abies balsamea</i> (3%)	<i>Betula papyrifera</i> (2%)	<i>Picea mariana</i> (95%)
<i>Abies balsamea</i>	0.25	0.28	0.20
<i>Betula papyrifera</i>	< 0.01	0.02	0.01
<i>Picea mariana</i>	0.74	0.71	0.79

Note: Percentages in parentheses is the proportion of the gap maker species by stand type  
 \*Unknown species are gap makers whose species could not be determined due to advanced decay.

**Table 1.7** Transition probabilities from gap maker species to gap filler species by expanded gap size in the northeastern boreal forest of Québec.Small gaps: 0-50 m<sup>2</sup> (n = 23 gaps)

Gap fillers	Gap makers			
	<i>Abies balsamea</i> (60%)	<i>Betula papyrifera</i> (2%)	<i>Picea mariana</i> (37%)	Unknown* (2%)
<i>Abies balsamea</i>	0.27	0.64	0.66	0.61
<i>Betula papyrifera</i>	0.03	0.04	0.11	0.08
<i>Picea glauca</i>	< 0.01	< 0.01	0.01	< 0.01
<i>Picea mariana</i>	0.71	0.32	0.22	0.30

Medium gaps: 50-75 m<sup>2</sup> (n = 21 gaps)

Gap fillers	Gap makers			
	<i>Abies balsamea</i> (44%)	<i>Betula papyrifera</i> (2%)	<i>Picea mariana</i> (52%)	Unknown* (2%)
<i>Abies balsamea</i>	0.15	0.43	0.59	0.41
<i>Betula papyrifera</i>	< 0.01	0.04	0.07	0.04
<i>Picea glauca</i>	< 0.01	0.01	0.01	0.01
<i>Picea mariana</i>	0.85	0.52	0.33	0.55

Large gaps: 75-100 m<sup>2</sup> (n = 20 gaps)

Gap fillers	Gap makers		
	<i>Abies balsamea</i> (54%)	<i>Betula papyrifera</i> (4%)	<i>Picea mariana</i> (42%)
<i>Abies balsamea</i>	0.41	0.63	0.76
<i>Betula papyrifera</i>	< 0.01	0.09	0.14
<i>Picea glauca</i>	< 0.01	0.01	0.02
<i>Picea mariana</i>	0.59	0.27	0.07

Very large gaps: 100 m<sup>2</sup> and over (n = 26 gaps)

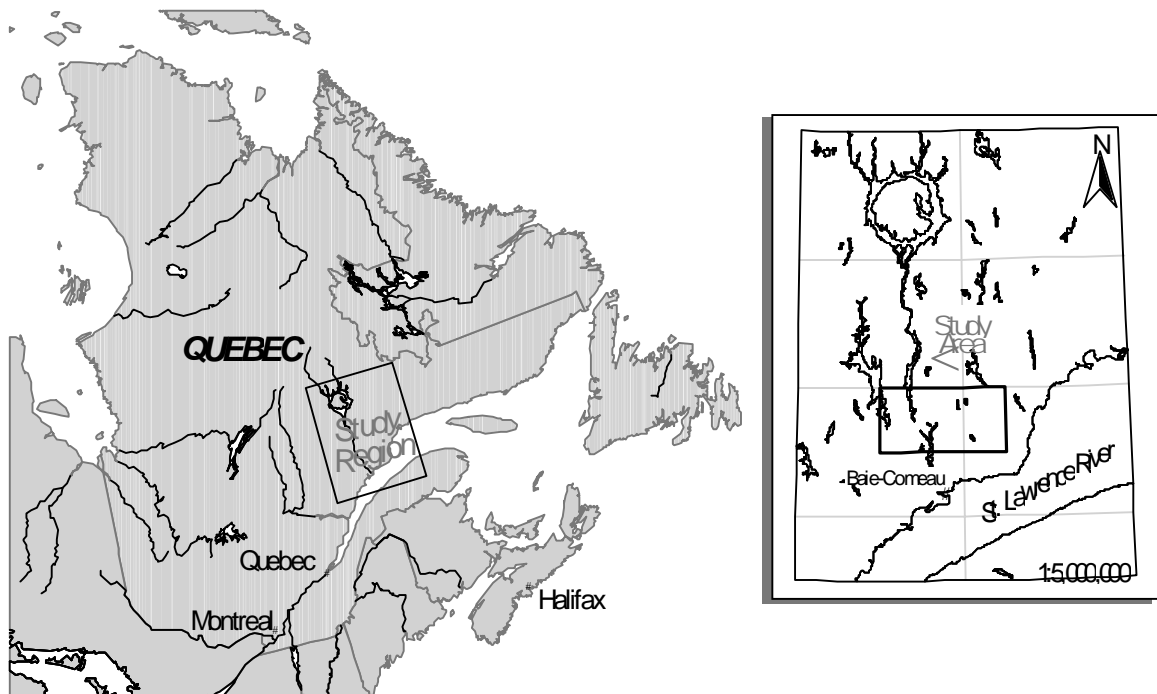
Gap fillers	Gap makers				
	<i>Abies balsamea</i> (36%)	<i>Betula papyrifera</i> (5%)	<i>Picea glauca</i> (1%)	<i>Picea mariana</i> (57%)	Unknown* (1%)
<i>Abies balsamea</i>	0.26	0.45	0.46	0.50	0.46
<i>Betula papyrifera</i>	< 0.01	0.06	0.05	0.00	0.05
<i>Picea glauca</i>	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
<i>Picea mariana</i>	0.74	0.49	0.48	0.50	0.48

Note: Percentages in parentheses is the proportion of the gap maker species by gap size

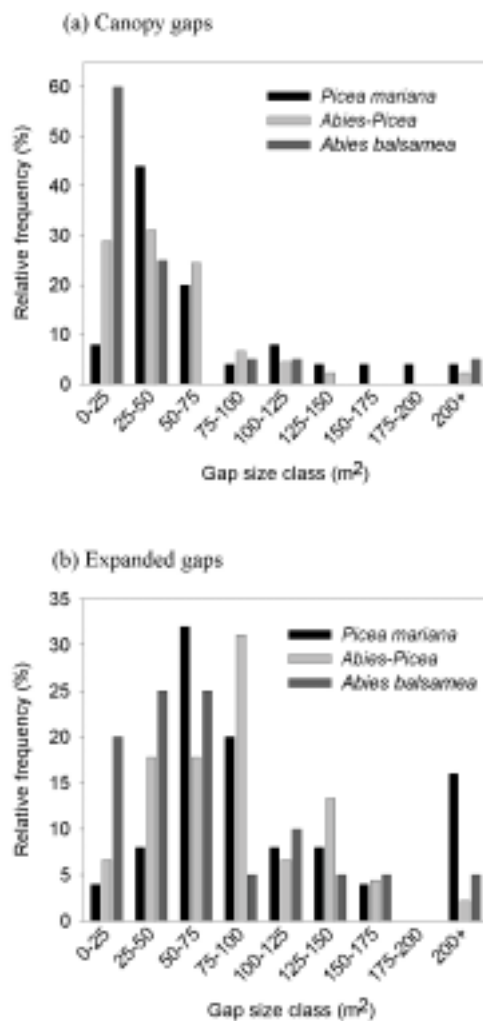
\*Unknown species are gap makers whose species could not be determined due to advanced decay.



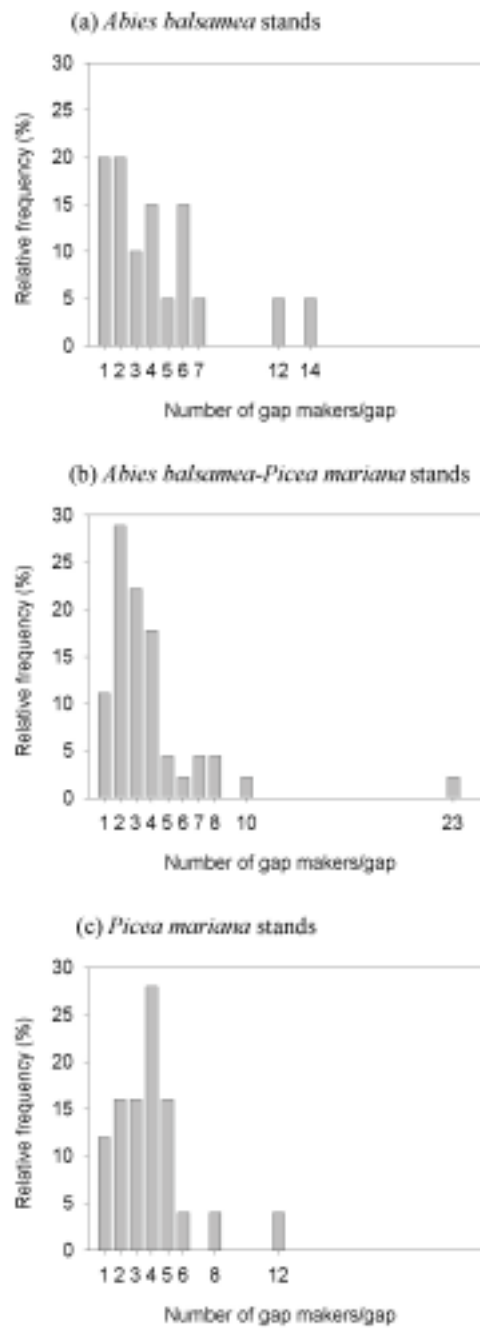
**Figure 1.1** Location of the study area in the North Shore region of Québec, Canada



