

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFET DU CHABLIS SUR LA DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS
FORESTIERS MIXTES

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
FRANCIS MANKA

MAI 2010

REMERCIEMENTS

Premièrement, merci à mon directeur de maîtrise Dan Kneeshaw, pour l'opportunité qu'il m'a donnée de faire cette recherche. Merci, pour les nombreux commentaires constructifs qui m'ont permis, j'ose croire, d'évoluer dans mon cheminement académique, et merci pour l'encouragement. Ce fut un réel plaisir de faire ta connaissance et de travailler avec toi.

À Bryan Harvey pour son implication lors de l'élaboration du projet et pour l'intérêt qu'il a porté à mon étude pendant ces années (commentaires, sortie de terrain et canot). À Louis De Grandpré pour les commentaires lors de la rédaction de mon proposé. Aux professionnelles du CEF, qui nous rendent la vie plus facile, merci spécialement à Mélanie Desrochers pour l'aide sur Sig et Stéphane d'Aigle pour l'aide en statistique

À mes collègues du Labo Kneeshaw, nos moments de délire passager m'ont aidé à passer à travers. Ce fut un plaisir de partager ces années avec vous, lâchez pas !! Aux amies du deuxième étage et ceux à l'extérieur (vous savez qui vous êtes !) pour l'encouragement et les nombreux moments de rires. Un merci spécial à Laurent pour les relectures et les corrections de mon mémoire et à Rachelle pour les corrections de mon proposé.

Un énorme merci à ma copine Julie, pour l'incroyable dévouement sur le terrain, le professionnalisme et l'enthousiasme (et pour attirer autant de moustiques !). Merci pour les relectures, corrections, le support et pour m'avoir écouté déblatérer plus d'une fois ... Je t'aime,

Ben, Gab et Ju, l'été de terrain en votre présence restera marqué pour longtemps dans ma mémoire

À la famille Manka, dont le chapitre québécois a commencé à prendre de l'expansion dans les dernières années. Merci pour le support, j'vous aime les gars !!

Je dédicace mon travail à ma défunte mère Diane, pour qui le bonheur et la réussite de ces fils ont toujours été le plus importants, merci pour tout xxx

AVANT PROPOS

Ce document se compose de 3 chapitres : 1- L'introduction générale, composée d'une revue de littérature et de la problématique de l'étude, 2- les résultats de l'étude présentés sous forme d'article scientifique et 3- la conclusion générale où il est question des principales conclusions écologiques de l'étude, de leurs retombés ainsi que les perspectives d'études futures

TABLE DES MATIÈRES

AVANT PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX	x
RÉSUMÉ	xiii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Susceptibilité aux chablis	2
1.1.1 Facteurs biotiques	2
1.1.2 Facteurs abiotiques	8
1.2 Effet du chablis sur la structure et la composition.....	10
1.2.1 Importance des arbres déracinés	11
1.2.2 Réponse de la forêt - Effet sur la composition et la succession	13
1.3 Problématique.....	14
CHAPITRE II	
EFFET DU CHABLIS SUR LA DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS	
FORESTIERS MIXTES.....	16
2.1 Résumé	17
2.2 Introduction	18
2.3 Aire d'étude	20
2.3.1 Description.....	20
2.3.2 Les chablis de la région	21
2.4 Méthodes	22
2.4.1 Sélection des sites	22
2.4.2 Échantillonnage	23
2.5 Analyse des données.....	24
2.5.1 Mortalité et type de mortalité	24
2.5.2 Régénération et microsites.....	29

2.5.3 Dynamique / Matrice de transition	30
2.6 Résultats	31
2.6.1 Mortalité	31
2.6.2 Type de mortalité.....	39
2.6.3 Régénération et microsites.....	42
2.6.4 Effets des chablis sur la composition	46
2.7 Discussion.....	50
2.7.1 Mortalité	50
2.7.2 Type de mortalité.....	55
2.7.3 Régénération.....	57
2.7.4 Effet du chablis sur la composition	61
2.8 Conclusion.....	62
CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE	64
3.1 Conclusions écologiques	64
3.2 Retombées du projet	65
3.2.1 Diminuer l'effet des chablis	65
3.2.2 Aménagement écosystémique	66
3.2.3 Problématiques liées aux coupes de récupération	68
3.3 Perspectives pour études futures.....	70
APPENDICE A	
DONNÉES RELATIVES AUX SITES D'ÉTUDES	73
APPENDICE B	
CARACTÉRISTIQUES DES ESPÈCES ÉCHANTILLONNÉES	
VOLET MORTALITÉ ET TYPE DE MORTALITÉ.....	78
APPENDICE C	
INFORMATION RELATIVE AUX MODÈLES DE RÉGRESSION LOGISTIQUE POUR LE VOLET MORTALITÉ ET TYPE DE MORTALITÉ	83
C.1 Corrélation entre les variables	84

C.2 Sélection des modèles	86
C.3 Modèle de régression logistique	87
APPENDICE D	
DIMENSIONS PUIITS ET MONTICULES	91
D.1 Méthode	92
D.2 Résultats	93
APPENDICE E	
MATRICE DE TRANSITION	95
RÉFÉRENCES	99