**Figure 1.2** Relative frequency of gap size distribution for (a) canopy gaps and (b) expanded gaps for different stand types in the northeastern boreal forest of Québec. (n = 90 gaps)



**Figure 1.3** Relative frequency of gap makers per gap for (a) *Abies balsamea* stands, (b) *Abies balsamea*-*Picea mariana* stands and (c) *Picea mariana* stands in the northeastern boreal forest of Québec. (n = 90 gaps)



**Appendix A** Characteristics of sampled stands in the northeastern boreal forest of Québec.

Stand type	Basal area				Stem density		Snag density (nb/ha)	Snag volume (m <sup>3</sup> /ha)	Volume of logs (m <sup>3</sup> /ha)	Expanded gap fraction	Nb of gaps intercepted	Canopy gap area		Expanded gap area	
	<i>Abies balsamea</i>	<i>Betula papyrifera</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Picea mariana</i>	nb/ha	m <sup>2</sup> /ha						Min.	Max.	Min.	Max.
<i>Picea mariana</i>	1%	0%	0%	99%	3300	0.76	200	30.87	42.90	54%	10	3.63	162.10	12.42	227.00
	22%	1%	0%	76%	4875	1.67	75	19.28	61.50	62%	14	39.36	111.28	71.80	153.57
	8%	0%	0%	92%	3225	1.11	125	18.18	34.34	74%	16	31.31	140.09	48.27	209.84
	10%	0%	0%	90%	3175	1.31	175	24.35	24.30	56%	13	44.12	222.58	68.81	277.98
	12%	0%	0%	88%	2675	1.37	200	35.26	69.64	56%	11	37.39	89.85	60.15	135.08
<i>Abies balsamea-Picea mariana</i>	54%	0%	0%	46%	3725	1.26	125	56.04	64.96	44%	9	2.27	139.00	21.90	174.92
	52%	5%	6%	37%	4500	1.31	100	18.40	41.66	40%	7	9.92	70.50	30.33	125.40
	60%	0%	0%	40%	3750	1.22	275	35.25	29.16	45%	11	8.32	61.35	20.13	90.85
	63%	0%	0%	37%	4300	1.46	75	13.37	40.95	41%	9	5.88	83.22	22.49	136.30
	66%	4%	0%	29%	3375	1.40	125	24.79	42.31	46%	12	13.11	40.17	57.03	85.40
	49%	1%	18%	33%	4850	1.26	125	36.95	178.78	82%	13	4.73	38.67	32.88	62.82
	50%	4%	0%	47%	4775	0.79	25	2.66	56.94	50%	9	15.94	123.40	38.53	158.25
	69%	0%	0%	31%	5275	0.71	300	48.64	62.90	67%	11	48.45	435.19	77.23	521.79
73%	3%	0%	24%	6950	0.81	200	23.62	22.60	60%	10	29.05	94.20	54.71	133.40	
<i>Abies balsamea</i>	77%	0%	14%	9%	2975	1.27	150	15.86	28.59	46%	11	12.44	28.11	29.12	65.61
	76%	1%	12%	12%	6050	0.92	100	20.72	57.38	30%	9	0.50	17.63	12.25	47.46
	88%	6%	5%	1%	4500	0.89	175	48.36	117.38	74%	12	11.25	99.30	46.16	149.70
	79%	1%	0%	20%	5225	1.39	125	10.50	72.20	39%	7	11.78	230.30	48.51	294.84

## **CHAPITRE 2**

### **DÉTERMINATION DE PATRONS SPATIAUX DANS LA STRUCTURE EN HAUTEUR DE VIEUX PEUPELEMENTS RÉSINEUX EN FORÊT BORÉALE DE LA CÔTE-NORD, QUÉBEC.**

## 2.1 Résumé

Le climat maritime humide de la Côte-Nord fait en sorte que les perturbations autres que le feu ont un rôle important à jouer au niveau de la dynamique forestière. Lorsque ces perturbations (chablis, épidémies d'insectes) opèrent sur de petites portions du peuplement, elles génèrent une dynamique de trouées. L'objectif de cette étude est donc de décrire l'agencement spatial qui résulte de la dynamique de trouées afin de mieux comprendre un phénomène que l'on observe fréquemment en forêt boréale nord-côtière, soit l'irrégularité dans la structure en hauteur de vieux peuplements. Des peuplements résineux de différentes compositions sont comparés. Des transects de 200 m de longueur ont servi à mesurer les variations dans la hauteur des arbres. La méthode d'analyse CPMV utilisant les coordonnées principales d'une matrice de voisinage est encore peu employée et permet de détecter les patrons dans la structure spatiale et de déterminer les échelles importantes pour cette structure. Les échelles spatiales importantes pour les peuplements dominés par le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) sont l'échelle large et l'échelle fine. Par contre, dans les peuplements d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) la hauteur des arbres se structure à toutes les échelles (large, intermédiaire et fine). Les résultats obtenus viennent appuyer l'existence de perturbations qui structure le paysage forestier de façon à ce que la forêt soit constituée d'une mosaïque de petites patches à différents stades de développement suite à la perturbation.

## 2.2 Introduction

Dans la région de la Côte-Nord, le climat maritime humide fait en sorte que le feu n'est plus la principale perturbation façonnant le paysage forestier. En effet, puisque les feux sont moins fréquents, une proportion importante de vieux peuplements est observée dans la région (De Grandpré *et al.*, 2000). Au sein de ces vieux peuplements, des individus vont mourir de sénescence, de chablis occasionnés par le vent et d'épidémies d'insectes. L'ensemble de ces processus, lorsqu'ils opèrent à une échelle restreinte, va générer une dynamique de trouées telle que décrite dans le chapitre précédent.

En effet, les fortes proportions de peuplements en trouées obtenues reflètent l'importance des perturbations secondaires dans la dynamique forestière. Dans la région étudiée, les ouvertures sont majoritairement inférieures à 100 m<sup>2</sup> de sorte que les trouées sont petites mais fréquentes ce qui entraîne des variations importantes dans la taille des individus au sein d'un peuplement (Pham *et al.*, soumis).

Cette hétérogénéité spatiale engendrée par la dynamique de trouée joue un rôle déterminant pour le maintien à long terme des fonctions de l'écosystème et de la diversité biologique (McCarthy, 2001). Il s'avère donc nécessaire de décrire l'agencement spatial qui résulte de la dynamique de trouées afin de mieux comprendre un phénomène que l'on observe fréquemment en forêt boréale nord-côtière, soit l'irrégularité dans la structure en hauteur de vieux peuplements (Boucher *et al.*, sous presse; De Grandpré *et al.*, 2000).

Au Québec, une des pratiques traditionnelles pour l'aménagement de la forêt boréale est la CPRS (coupe avec protection de la régénération et des sols) qui se fait sur de grandes surfaces avec un temps de révolution relativement court. Ce type d'aménagement favorise les peuplements à structure équiennne et régulière mais altère la structure de la forêt dans le cas des vieux peuplements de la Côte-Nord.

Dans le but éventuel de développer des pratiques d'aménagement mieux adaptées au milieu, cette étude vise à décrire la structure des vieux peuplements résineux de la région, qui sont encore peu documentés. Plus spécifiquement, une méthode d'analyse encore peu employée, la méthode CPMV (coordonnées principales d'une matrice de voisinage) est

utilisée pour détecter les patrons dans la structure spatiale en hauteur des arbres ainsi que déterminer les échelles spatiales importantes pour cette structure.

La composition des peuplements pourrait influencer l'organisation spatiale des individus notamment en ce qui concerne l'échelle à laquelle les peuplements se structurent. Par exemple, dans le premier chapitre, la plus grande variabilité dans les proportions de peuplements sous forme de trouées pour les sapinières s'explique en partie par la plus grande vulnérabilité du sapin baumier aux agents perturbateurs. Ainsi, les peuplements de sapins subiraient à une plus grande fréquence et plus forte intensité l'effet des insectes défoliateurs et du vent. Le patron spatial détecté en sapinière sera alors représenté à une échelle large dû aux perturbations plus importantes.