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Structure de la forêt avant et après perturbation selon A) la moyenne de dhp, B) la surface terrière moyenne (m ² /ha) et C) la densité moyenne (tiges/ha) en chablis sévère et modéré.....	32
Figure 2 : Classement des espèces en ordre croissant de susceptibilité au chablis sévère. Basé sur l'estimation des paramètres (β) de la régression logistique de la mortalité en fonction de l'espèce (Tab. 1).....	33
Figure 3 : Classement des espèces en ordre croissant de susceptibilité au chablis modéré. Basé sur l'estimation des paramètres (β) de la régression logistique de la mortalité en fonction de l'espèce (Tab. 3).....	35
Figure 4 : Pourcentage de mortalité en fonction (A) de la classe de dhp, (B) de la tolérance à l'ombre, (C) de la densité du bois, (D) du groupement d'essence et (E) de l'enracinement en chablis sévère et modéré. Les ♦ représentent le nombre d'individus (n) échantillonnés dans chaque classe	38
Figure 5 : Pourcentage d'arbres morts ayant déraciné (vs cassé) en fonction A) de la classe de dhp B) du type d'enracinement (Ls = Latérale superficiel ; Lp = latérale profonde). Les ♦ représentent le nombre d'individus échantillonnés dans chaque classe.....	41
Figure 6 : Densité moyenne (tiges/hectare) des semis A) d'essences résineuses (0 à 25 cm de hauteur) et B) d'essences feuillues (0 à 25 cm de hauteur exceptés pour <i>Populus spp</i> de hauteur entre 0 à 1 m) en fonction du microsite pour les chablis sévères et modérés. Les classes ayant une lettre commune n'ont pas de différence significative entre elles, l'absence de lettre indique aucune différence significative entre les microsites ($p>0,05$)	45
Figure 7 : Densité (tiges/hectare) des semis des essences arbustives (0 à 25 cm de hauteur) en fonction du microsite pour les chablis sévères et modérés. Les classes	

ayant une lettre commune n'ont pas de différence significative entre elle, l'absence de lettre indique aucune différence significative entre les microsites ($p > 0,05$)	46
Figure 8 : Pourcentage de A) monticules ($p = 0,1271$) et de B) puits ($p = 0,7513$) pour les chablis sévères et modérés.....	46
Figure 9 : Pourcentages d'individus de la canopée en fonction de la tolérance à l'ombre avant perturbation (barre foncée) et prédit (barre blanche) pour les chablis A) sévères et B) modérés. Prédit à partir de la matrice de transition E2 (chablis modérés) et E4 (chablis sévères)	48
Figure 10 : Pourcentage d'individus de la canopée par espèces avant perturbation (barre foncée) et prédit (barre blanche) pour les chablis A) sévère et B) modéré. Calculé à partir de la matrice de transition E1 (chablis modéré) (Fig. B) et E3 (chablis sévère) (Fig. A).....	49
Figure A1 : Localisation des sites d'études	77
Figure D1 : Volume des puits (m^3) en fonction de A) la biomasse des arbres (kg) et B) du dhp (cm). Les données ont été transformées en log	93
Figure D2 : Aire des puits (m^2) en fonction de A) la biomasse des arbres (kg) et B) du dhp (cm). Les données ont été transformées en log	94

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Régression logistique pour la mortalité en chablis A) modéré (n = 695) et B) sévère (n = 458) en fonction de l'espèce. La valeur négative du paramètre β indique une probabilité de mourir inférieure tandis que les valeurs positives du paramètre indiquent une probabilité de mourir supérieure.....	35
Tableau 2 : Régression logistique pour la mortalité en A) chablis modéré (n= 718) et B) en chablis sévère (n= 509) en fonction des variables explicatives sélectionnées par les modèles. Les valeurs positives du paramètre β indiquent une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre tandis que les valeurs négatives indiquent une diminution de la susceptibilité.	39
Tableau 3 : Régression logistique pour le type de mortalité en fonction de l'espèce. Les valeurs positives du paramètre β indiquent une augmentation de la susceptibilité à déraciner avec l'augmentation du paramètre, tandis que les valeurs négatives indiquent une diminution de la susceptibilité à déraciner (n= 503).	40
Tableau 4 : Régression logistique pour le type de mortalité. Les valeurs positives du paramètre β indiquent une augmentation de la susceptibilité à déraciner avec l'augmentation du paramètre tandis que les valeurs négatives indiquent une diminution de la susceptibilité à déraciner. (n= 544)	42
Tableau A1 : Caractéristiques des sites échantillonnés	74
Tableau A2 : Descriptions des caractéristiques des peuplements échantillonnés ...	76
Tableau B1 : Caractéristiques des espèces échantillonnées pour le volet mortalité...	79
Tableau B2 : Caractéristiques des espèces échantillonnées pour le volet type de mortalité.....	80
Tableau B3 : Abréviations et nom latin des espèces échantillonnées	81
Tableau B4 : Description des variables pour le volet mortalité pour les chablis modérés et sévères.	82
Tableau B5 : Description des variables pour le volet type de mortalité.....	82