### **2.3 Aire d'étude**

Le territoire à l'étude fait partie de la zone boréale et les sites échantillonnés sont situés dans la région de la Côte-Nord (Québec) plus spécifiquement dans les environs du Lac Dionne et de Rivière Pentecôte (49°30' - 50°00' N; 67°30' - 69°00' O). Ceci correspond à la région forestière B.1b Chibougamau-Natashquan de Rowe (1972) et aux unités de paysages régionaux 106 - Lac Dionne, 147 - Réservoir Manic-Trois et 149 - Lac Ste-Anne (Robitaille et Saucier, 1998). Le relief y est modérément accidenté et l'altitude moyenne maximale est de 500 m. Un climat froid et humide caractérise la région. La température annuelle moyenne oscille entre -2.5°C et 0.0°C et les précipitations annuelles sont de l'ordre de 1100 à 1300 mm dont environ 35% sont sous forme de neige (Robitaille et Saucier, 1998). Les types de sol retrouvés dans la région sont des podzols humo-ferriques, ferro-humiques ou des sols à gley tourbeux. Les dépôts de surface sont en majorité des substrats rocheux de nature cristalline métamorphique ou ignée et des dépôts glaciaires de till indifférencié.

Le territoire comprend les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau blanc dans la portion sud et la pessière à mousse plus au nord (Robitaille et Saucier, 1998). Les principales essences retrouvées sont l'épinette noire, le sapin baumier, l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) et le tremble (*Populus tremuloides* Michx.) (Rowe, 1972). Les associations végétales dominantes ont été décrites par De Grandpré *et al.* (2000). Les jeunes



peuplements après-feu sont généralement dominés par l'épinette noire ou par un couvert feuillu ou mixte. La composition converge vers une dominance d'épinette noire et/ou de sapin baumier avec le temps depuis le dernier feu. Les jeunes peuplements de feuillus évoluent donc vers une dominance par le sapin tandis que la composition des peuplements où l'épinette noire s'était établie change peu. L'épinette noire et le pin gris peuvent aussi être retrouvés sur les dépôts sableux (De Grandpré *et al.*, 2000).

## **2.4 Méthodes**

### **2.4.1 Échantillonnage**

Les sites échantillonnés ont été repérés à l'aide de cartes forestières et de photos aériennes. Ils se répartissent en trois types de peuplements tel que défini pour les groupements d'essences du MRN (1995), soit : (1) la pessière à épinette noire (EE), (2) la sapinière à épinette noire (SE), (3) la sapinière à sapin baumier (SS). Les peuplements choisis devaient être vieux (120 ans et plus), peu ou pas perturbés par l'homme et être accessibles par la route ou par bateau.

Pour chaque type de peuplement, un transect de 200 m de long par 2 m de large est établi. Dans la mesure du possible, les transects ont été délimités de façon à être perpendiculaires à la pente. Les transects ont été subdivisés en parcelles de 2 m par 2 m, à l'intérieur desquelles toutes les tiges d'arbres vivants ayant un diamètre à hauteur de poitrine d'un centimètre et plus sont dénombrées en notant l'espèce et la classe de hauteur (1: 1.3-2 m, 2: 2-3 m, 3: 3-4 m, 4: 4-5 m, 5: 5-10 m, 6: 10-15 m, 7: 15-20 m, 8: 20 m et plus). Pour les fins de l'analyse, nous n'avons conservé que la classe de hauteur dominante dans la parcelle de 2 m par 2 m. Par ailleurs vue leur petite superficie, il y avait généralement peu de tiges à l'intérieur des parcelles.

### 2.4.2 Analyse des données

La méthode d'analyse employée est l'analyse CPMV (Borcard et Legendre, 2002, Legendre et Borcard, 2003). Elle est encore peu utilisée et consiste en la modélisation de structures spatiales à différentes échelles. Par rapport aux analyses spatiales comme le tests de Mantel, l'analyse CPMV possède l'avantage de pouvoir relier la structure spatiale détectée à des variables environnementales.

La première étape de l'analyse consiste en la fabrication de variables spatiales qui correspondent au plan d'échantillonnage. Pour ce faire, on construit une matrice des distances géographiques entre les points d'échantillonnage qui sont en fait les parcelles de 2m x 2m tout le long du transect de 200 de long. Cette matrice est ensuite tronquée de manière à ce que les distances entre les sites les plus proches soient conservées. Cette distance est déterminée par l'utilisateur et dans notre cas, la distance de tronquage choisie est celle entre deux unités d'échantillonnage. Les autres distances sont remplacées par une grande valeur. Selon Borcard et Legendre (2002), la valeur optimale pour l'analyse est de 4 fois celle de la distance de tronquage.

La matrice de distances tronquées ou matrice de voisinage est obtenue à l'aide du logiciel Spacemaker (Borcard et Legendre 2003) qui effectue aussi par la suite une analyse en coordonnées principales sur la matrice de voisinage sans correction pour les valeurs négatives. On obtient des valeurs propres positives, nulles et négatives. Les valeurs propres négatives génèrent des coordonnées faites de nombres complexes alors seules les coordonnées principales correspondant aux valeurs propres positives sont conservées pour former la matrice CPMV. Le nombre de variables CPMV est égal aux  $2/3$  du nombre de sites  $n$  le long du transect si on a tronqué après la distance de 2 sites voisins. Dans notre cas, les 100 parcelles font en sorte qu'on obtient 67 variables. Les variables CPMV constituent une décomposition spectrale (série de sinusoides à période décroissante) des relations spatiales entre les sites échantillonnés. Les variables correspondent à toutes les échelles spatiales perceptibles par le plan d'échantillonnage et donc il n'est pas possible de détecter des structures plus fines que l'intervalle entre les points d'échantillonnage.

Ensuite, la matrice CPMV est utilisée comme matrice explicative d'une régression multiple lorsqu'on a une variable réponse  $y$  qui est dans ce cas-ci la hauteur des arbres. L'analyse des données, effectuée à l'aide de la procédure REG du logiciel SAS (SAS Institute Inc. 1990) génère un modèle expliquant un pourcentage donné ( $R^2$ ) de la variance lorsqu'on conserve les 67 variables. L'analyse fournit aussi une statistique  $t$  avec une probabilité associée pour chacune des variables. Au seuil  $\alpha = 0.05$ , cette probabilité indique quelles sont les variables qui contribuent de façon significative à l'explication d' $y$ .

On peut alors tracer un scalogramme c'est-à-dire un diagramme avec en abscisse ( $x$ ) les variables CPMV et en ordonnée ( $y$ ) la valeur absolue de la statistique  $t$  indiquant la réponse de  $y$ . Les variables CPMV en  $x$  représentent les différentes échelles spatiales, les fines à droite et les larges à gauche. Pour faire ressortir les échelles importantes pour la variable à l'étude, les variables CPMV retenues servent ensuite à élaborer des sous-modèles spatiaux correspondant aux différentes échelles et les  $R^2$  sont recalculées. Les composantes du modèle spatial étant orthogonales, il est possible d'examiner séparément ou de combiner les sous-modèles.

## 2.5 Résultats

La figure 2.1 schématise les variations dans la hauteur des arbres le long de chacun des transects de 200 m de long. Ces hauteurs ont en fait été obtenue à partir de la classe de hauteur dominante des arbres dans chacune des parcelles de 2 m par 2 m.

Les régressions multiples comprenant les 67 variables CPMV ont généré des  $R^2$  de 0.8051 pour la pessière, de 0.6982 pour la sapinière à épinette noire et de 0.7295 pour la sapinière. Pour la pessière, 10 variables sont sorties significatives (au seuil  $\alpha = 0.05$ ) soit les variables 3, 10, 11, 17, 27, 28, 30, 42, 49 et 63. Ces variables, lorsque représentées sur un scalogramme, permettent de faire ressortir les échelles importantes dans la variation de la hauteur des arbres. On regroupe alors les variables selon la période qu'elles génèrent. Ainsi, pour la pessière, les variables 3, 10, 11 et 17 correspondent à une échelle large, les variables 27, 28 et 30 à l'échelle intermédiaire alors que les variables 42, 49 et 63 correspondent à l'échelle fine (Figure 2.2a). Le scalogramme pour la sapinière à épinette noire fait ressortir deux échelles importantes, l'échelle large (variables 1, 18, 19) et l'échelle fine (variable 51)

(Figure 2.2b). Les mêmes échelles sont importantes pour la variation de hauteur en sapinière c'est-à-dire les variables 2 et 3 pour l'échelle large et les variables 44, 58, 61 et 65 pour l'échelle fine (Figure 2.2c).

En sélectionnant les variables significatives, on obtient un modèle spatial global qui compte pour 43.5% de la variance totale des données de hauteur dans le cas de la pessière (Figure 2.3a). Lorsque ce modèle est décomposé en sous-modèles qui regroupent les variables significatives ayant des périodes semblables, on obtient un sous-modèle à échelle large qui explique 16.82% de la variance, un sous-modèle à échelle intermédiaire qui explique 13.75% de la variance et un modèle à échelle plus fine qui compte pour 12.92% de la variance (Figures 2.3b, 2.3c et 2.3d). Il faut noter que le pourcentage de variance expliquée par chaque sous-modèle est additif étant donné que les sous-modèles sont orthogonaux entre eux et donc lorsqu'on additionne ces pourcentages, on obtient la même valeur que pour le modèle réduit aux variables CPMV significatives.

Dans le cas de la sapinière à épinette noire, le modèle spatial comprenant toutes les variables significatives explique 24.64% de la variance totale. Contrairement au cas précédent, on discerne plus facilement la structure spatiale. En effet, on distingue assez aisément une grosse bosse suivie d'un large creux qui sont tous deux couplés à une série de petites vagues (Figure 2.4a). La bosse et le creux sont générés par la structure à échelle plus large qui compte pour 20.55% de la variance (Figure 2.4b) tandis que les vagues sont associées à la fois à l'échelle large ainsi qu'à l'échelle fine qui explique 4.09% de la variance des données (Figures 2.4b et 2.4c).

Les mêmes échelles sont importantes pour la sapinière pure. Le pourcentage de la variance expliquée par le modèle global est de 28.48% et cette fois on observe 2 bosses couplées à de petites vagues (Figure 2.5a). Les bosses sont attribuables à des variations spatiales à échelle large (10.58% de la variance) alors que le reste de la variance (17.9%) est expliquée par le sous-modèle à échelle fine qui crée les petites vagues (Figures 2.5b et 2.5c).

## 2.6 Discussion

La variabilité observée dans un ensemble de données peut être partitionnée en quatre composantes : (1) la variation purement spatiale, (2) la variation due à des facteurs environnementaux, (3) la variation due à la fois à l'espace et aux facteurs environnementaux et (4) la variation résiduelle non-expliquée (Legendre et Legendre, 1998). La méthode CPMV utilisée dans la présente étude permet en fait de cibler la variation spatiale qu'elle soit de nature purement spatiale ou qu'elle soit une composante spatiale expliquée par des variables environnementales.

Le pourcentage de variance expliquée par le modèle incluant uniquement les variables spatiales significatives est le plus élevé pour la pessière et donc la composante spatiale prédit relativement bien la variation dans la hauteur des arbres pour les peuplements composés d'épinette noire.

L'hypothèse de départ voulant que les peuplements dominés par le sapin soient plutôt représentés par un modèle spatial à échelle large n'est pas vérifiée. En effet, la sapinière pure et la sapinière à épinette noire se structurent plutôt à une échelle large et une échelle fine. Ceci s'explique par le fait que le sapin est plus sensible aux chablis et aux épidémies d'insectes d'une part et d'autre part, le sapin subirait aussi de la mortalité par arbre individuel due à la sénescence. Les résultats obtenus par Pham *et al.* (soumis) vont dans le même sens puisque la plus grande variabilité dans la proportion de trouées des sapinières semblait dûe à la plus grande susceptibilité du sapin face aux différents agents perturbateurs. Dans une étude portant sur une forêt de *Picea abies*, Kuuluvainen *et al.* (1998) obtiennent des résultats semblables car ils observent d'importantes variations à échelle fine au niveau des caractéristiques structurales du peuplement couplées à une certaine homogénéité structurale à une échelle plus large.

Les peuplements dominés par l'épinette noire, quant à eux, se structurent à toutes les échelles soit l'échelle large, intermédiaire et fine. La mortalité en pessière peut être causée par une multitude de facteurs allant de la sénescence aux épidémies d'insectes particulièrement sévères ainsi qu'aux pathogènes. Par ailleurs, l'épinette noire possède la capacité de se régénérer par marcottage ce qui favorise le recrutement continu de nouveaux

individus. Ce sont tous ces éléments qui font probablement en sorte que le patron spatial est détecté à des échelles multiples.

## **2.7 Conclusion**

Les résultats obtenus viennent appuyer l'existence de perturbations opérant à une échelle plus fine que des perturbations majeures comme le feu. Un tel régime de perturbations structure le paysage forestier de façon à ce que la forêt soit constituée d'une mosaïque de petites patches à différents stades de évolutifs suite à la perturbation.

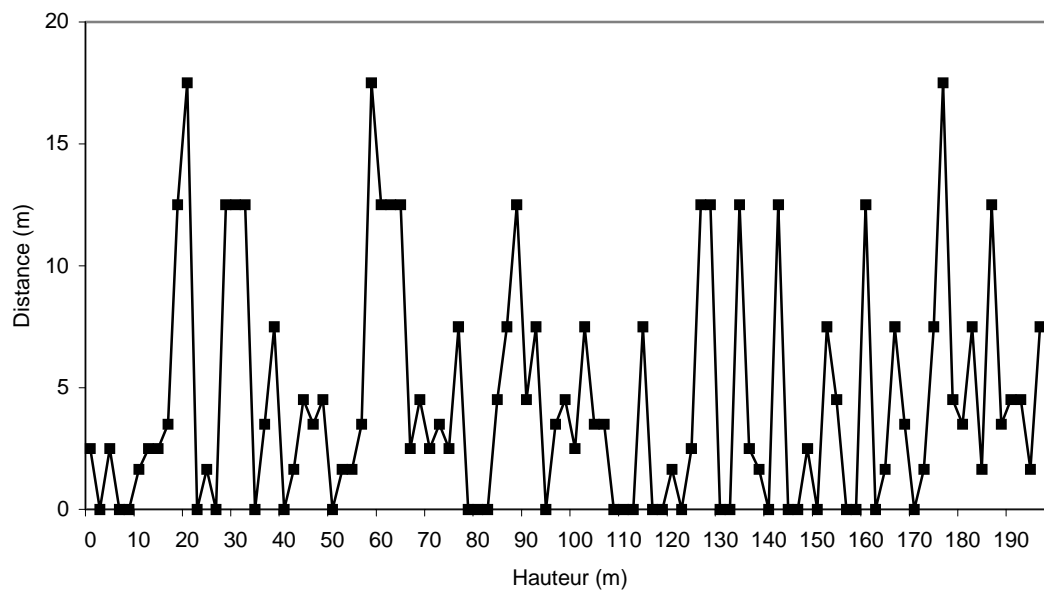
Reste à déterminer si les variations à différentes échelles peuvent être attribuables à des facteurs environnementaux. En effet, les sous-modèles à différentes échelles peuvent être interprétés à l'aide de variables environnementales telles la profondeur du sol minéral, la pente, la présence ou non d'une trouée, mesurées lors de l'échantillonnage. Pour ce faire, la ou les variables CPMV significatives sont utilisées comme variables dépendantes et les variables environnementales deviennent les variables explicatives d'une analyse canonique. Ceci permet d'effectuer une partition de la variation entre les variables explicatives spatiales et environnementales et constitue la prochaine étape du projet de recherche. La méthode CPMV présente donc beaucoup de potentiel pour déterminer les échelles importantes dans la structure spatiale des peuplements que ce soit au niveau de la taille des arbres ou de leur diversité spécifique.