Tableau C1 : Valeur du tau (τ) de Goodman et Kruskal entre les variables utilisées pour modéliser la mortalité des arbres dans les chablis modérés et sévères	84
Tableau C2 : Valeur du tau (τ) de Goodman et Kruskal pour les variables utilisées pour modéliser le type de mortalité	85
Tableau C3 : Modèle de mortalité pour les chablis sévères (n= 509)	86
Tableau C4 : Modèle de mortalité pour les chablis modéré (n= 718)	86
Tableau C5 : Modèles pour le type de mortalité (n= 544)	86
Tableau C6 : Régression logistique pour la mortalité en chablis sévère en fonction de l'espèce. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Les espèces qui ne sont pas comparé dans le tableau n'ont pas de différence significative entre elle ($p > 0,05$). Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \text{Exp}(\beta)$ (n = 458)	87
Tableau C7 : Régression logistique pour la mortalité en chablis modéré en fonction de l'espèce. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Les espèces qui ne sont pas comparé dans le tableau n'ont pas de différence significative entre elle ($p > 0,05$). Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \text{Exp}(\beta)$ (n = 695).	88
Tableau C8 : Régression logistique pour la mortalité en chablis sévère en fonction des variables explicative sélectionné par le modèle. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \text{Exp}(\beta)$ (n= 509, $R^2 = 0,277$)	89
Tableau C9 : Régression logistique pour la mortalité en chablis modérés en fonction des variables explicative sélectionné par le modèle. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du	

paramètre. Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \text{Exp}(\beta)$ (n= 718).....	90
Tableau C10 : Régression logistique pour le type de mortalité en fonction de l'espèce. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Les espèces qui ne sont pas comparé dans le tableau n'ont pas de différence significative entre elle ($p > 0,05$). Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \text{Exp}(\beta)$ (n=503)	90
Tableau E1 : Matrice de transition pour les chablis modérés construite à partir des individus > 1m présent sous les arbres tués par le chablis	96
Tableau E2 : Matrice de transition pour la tolérance construite à partir de la matrice D1. La tolérance à l'ombre des différentes espèces sont disponible au tableau B1 de l'appendice B.....	96
Tableau E3 : Matrice de transition pour les chablis sévères construite à partir des individus > 1m présent sous les arbres tués par le chablis	97
Tableau E4 : Matrice de transition pour les chablis sévères pour la tolérance construite à partir de la matrice D3. La tolérance à l'ombre des différentes espèces sont disponible au tableau B1 de l'appendice B.....	98

RÉSUMÉ

Le chablis est reconnu pour avoir une grande importance dans les régimes de perturbation de plusieurs forêts tempérés d'Amérique du nord. En forêts mixtes tempéré nordique, où le régime de perturbation est dominé par des feux et épidémies d'insectes, les intervalles de retour élevés en font la perturbation la moins étudiée. Toutefois, cette perturbation peut avoir un grand impact sur la dynamique forestière. Les principaux effets de cette perturbation sont une augmentation de lumière, créée par la mortalité au niveau de la canopée, ainsi que la création de nouveaux milieux de germination. Ces conditions permettent la croissance de la végétation de sous étage et l'établissement de nouveaux individus. En fonction de la sévérité des dommages, qui modifie l'ouverture de la canopée, le niveau de mortalité des différentes strates et les perturbations du sol (bois morts, puits et monticules), les effets sur la structure et la composition peuvent varier. En effet, en ayant différentes vulnérabilités au chablis ainsi que des réponses variées aux perturbations, certaines essences seront favorisées en fonction des conditions créées par la tempête. Le 17 juillet 2006, un orage violent affecte une grande superficie de forêt mixte nordique, zone historiquement peu touchée par cette perturbation. L'objectif de cette recherche est de connaître l'effet des chablis sur la dynamique forestière de ces forêts mixtes, et ce par l'étude de la mortalité et de la réponse de régénération. La principale hypothèse est que cette dynamique sera influencée par la sévérité de l'événement. L'échantillonnage s'est fait à l'été 2008, un total de 15 sites situés en chablis sévère et 15 situés en chablis modéré ont été échantillonnés. L'identification des arbres morts et vivants a premièrement permis de déterminer la vulnérabilité des espèces au chablis et les facteurs influençant cette dernière. Les semis d'essences arborescentes ont été échantillonnés à la base des arbres morts afin de déterminer leurs abondances sur différents milieux de germination. Finalement, des matrices de transition ont été construites à partir des données de la mortalité et de la régénération pour évaluer la composition forestière post-chablis. De façon générale, les chablis modérés ont eu peu d'impact sur la structure forestière tandis que les chablis sévères ont diminué la densité des peuplements ainsi que la taille moyenne des arbres. C'est en chablis sévère que les différences interspécifiques jouent un rôle important au niveau de la mortalité, augmentant potentiellement l'impact sur la dynamique post-chablis. Néanmoins dans les deux sévérités, les essences intolérantes sont les plus vulnérables à cette perturbation. Sous les arbres morts, les semis les plus abondants étaient ceux des espèces tolérantes et semi-tolérantes, qui ont pu s'installer dans des conditions ombrageuses. Les puits et monticules créés par cet événement, malgré leur faible couverture, ont permis l'établissement du bouleau jaune, espèce aux conditions de germination spécifiques. Les résultats de mortalité et de régénération semblent indiquer que le chablis pourrait modifier la composition des peuplements en favorisant des espèces de succession de milieu et de fin de succession.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les chablis engendrent des dommages importants aux forêts à l'échelle planétaire (Coutts et Grace 1995, Peltola et al. 2000). En Amérique du Nord, il s'agit de la perturbation à grande échelle prédominante des forêts nordiques tempérées du nord-est et du centre nord (Bormann et Likens 1979, Canham et al. 2001, Vaillancourt 2008). Son importance en forêt boréale, pour les régions dont le cycle de feu est long, est de plus en plus reconnue (Vaillancourt 2008). Cette perturbation provient des vents violents et extrêmes qui sont causés par les orages, les ouragans et les tornades (Canham et Loucks 1984). Son effet principal est de casser et déraciner les arbres de la canopée (Peterson et Pickett 1991). Ces deux types de mortalité créent des ouvertures dans le couvert et déposent du bois mort au sol (Richards et Williamson 1975). Le déracinement des arbres est d'une grande importance écologique due à la création de microsites connus sous le nom de puits et monticules, milieux importants pour la régénération (Ulanova 2000). Les changements de conditions engendrés par la chute des arbres peuvent modifier la structure et la composition des écosystèmes et persister dans le paysage pour des centaines d'années (Beatty et Stone 1986a, Everham et Brokaw 1996). L'effet des chablis est très variable, lors de tempêtes, plusieurs facteurs interagissent entre eux, créant des patrons de mortalité complexes et divers (Everham et Brokaw 1996, Peterson 2007). Dans cette revue de littérature, il sera premièrement question de ces principaux facteurs dans la section « Susceptibilité », où l'effet des facteurs biotiques et abiotiques sera exposé. Dans un deuxième temps, il sera question de l'effet des chablis sur la structure et la composition des forêts pour finalement terminer avec la problématique et les objectifs de mon étude.

1.1 Susceptibilité aux chablis

Plusieurs facteurs abiotiques et biotiques influencent le patron de mortalité dû au chablis. Ces facteurs influencent la vulnérabilité d'un individu à mourir ainsi que le type de mortalité (cassé vs déraciné). L'interaction complexe entre ces différents facteurs rend difficile la prédiction des patrons de dommage lors de chablis (Peterson 2000, Peterson 2007).

1.1.1 Facteurs biotiques

Les facteurs biotiques ont été séparés en deux sections, premièrement ceux qui ont trait aux caractéristiques des individus/espèces et deuxièmement ceux qui ont trait aux caractéristiques des peuplements.

1.1.1.1 Caractéristiques des individus/espèces

Densité du bois

Le bois est un matériel cellulaire poreux. Sa porosité, déterminée par la quantité de matériel pour un volume donné, est définie par la densité du bois (appelée aussi gravité spécifique (kg/m^3)). La densité d'un bois représente un excellent indicateur de sa résistance physique (Porter 1981, Haygreen et Bowyer 1989). Certaines propriétés du bois, qui caractérisent la résistance des arbres aux chablis, telles le module d'élasticité (résistance à la flexion) et le module de rupture (force requise pour casser) sont fortement corrélées avec la densité du bois. Plus un bois est dense et plus celui-ci est résistant à la flexion et à la rupture (Porter 1981, Haygreen et Bowyer 1989). En étant plus élastique, un bois sera soumis, sous l'action du vent, à une tension ou une compression plus élevée, amenant l'arbre à atteindre son point de rupture plus facilement (Wilson et Archer 1970). Ces différences de densité

influencent la vulnérabilité au chablis ainsi que la vulnérabilité à casser/déraciner : les bois plus denses, étant moins flexibles, ont plus tendance à déraciner (Putz et al. 1983). La densité varie entre les espèces ainsi qu'au sein de l'espèce. Ces variations peuvent être dues à des différences au niveau de la croissance (voir section « Tolérance »), au niveau de la composition du bois (voir section « Type d'essence ») ou encore par rapport aux conditions du peuplement (voir section « Densité des peuplements ») (Haygreen et Bowyer 1989). Dans l'étude de Peterson 2007, l'effet de la densité du bois sur la vulnérabilité était atténué par d'autres facteurs telles la profondeur des racines et la forme de la cime. Ce résultat suggérait un rôle modéré de cette caractéristique (Peterson 2007).

Diamètre des tiges

Les arbres de grand diamètre sont habituellement les plus touchés par cette perturbation. (Foster 1988b, Webb 1989, Peterson et Pickett 1991, Foster et Boose 1992, Canham et al. 2001, Peterson 2007, Rich et al. 2007). L'augmentation de la hauteur avec le diamètre expose ces individus aux vents plus sévères qui sévissent à plus haute altitude, les rendant ainsi plus vulnérables (Foster 1988b). L'agrandissement de la cime et des branches avec la croissance de l'arbre permet aussi aux vents d'avoir plus d'emprise sur les grands individus (Wilson et Archer 1979). Cette relation entre la grosseur de l'arbre et la susceptibilité au chablis varie largement d'une espèce à l'autre (Canham et al. 2001, Peterson 2007, Rich et al. 2007) : Pour les sept essences étudiées par Canham et al. (2001), la relation était pratiquement négligeable pour le bouleau jaune tandis que pour la pruche, la relation entre la susceptibilité et le dhp était linéaire. De même, dans l'étude de Rich (2007), toutes les espèces montraient une augmentation de vulnérabilité avec l'augmentation du diamètre, cette relation était cependant beaucoup plus prononcée pour l'épinette noire et le sapin baumier dont la vulnérabilité augmentait drastiquement avec l'augmentation de leurs dhp. Ces différences de susceptibilité interspécifique par