## 2.8 Références

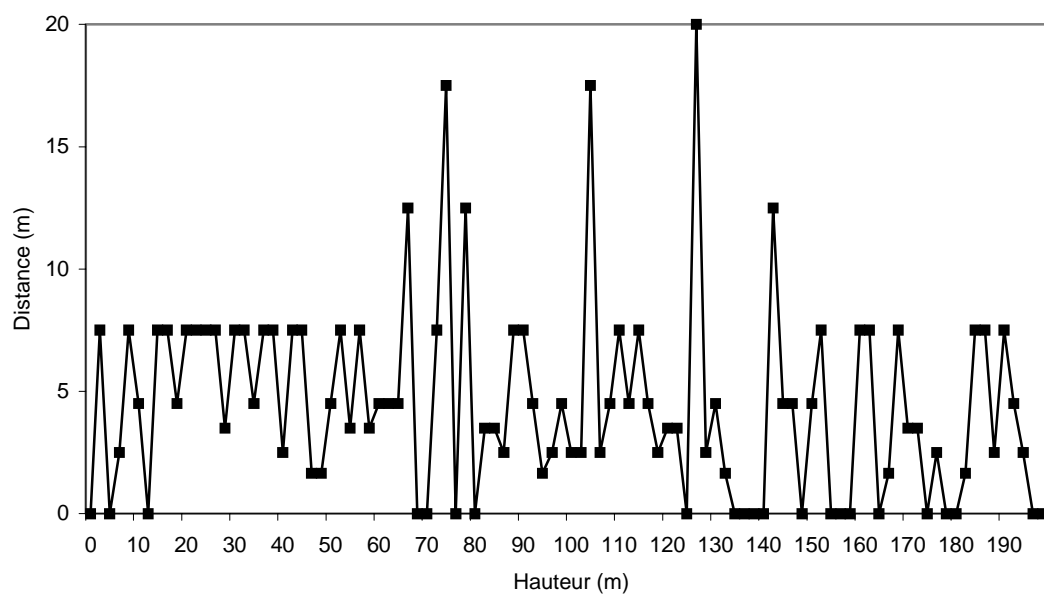
- Borcard, D. et Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153** : 51-68.
- Borcard, D. et Legendre, P. 2003. Programme Spacemaker. Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, Montréal.
- Boucher, D., De Grandpré, L., et Gauthier, S. Sous presse. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *For. Chron.*
- De Grandpré, L., Morissette, J., et Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *J. Veg. Sci.* **11** : 791-800.
- Kuuluvainen, T., Syrjanen, K., et Kalliola, R. 1998. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *J. Veg. Sci.* **9** : 563-574.
- Legendre, P. et Borcard, D. 2003. Quelles sont les échelles spatiales importantes dans un écosystème? *Dans* : Analyse statistique de données spatiales. *Éditeurs* : Droesbeke, J.-J., Lejeune, M., et Saporta, G. Éditions TECHNIP, Paris. (À paraître)
- Legendre, P. et Legendre, L. 1998. Numerical ecology. 2<sup>e</sup> éd. Elsevier, Amsterdam.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environ. Rev.* **9** : 1-59.
- MRN 1995. Norme de stratification écoforestière: troisième programme de connaissance de la ressource forestière. Gouvernement du Québec. Direction de la gestion des stocks forestiers, Service des inventaires forestiers. Ministère des Ressources naturelles du Québec., Québec.
- Pham, A. T., De Grandpré, L., Gauthier, S. et Bergeron, Y. Gap dynamics in the northeastern boreal forest of Québec. Article soumis à *Can. J. For. Res.*
- Robitaille, A. et Saucier, J.P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Québec.
- Rowe, J.S. 1972. Les régions forestières du Canada. Environnement Canada, Ottawa.
- SAS Institute Inc. 1990. SAS/STAT User's guide, version 6, 4<sup>e</sup> éd. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.

**Figure 2.1.** Représentation de la variation dans la hauteur des arbres le long de transects de 200 m de long situés dans trois types de peuplements en forêt boréale de la Côte-Nord.

a) Pessière (EE)

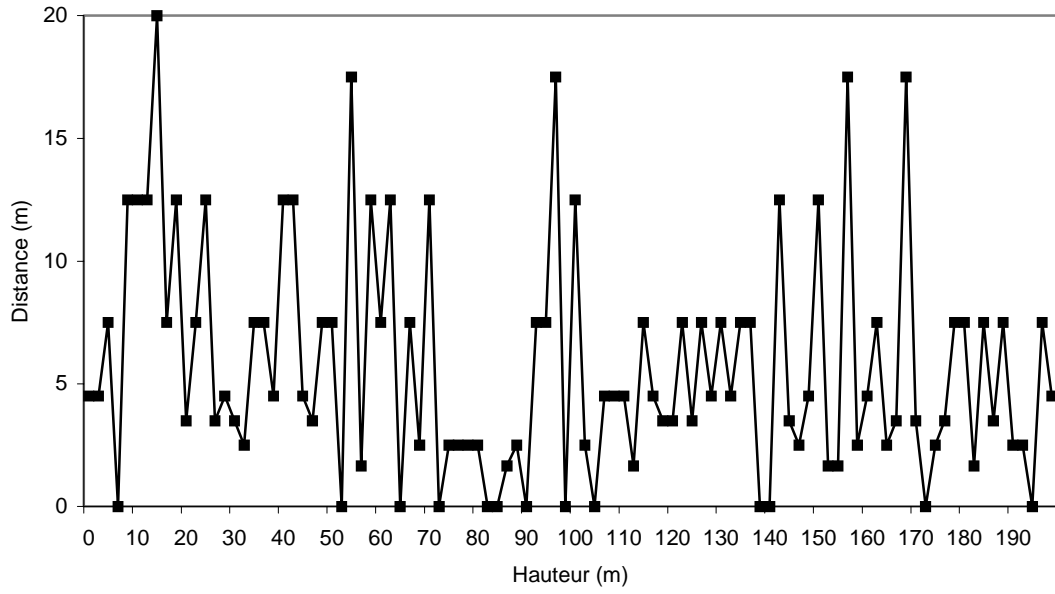


b) Sapinière à épinette noire (SE)



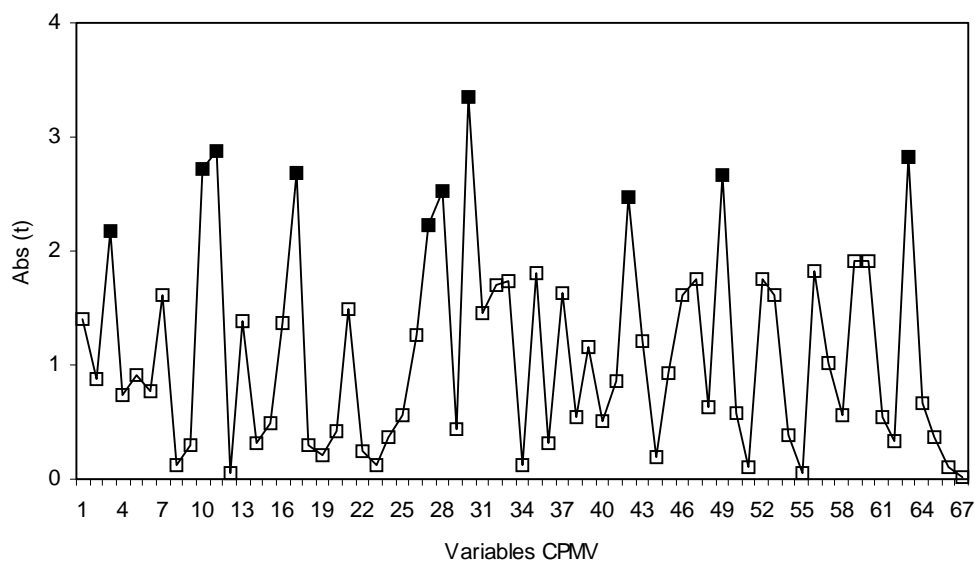


## c) Sapinière (SS)

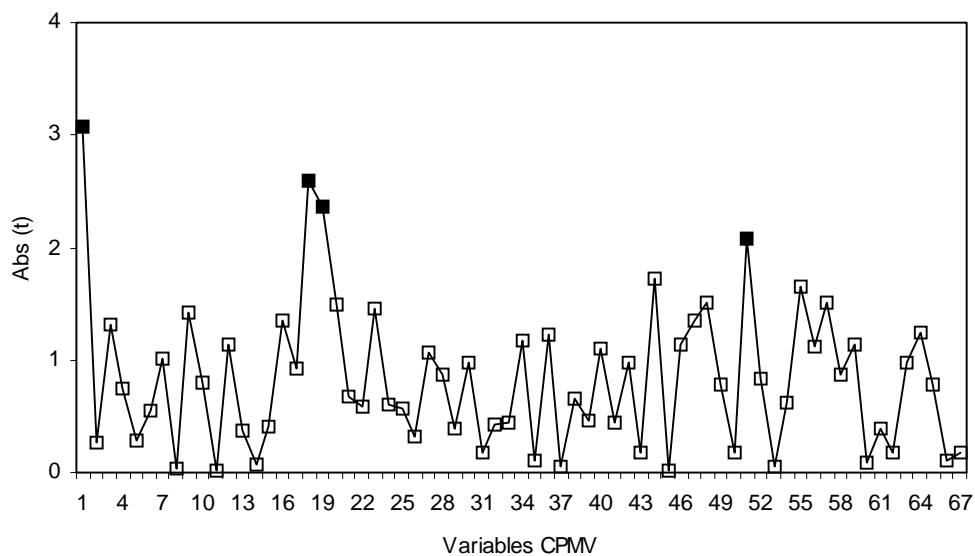


**Figure 2.2.** Scalogrammes de la hauteur des arbres le long de transects situés dans trois types de peuplements en forêt boréale de la Côte-Nord. Les carrés noirs représentent les statistiques  $t$  significatives au seuil  $\alpha = 0.05$ .