rapport à l'augmentation du diamètre s'expliquent par plusieurs différences morphologiques entre les espèces (ex : tolérance à l'ombre, système racinaire, densité du bois) dont il sera question dans cette section. L'augmentation du diamètre est aussi connue pour augmenter la vulnérabilité à déraciner. Ceci est dû à l'augmentation de la hauteur et de la biomasse, qui amplifie le stress appliqué au système racinaire lors de tempête de vent (Putz et al. 1983). Ce résultat n'a pu être confirmé dans l'étude de Webb (1988), qui n'a démontré aucun effet du diamètre sur la vulnérabilité à déraciner.

Tolérance à l'ombre

Le lien entre la tolérance à l'ombre et la résistance aux vents a été mis en évidence dans plusieurs études, démontrant une plus grande vulnérabilité des espèces intolérantes due à une densité de bois plus faible (Foster 1988b, Webb 1989, Foster et Boose 1992, Foster et Boose 1995, Canham et al. 2001, Rich et al. 2007). Les essences pionnières ont comme stratégie compétitrice de croître rapidement pour atteindre la canopée, allouant ainsi plus de ressources dans la croissance en hauteur plutôt que dans la composition d'un bois dur à plus haute densité (Givnish 1995, Loehle 2000). Cette diminution de densité diminue directement la résistance au chablis (King 1986). Inversement, les espèces tolérantes, qui croissent lentement en allouant plus de leurs ressources dans la composition de leur bois, sont plus résistantes aux chablis. Les essences intolérantes sacrifient la résistance mécanique au profit d'une plus grande croissance en hauteur, tandis que les espèces de fin de succession investissent dans des traits qui assurent une plus grande longévité, tel un bois plus résistant (Loehle 1988, Tilman 1988, Givnish 1995). Deux espèces retrouvées régulièrement dans la littérature démontrent bien ce concept, il s'agit du peuplier faux tremble, espèce pionnière intolérante très vulnérable au chablis et l'érable à sucre, une espèce de fin de succession tolérante connue pour être très résistante (King 1986, Webb 1989). De plus, en occupant une place dominante

pendant une longue période du développement des peuplements, les essences intolérantes s'exposent à des vents plus violents que les espèces tolérantes qui sont protégées en sous couvert (Foster 1988b, Webb 1989, Loehle 2000).

Profondeur et étendue des racines

L'une des deux fonctions principales des racines est de fournir un ancrage à l'arbre (Ennos 1989). Lors de vents violents, l'ancrage fournit une résistance aux déracinements des arbres (Ennos 1993). Le balancement de l'arbre, sous l'action du vent, engendre une force horizontale qui est transmise jusqu'à la base du tronc. Cette force va appliquer une tension et une compression au système racinaire, force qui sera transférée au sol (Stokes et al. 1995). La résistance des racines à la tension et le poids de la plaque formée par les racines et le sol sont les deux principaux facteurs qui déterminent la résistance de l'ancrage (Coutts 1983, Peltola et al. 1999b). Mergen (1954) a identifié les racines courtes et trapues, qu'elles soient obliques ou horizontales, comme étant les plus résistantes au déracinement. De fines racines peuvent également augmenter la résistance en augmentant le poids de la plaque racines/sols (Mergen 1954). Les racines pivotantes peuvent être résistantes au déracinement lorsqu'elles sont suffisamment profondes (Mergen 1954). Lorsque la force exercée par l'enracinement est plus grande que la force de la tige, l'arbre cassera plutôt que de déraciner (Schaetzl 1989).

La littérature semble mince à ce qui a trait aux différences d'ancrage racinaire entre les espèces. La plupart des articles à ce sujet concernent l'épinette de Sitka, une essence d'une grande importance économique en Europe (Day 1953, Nicoll et al. 2006). La racine pivotante que possède cette espèce la rend résistante au chablis. Puisque le développement et l'ancrage des racines sont fortement reliés aux propriétés du sol, ce facteur va grandement influencer la résistance des arbres aux déracinements (Stokes et al. 1996) (voir section 1.1.2.2- Composition du sol)

Type d'essence

La plus faible densité des bois de résineux (« softwood ») rend généralement ces essences plus vulnérables que les feuillus (« Hardwood ») (Spurr 1956, Webb 1989, Foster et Boose 1995). La différence se situe au niveau des tissus composant le bois, qui confèrent une plus grande résistance aux feuillus (Keith et Kellogg 1981). La plus faible densité amènerait les conifères à casser plutôt qu'à déraciner (Putz et al. 1983). La forme commune du houppier de ces groupes, ronde chez les feuillus et triangulaires pour les résineux, et la répartition verticale du feuillage pourraient porter à croire que la force du vent agit différemment sur ces espèces. Malgré que la forme et la grandeur de la cime modifient l'effet du vent (Mergen 1954), aucune étude ne semble avoir fait la distinction entre les feuillus et les conifères pour ces caractéristiques. Le grand nombre d'interactions entre les caractéristiques d'un arbre (ex : forme de la cime, enracinement, densité du bois) rendent souvent difficile l'isolement de caractéristique. Finalement, lors de tempête hivernale, la perte des feuilles réduit l'emprise du vent sur les feuillus, diminuant ainsi le risque de chablis (Peltola et al. 1999b).

1.1.1.2 Caractéristiques des peuplements

L'âge du peuplement

Everham et Brokaw (1996) rapportent plusieurs études qui démontrent une corrélation positive entre la vulnérabilité d'un peuplement et son âge. Premièrement, l'augmentation de la hauteur du peuplement avec l'âge expose les individus aux vents plus violents qui sévissent à plus haute altitude, augmentant ainsi leur vulnérabilité (Foster 1988b). Deuxièmement, l'augmentation des maladies et des faiblesses structurales réduisent la résistance mécanique des individus qui composent ces peuplements plus âgés (Foster 1988b). Dernièrement, la structure d'âge inéquienne,

qui est souvent observée dans les peuplements plus âgés, forme une canopée irrégulière qui augmente la turbulence du vent et sa pénétration dans le peuplement. Un couvert forestier équien permet moins aux vents d'intensité faible à modérée de pénétrer dans le peuplement (Savill 1983). D'autres études ont démontré une plus grande susceptibilité des peuplements plus jeunes. Ce phénomène serait dû à une sélection, dans les peuplements plus âgés, des individus les plus résistants (Everham et Brokaw 1996). La plus grande proportion d'espèces pionnières intolérantes augmenterait aussi la vulnérabilité de ces peuplements (Rich et al. 2007).

Densité du peuplement

La quantité de dommage d'un peuplement est inversement corrélée à sa densité. Les peuplements plus denses ont une meilleure capacité à dissiper le vent et ne permettent pas au vent de pénétrer dans le peuplement (Smith et al. 1987, Foster 1988b, Everham et Brokaw 1996). Dans les peuplements d'épinette noire, l'augmentation de la résistance avec la densité est également due à un réseau racinaire entremêlé qui permet un meilleur ancrage racinaire (Smith et al. 1987). La densité du peuplement peut influencer sur la croissance des arbres et ainsi modifier sa résistance au chablis (Peltola et al. 1999b). Par exemple, les arbres dans une plantation de faible densité vont avoir des nœuds plus nombreux et grands ainsi qu'une plus faible densité du bois, facteurs qui diminuent la résistance des arbres (Porter 1981, Haygreen et Bowyer 1989).

Composition du peuplement

La susceptibilité d'un peuplement due à sa composition s'explique principalement par les différences de vulnérabilité entre les espèces et leurs proportions dans le peuplement (Foster 1988b, Canham et al. 2001). Par exemple,

comme il y a été question, l'augmentation de la proportion d'espèces intolérantes dans les jeunes peuplements augmente leurs vulnérabilités.

1.1.2 Facteurs abiotiques

1.1.2.1 Conditions de la tempête

L'intensité de la perturbation

L'un des premiers facteurs à examiner pour comprendre la vulnérabilité aux chablis est la vitesse du vent (intensité), facteur fortement corrélé au taux de chablis durant une tempête (sévérité) (Everham et Brokaw 1996, Ruel 2000). La force appliquée à l'arbre augmente avec la vitesse du vent : plus la vitesse du vent est élevée et plus grand sera le nombre d'individus qui dépasseront leur moment critique et qui casseront ou déracineront (Peltola et al. 1999b, Gardiner et Quine 2000). La variation interspécifique dans la susceptibilité au chablis est donc réduite avec l'augmentation de l'intensité (Canham et Loucks 1984, Canham et al. 2001): en chablis modéré les individus les moins résistants vont être touchés, tandis qu'en chablis sévère beaucoup plus d'individus seront atteints, sans grande distinction pour leurs résistances mécaniques (Peterson et Pickett 1991). La vitesse du vent varie avec l'exposition topographique du site (voir section « Topographie ») (Mitchell 1995).

Direction du vent

Il est aussi important de considérer la direction du vent. À vitesse égale, des vents provenant de directions non habituelles peuvent causer plus de dommage que des vents dominants. Les individus exposés à des vents qui proviennent relativement de la même direction s'adaptent à ces conditions. Les arbres peuvent modifier la disposition et la croissance des cellules du bois pour augmenter la résistance des

sections les plus exposées aux vents (Mergen 1954, Wilson et Archer 1979, Robertson 1987). Appelé bois de réaction, ce bois particulier diffère selon le type d'essence. Chez les résineux, il s'agit du bois de compression qui se forme dessous les branches et chez les feuillus il s'agit du bois de tension qui se forme sur le dessus des branches (Wilson et Archer 1979).

Conditions météorologiques précédentes la tempête

Un plus haut taux de chablis est observé lorsque la tempête est précédée par une période de précipitations abondantes. Un sol saturé en eau est plus instable dû à la diminution de la cohésion entre les particules, ce qui favorise le cisaillement du sol et ainsi le déracinement des arbres (voir section 1.1.2.2 - Composition du sol ») (Foster 1988b).