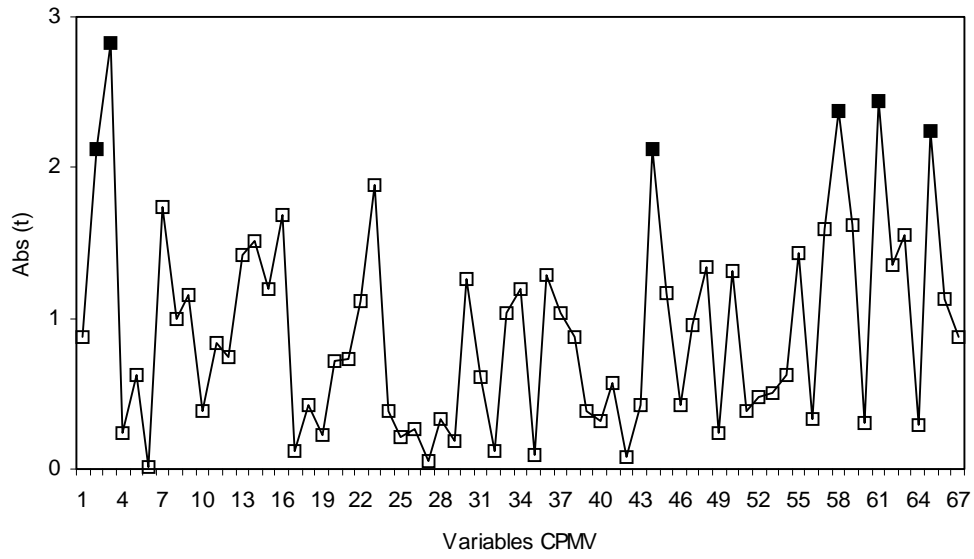
- a) Pessière (EE). Parmi les 67 variables CPMV, 10 sont significatives (3, 10, 11, 17, 27, 28, 30, 42, 49, 63).



- b) Sapinière à épinette noire (SE). Parmi les 67 variables CPMV, 4 sont significatives (1, 18, 19, 51)

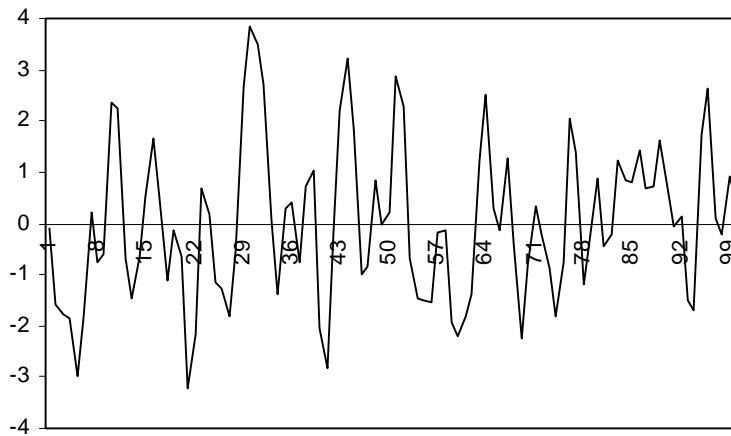


c) Sapinière (SS). Parmi les 67 variables CPMV, 6 sont significatives (2, 3, 44, 58, 61, 65).

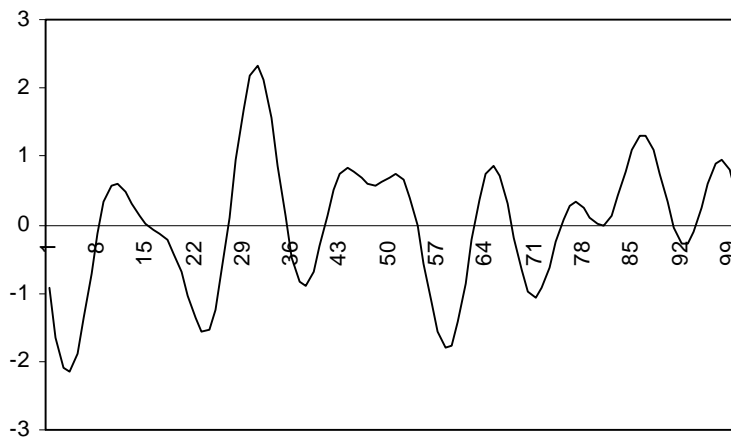


**Figure 2.3.** Modèle spatial global et sous-modèles spatiaux à différentes échelles de la variation en hauteur des arbres le long de transects situés dans une pessière (EE) en forêt boréale de la Côte-Nord.

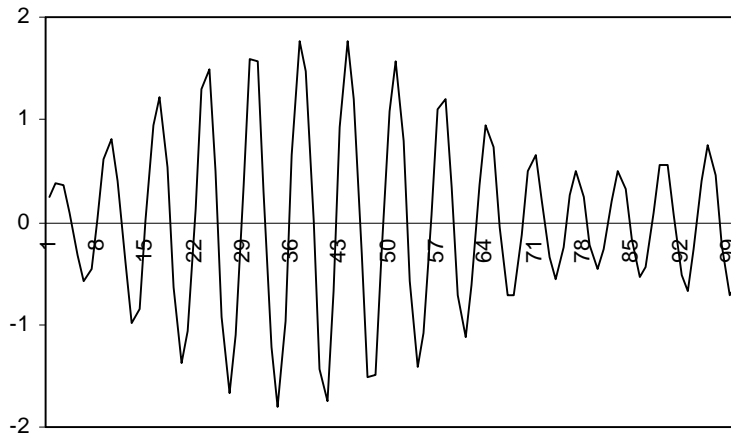
a) Modèle spatial global ( $R^2 = 0.4350$ ).



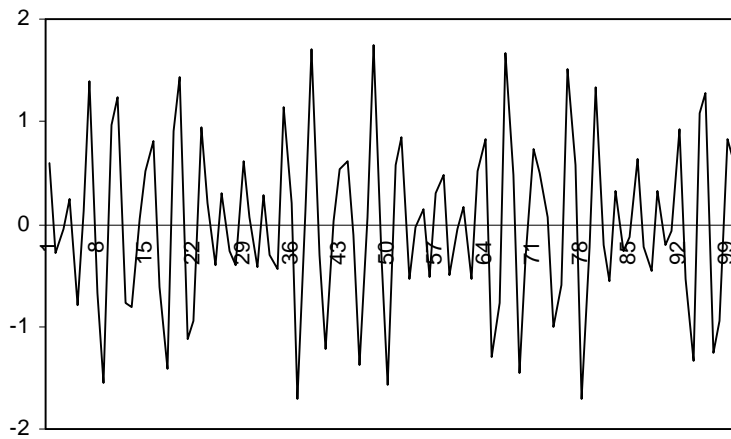
b) Sous-modèle spatial à échelle large ( $R^2 = 0.1682$ ).



c) Sous-modèle spatial à échelle intermédiaire ( $R^2 = 0.1375$ ).

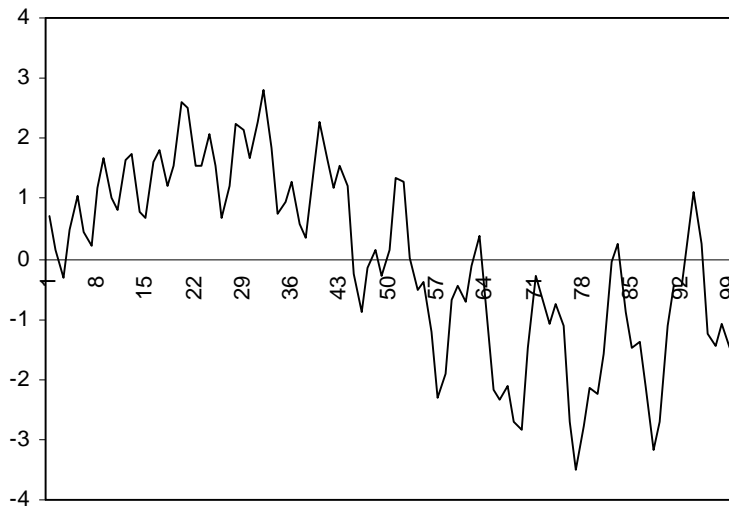


d) Sous-modèle spatial à échelle fine ( $R^2 = 0.1292$ ).