Période de l'année

Comme indiqué auparavant, la perte des feuilles durant l'hiver diminue la force appliquée par le vent sur l'arbre, diminuant ainsi la vulnérabilité des essences feuillues. De plus, durant la saison froide, le sol gelé en hiver offre, de façon générale, un meilleur ancrage racinaire (Peltola et al. 1999a).

Topographie

D'importantes variations de la vitesse du vent sont induites par la topographie. La vitesse du vent augmente lorsqu'il passe dans un passage étroit et devient plus turbulent en passant par-dessus un obstacle (Ruel 1995). Ce phénomène augmente la vulnérabilité des individus établis sur les crêtes (lignes faites par des chaînes de montagnes), les pentes et dans les vallées (Schaetzel et al. 1989a, Ruel 2000). D'autres résultats démontrent une diminution des dommages sur ces sites, suggérant

que les vents violents auraient laissé à ces endroits les individus les plus résistants (Belligham 1991)(Belligham 1991)

1.1.2.2 Composition du sol

Les propriétés du sol affectent la résistance des arbres au déracinement en influençant le développement racinaire : la texture influence la distribution racinaire tandis que la consistance influence la qualité de l'ancrage de l'arbre (Mergen 1954). Les sols dont la densité est élevée, tels les sols argileux, ne permettent pas aux racines de se répandre et de pénétrer en profondeur. Le système racinaire superficiel qui en résulte est moins résistant au déracinement (Mergen 1954). Le même effet est remarqué sur les sols rocailleux ou minces qui ne permettent pas un bon ancrage. À l'inverse, les arbres se développant sur un sol moins dense, tel un sol sablonneux, vont avoir des racines plus profondes et étendues qui offrent un meilleur ancrage (Mergen 1954). La cohésion des particules entre elles et entre les différentes couches de sol est aussi importante. En sol sablonneux, plus les racines sont profondes, et plus la pression que les particules sablonneuses exercent l'une sur l'autre va augmenter la résistance au déracinement (Stokes et al. 1996). Finalement, les sols à faible drainage sont plus instables, augmentant la vulnérabilité au déracinement des individus établis sur ces sites (Smith et al. 1987) (voir section « Condition de la tempête »).

1.2 Effet du chablis sur la structure et la composition

Cette perturbation modifie la structure des peuplements en cassant et déracinant les arbres de la canopée, entraînant une diminution de la surface terrière (Peterson et Pickett 1991, Foster et al. 1997). Puisque les arbres de grande taille sont les plus atteints, il en résulte une diminution de la hauteur des peuplements (Foster et al. 1997). Plus l'intensité de la perturbation est élevée et plus grand sera le nombre d'individus tués et plus l'effet structural sera prononcé.

Les effets principaux de la chute des arbres sont une augmentation de bois morts au sol et une augmentation de lumière due à l'ouverture du couvert forestier (Richards et Williamson 1975). La perturbation du sol par le déracinement des arbres crée des lits de germinations d'une grande importance écologique (Lutz 1960, Beatty et Stone 1986b, Schaetzl et al. 1989a, Clinton et Baker 2000). Ces changements de condition ont une grande incidence pour la dynamique et la succession de la communauté végétale.

Pour ce deuxième volet portant sur l'effet du chablis sur la structure et la composition, une attention particulière sera premièrement portée à l'importance des arbres déracinés. Dans un deuxième temps, il sera question de la réponse de la forêt à ces changements de conditions.

1.2.1 Importance des arbres déracinés

Lors du déracinement, une quantité de sols est extraite en même temps que les racines, créant un creux appelé puits et une élévation composée de racines et de sol appelée monticule. L'exposition du sol minéral et la variation topographique de ces microsites offrent divers habitats pour la colonisation, contribuant à la diversité en espèces des zones perturbées (Schaetzl et al. 1989a). Des semis et des gaules d'espèces pionnières, retrouvés sur les sites perturbés, se concentrent principalement là où les arbres ont été déracinés, ces endroits étant complètement libre de litière, de racine et d'ombre (Putz 1983). Plusieurs facteurs influencent l'établissement des espèces dans les puits et les monticules. L'humidité est le principal facteur qui contribue à un établissement différentiel de ces microsites (Peterson et al. 1990). Plusieurs études ont démontré une plus grande colonisation des monticules, due à des conditions trop humides et à une trop grande accumulation de litière dans les puits (Schaetzl et al. 1989a). Cependant, dans des conditions plus sèches, les puits

semblent être des milieux plus favorables grâce à une plus grande disponibilité des nutriments, à une humidité plus grande en été ainsi qu'à un pH et une température modérés, tandis que les monticules sont secs, acides, pauvres en nutriments et exposés en hiver (Beatty 1984). Peterson et Pickett (1990) ont également remarqué une plus grande richesse et une plus grande diversité floristique dans les puits. Ces derniers avaient une biomasse plus élevée ainsi qu'une plus grande densité de semis. De façon générale, les trous et les monticules ne diffèrent pas quant aux espèces colonisatrices, mais diffèrent au niveau de la densité des espèces présentes (Webb 1989). Parmi les espèces qui sont favorisées par ces microsites, le bouleau jaune, espèce à petites graines facilement dispersées, est connu pour bien s'établir et se régénérer dans ces microsites (Peterson et al. 1990, Peterson et Pickett 1995, Loehle 2000, Doyon et Bouffard 2008).