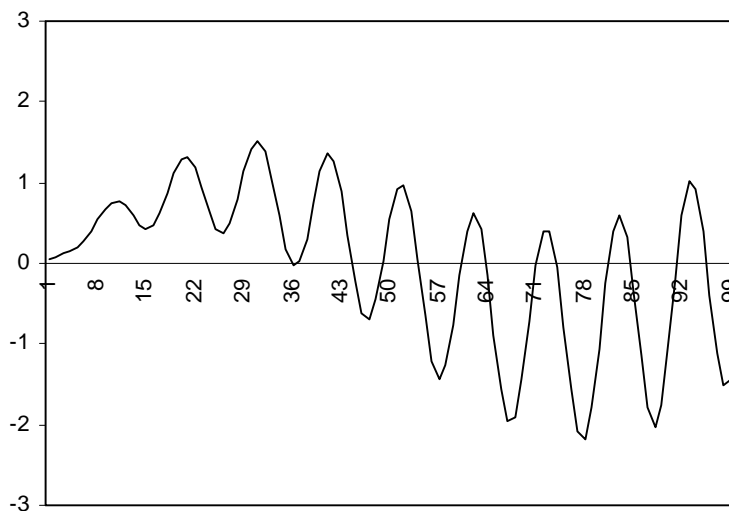


**Figure 2.4.** Modèle spatial global et sous-modèles spatiaux à différentes échelles de la variation en hauteur des arbres le long de transects situés dans une sapinière à épinette noire (SE) en forêt boréale de la Côte-Nord.

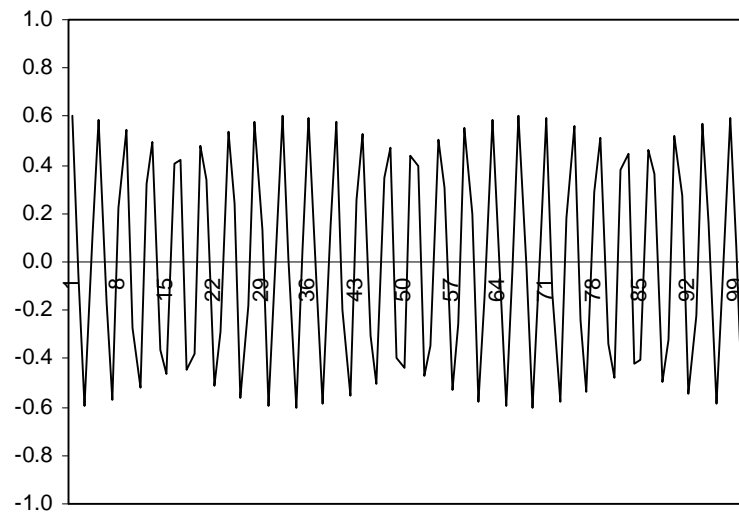
a) Modèle spatial global ( $R^2 = 0.2464$ ).



b) Sous-modèle spatial à échelle large ( $R^2 = 0.2055$ ).

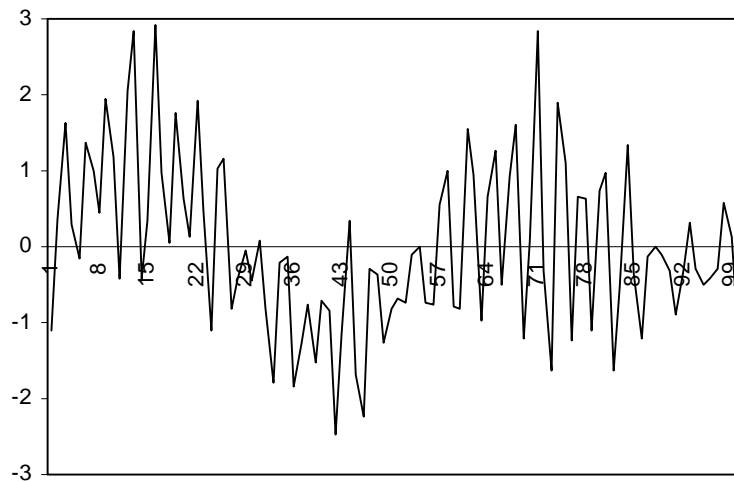


c) Sous-modèle spatial à échelle fine ( $R^2 = 0.0409$ ).

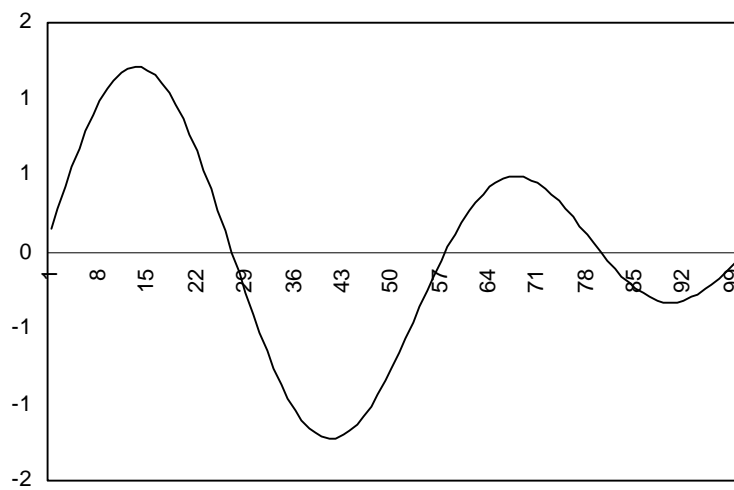


**Figure 2.5.** Modèle spatial global et sous-modèles spatiaux à différentes échelles de la variation en hauteur des arbres le long de transects situés dans une sapinière (SS) en forêt boréale de la Côte-Nord.

a) Modèle spatial global ( $R^2 = 0.2848$ ).

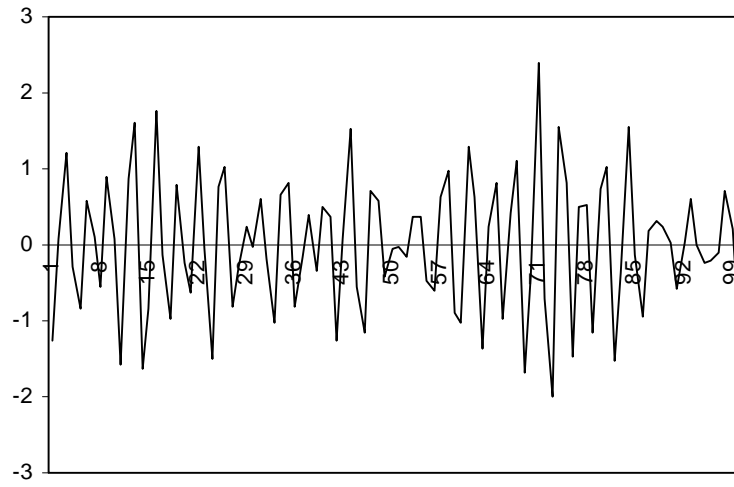


b) Sous-modèle spatial à échelle large ( $R^2 = 0.1058$ ).





c) Sous-modèle spatial à échelle fine ( $R^2 = 0.1790$ ).



## CONCLUSION GÉNÉRALE

La forêt boréale a longtemps été considérée comme un écosystème prédominé par des perturbations de nature catastrophique comme le feu (Heinselman, 1973; Payette, 1992). Or, la découverte de peuplements comportant des attributs semblables à ceux de vieilles forêts comme la présence d'arbres morts en quantité importante ou une structure de taille irrégulière suggère l'existence d'un régime de perturbations opérant à une échelle plus fine (McCarthy, 2001; Runkle, 1991). Un régime de perturbations dominé par des ouvertures dans le couvert aura lieu lorsque le temps entre deux feux successifs est plus long que la longévité moyenne des espèces présentes. Ainsi, les arbres vont mourir de sénescence ou seront affectés par des perturbations comme le vent et les épidémies d'insectes qui sont généralement associées à des peuplements matures. Le passage continu des individus dans la canopée à mesure que d'autres meurent peut d'autre part entraîner des changements dans la composition et la structure des peuplements (Runkle, 1982).

Plusieurs types de milieux possèdent les conditions pouvant mener à une dynamique de trouées. Certaines forêts ont des barrières géographiques ou physiques qui leur permettent d'échapper au feu alors que d'autres possèdent simplement un climat plus humide qui diminue la fréquence des feux. C'est notamment le cas de la région de la Côte-Nord où de vieux peuplements présentant une structure irrégulière ont été observés (De Grandpré *et al.*, 2000). Cette étude visait à accroître nos connaissances sur ces peuplements plus particulièrement au niveau de la dynamique de trouée y ayant cours. Spécifiquement les objectifs étaient 1) de caractériser les trouées, 2) d'examiner les processus de remplacement d'espèces au sein des trouées afin de déterminer s'il y a un changement de composition dans le temps et 3) d'examiner les variations engendrées par la dynamique de trouées dans la structure en hauteur des arbres.

Des peuplements résineux de différentes compositions ont été comparés à l'aide de transects. En ce qui trait aux caractéristiques des trouées, nos résultats révèlent peu de différences entre les différentes compositions de peuplements. Globalement, tous les peuplements présentent des fortes proportions de trouées et ces trouées sont relativement petites en terme de superficie car elles sont majoritairement causées par la mortalité de moins

de 10 individus. À cet égard, les résultats viennent appuyer l'existence d'un régime de perturbations dominé par de petites ouvertures dans le couvert forestier.

En examinant les patrons de remplacement des espèces à l'intérieur des trouées, il semblerait que le sapin baumier et l'épinette noire se succèdent à eux-même dans les sapinières et les pessières respectivement mais qu'il y a un remplacement réciproque de ces espèces dans les peuplements de sapins et d'épinettes. Bien que ces fluctuations dans la composition ait été mises en évidence, la composition du peuplement dans son ensemble devrait être maintenue dans le temps car l'auto-remplacement et le remplacement réciproque des espèces devraient s'annuler. Néanmoins, il faut garder en tête que des changements dans la composition des peuplements peuvent quand même être engendrés par d'autres processus comme la dynamique de patchs par exemple, qui n'a pas été prise en considération dans la présente étude.

Bien que la dynamique de trouées n'ait pas contribué à des changements dans la composition, elle a toutefois un effet sur la structure de taille des peuplements. À l'aide de l'analyse CPMV, nous sommes parvenus à modéliser les patrons spatiaux dans la variation en hauteur des arbres le long des transects. De façon globale, la variabilité dans la hauteur se structure à des échelles multiples pour les différents types de peuplements. La forêt semble donc constituée d'une mosaïque de patchs à différents stades successionnels et cette structure serait maintenue par la récurrence des ouvertures dans la canopée. Une avenue intéressante à explorer serait de déterminer quelles sont les variables environnementales qui expliquent les patrons observés.

L'intérêt grandissant pour les milieux façonnés par une dynamique de trouée provient du fait que l'hétérogénéité structurale générée par la présence de chicots, de débris ligneux, du couvert multi-étagé et des ouvertures du couvert a un rôle déterminant pour le maintien à long terme des fonctions des écosystèmes et de la biodiversité (Runkle, 1991). Selon une approche écosystémique, les pratiques sylvicoles qui s'inspirent de l'intensité, de la fréquence et de l'échelle des perturbations naturelles auront des effets semblables à ceux des perturbations naturelles (Attiwill, 1994; Grumbine 1994). De ce fait, l'aménagement équienne peut avoir des effets comparables à ceux d'un feu et ceci a souvent justifié les pratiques traditionnelles ayant cours en forêt boréale. Par contre, la structure des forêts

soumises à des perturbations de faible envergure contraste avec celle des forêts fréquemment perturbées par le feu (Hornberg *et al.*, 1995; Kuuluvainen *et al.*, 1998; Liu et Hytteborn, 1991) de sorte que l'application généralisée de l'aménagement équiennne altère la complexité structurale des peuplements et doit être remise en question. Une pratique sylvicole alternative utilisée en Colombie-Britannique consistant en des coupes partielles basées sur les trouées réussit à concilier récolte et maintien de la structure et des processus inhérents aux peuplements matures (Coates et Burton, 1997). La coupe mosaïque, la coupe avec protection de la haute régénération (CPHR), la coupe avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM), la coupe par trouées ainsi que la coupe par jardinage possèdent chacune des pourcentages de rétention variables et toutes pourraient être prescrites de façon alternative à la CPRS sur le territoire étudié.

Il existe un gradient d'intensité dans les perturbations affectant l'ensemble de la forêt boréale et la présente étude contribue à la compréhension de ce qui se passe à une des extrémités de ce gradient. L'approfondissement des connaissances devrait permettre la planification d'interventions forestières en accord avec les variabilités régionales et de façon à maintenir les peuplements irréguliers qui sont probablement fréquents dans les régions échappant au feu pendant de longues périodes.

## RÉFÉRENCES

- Attiwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems : the ecological basis for conservation management. *For. Ecol. Manage.* **63** : 247-300.
- Baskerville, G.L. 1975. Spruce budworm : super silviculturist. *For. Chron.* **51** : 138-140.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* **80** : 1500-1516.
- Bergeron, Y. et Charron, D. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Quebec): a dendroecological approach. *Ecoscience* **1** : 173-184.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* **79** : 51-63.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., et Gauthier, S. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles : considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *For. Chron.* **75** : 55-61.
- 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.
- Boucher, D., De Grandpré, L., and Gauthier, S. (soumis). Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *For. Chron.*
- Brokaw, N.V.L. et Scheiner, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* **70** : 538-541.
- Carleton, T.J. et Maycock, P.F. 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Can. J. Bot.* **56** : 1157-1173.
- Coates, K.D. et Burton, P.J. 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *For. Ecol. Manage.* **99** : 337-354.
- 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. et Burton, P.J. 2000. Gap dynamics in boreal aspen stands: is the forest older than we think? *Ecol. Appl.* **10**: 744-759.
- De Grandpré, L., Morissette, J., et Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *J. Veg. Sci.* **11** : 791-800.

- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18** : 431-451.
- Dix, R.L. et Swan, J.M.A. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *Can. J. Bot.* **49** : 657-676.
- Drobyshev, I.V. 1999. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in *Sphagnum-Myrtillus* old-growth forests. *For. Ecol. Manage.* **115** : 71-83.
- Engelmark, O., Bradshaw, R.H.W., et Bergeron, Y. 1993. Disturbance dynamics in boreal forest : introduction. *J. Veg. Sci.* **4** : 729-832.
- Foster, D.R. 1983. The history and patterns of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. *Can. J. Bot.* **61** : 2459-2471.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)-*Pleurozium* forests of south-eastern 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. *J. Ecol.* **74** : 465-483.
- Frelich, L.E. et Reich, P.B. 1995. Spatial pattern and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecol. Monogr.* **65** : 325-346.
- Gauthier, S., De Grandpré, L., et Bergeron, Y. 2000. Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *J. Veg. Sci.* **11** : 781-790.
- Groot, A. et Horton, B.J. 1994. Age and size structure of natural and second-growth peatland *Picea mariana* stands. *Can. J. For. Res.* **24** : 225-233.
- Grumbine, R.E. 1994. What is ecosystem management? *Conserv. Biol.* **8** : 27-38.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *In* : Forest succession. Concepts and application. *Editors*: West, D. C., Shugart, H. H., et Botkin, D. B. Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Heinselman, M.L. 1973. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quat. Res.* **3** : 329-382.
- 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.
- Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics : studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge.

- Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* **79** : 783-794.
- Kuuluvainen, T., Syrjanen, K., et Kalliola, R. 1998. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *J. Veg. Sci.* **9** : 563-574.
- Liu, Q. et Hytteborn, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* **2** : 391-402.
- MacLean, D.A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks : a review and discussion. *For. Chron.* **56** : 213-221.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environ. Rev.* **9** : 1-59.
- Morin, H. 1990. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Can. J. For. Res.* **20** : 1753-1758.
- 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.
- Oliver, C.D. et Larson, B.C. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, Montréal.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *Dans* : A system analysis of the global boreal forest. *Éditeurs*: Shugart, H. H., Leemans, Rik, et Bonan, Gordon B. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 144-169.
- Pickett, S.T.A. et White, P.S. 1985. *The ecology of disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Rowe, J.S. 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. *Dans* : The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Éditeurs*: Wein R.W. et MacLean, David A. John Wiley & Sons Ltd., New York. pp. 135-154.
- Rowe, J.S. et Scotter, G.W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* **3** : 444-464.
- Ruel, J.-C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests : from landscape studies to individual tree studies. *For. Ecol. Manage.* **135** : 169-178.
- Ruel, J.-C. 1995. Understanding windthrow : silvicultural implications. *For. Chron.* **71** : 434-445.
- Runkle, J.R. 1991. Gap dynamics of old-growth eastern forests : management implications. *Nat. Areas J.* **11** : 19-25.

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. et Yetter, T.C. 1987. Treefalls revisited : gap dynamics in the southern Appalachians (USA). *Ecology* **68** : 417-424.

Van Wagner, C.E. 1983. Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands. *Dans* : The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Éditeurs*: Wein R.W. et MacLean, David A. John Wiley & Sons Ltd., New York. pp. 65-80.

Viereck, L.A. 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. *Dans* : The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Éditeurs*: Wein R.W. et MacLean, David A. John Wiley & Sons Ltd., New York. pp. 201-234.

Watson, E.B. 1934. An account of the eastern hemlock looper, *Ellopija fiscellaria* Gn., on balsam fir. *Scientific Agriculture* **14** : 669-678.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70** : 536-538.