Le nombre de puits et monticules suite à un chablis est variable (ex : Cooper et Ellis (1999) : 8,3% ; Greenberg et McNab (1998) : 1,6 - 4,3 % ; Weeb (1988) : 1,6 % - 7,2 % ; Palmer et al. (2000) : 4,8 % ; Peterson et al. (1990) : 11 % ; Doyon (2008) : 5 % ; Harrington et Bluhm (2001) : 4,4 %). Leurs dimensions sont corrélées positivement avec la grosseur de l'arbre (Putz 1983, Peterson 2007). C'est la biomasse de l'arbre qui semble être la plus corrélée avec la dimension des microsites (Clinton et Baker 2000).

Cette microtopographie ainsi créée et certains des changements dans les propriétés physiques et chimiques du sol peuvent persister pour des centaines d'années (Beatty et Stone 1986). L'un des principaux effets néfastes des coupes de récupération en chablis est la fermeture du puits par le monticule lors de la coupe des arbres déracinés, réduisait ainsi les lits de germination favorables (Doyon et Bouffard 2008).

1.2.2 Réponse de la forêt - Effet sur la composition et la succession

Suite au chablis, la première réponse de la végétation est une augmentation de la croissance radiale des arbres qui se situent en périphérie de la parcelle perturbée. Ces arbres étendent leurs branches dans l'ouverture du couvert (Ulanova 2000). Pour les parcelles plus grandes, la reprise de la croissance de la végétation préétablie et la reproduction végétative suite au chablis sont les principaux mécanismes qui permettent la réorganisation de la végétation (Marks 1974, Morin 1990, Everham et Brokaw 1996, Cooper-Ellis et al. 1999). Les espèces qui font des rejets de souche ou de racine ont un avantage compétitif dû au système racinaire préexistant qui permet une croissance plus rapide (Peterson et Pickett 1991). Il s'agit d'un mécanisme important pour la réorganisation de la forêt, dans l'étude de Putz (1983) plus de la moitié des arbres cassés présentaient des rejets de souche. Dans les parcelles perturbées, où la densité de semis et de gaulis est faible, le recrutement d'espèces pionnières est le mécanisme prédominant. L'augmentation rapide de lumière au sol permet l'implantation d'espèces qui ne pourraient se développer sous un couvert forestier fermé ou dans des ouvertures créées progressivement (Richards et Williamson 1975). En plus de puits et monticules, le bois décomposé des souches et des troncs constitue de bons microsites pour ces espèces (Webb 1989). Plusieurs facteurs influencent le succès par reproduction sexuée. Il s'agit entre autres de la quantité de graines produites durant l'année, de la dispersion des graines des sites avoisinants, et du synchronisme de ces facteurs avec la perturbation (Marks 1974). La sévérité de la perturbation va influencer les mécanismes qui permettent la réorganisation de la forêt (Oliver et Larson 1990). Ainsi, dans un chablis sévère, où la végétation de sous étage est détruite, il va y avoir un envahissement par les espèces pionnières qui profiteront de ces conditions. Ces espèces prennent de l'expansion de 2 à 3 ans après une perturbation et vont complètement fermer la trouée (Marks 1974, Peterson et Pickett 1995). Dans ce cas, le chablis amènera la forêt à un stade successional inférieur (Pickett et White 1985). Plus de 25 ans peuvent s'écouler

avant que les espèces tolérantes (érable à sucre, sapin baumier) recommencent à dominer la strate supérieure (Marks 1974). Par contre, lors de chablis modéré, la croissance de la végétation survivante de sous étage permettra d'accélérer la succession de la forêt en favorisant les espèces de fin de succession (Rich et al. 2007)

1.3 Problématique

Le chablis est la perturbation la moins étudiée dans l'Est canadien (Vaillancourt 2008). Dans une région où le régime de perturbation est dominé par des perturbations sévères de grande envergure, tels les feux et les épidémies d'insectes (Beaudet et Messier 1997, Bergeron et al. 1999), très peu d'intérêt a été porté aux perturbations secondaires. Néanmoins, les vents violents surviennent fréquemment sur ce territoire et peuvent causer des dommages importants (Singh et Myren 1994). Dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, le temps de retour du chablis est évalué à plus de 100 000 ans, ce qui suggère une faible importance de ce phénomène dans le régime de perturbation (Vaillancourt 2008). Nonobstant, la région du Témiscaminque, située dans ce domaine, a connu 3 chablis dans les trente dernières années, le dernier de 2006 ayant touché plus de 7600 hectares (Doyon et Bouffard 2008). Quel sera son effet sur la forêt ? La composition et la structure en seront-elles affectées ? Quelle est l'importance des processus engendrés par le chablis ? Il est vrai que plusieurs études ont étudié cette perturbation dans des forêts similaires, entre autre aux Etats-Unis. Cependant, comme il en a été question dans la présente revue de littérature, les facteurs impliqués dans le chablis sont nombreux et les différences régionales rendraient l'extrapolation des résultats incertaine (Runckle 1990, Vaillancourt 2008). Par l'étude de la mortalité et de la réponse de régénération au chablis de 2006 au Témiscaminque, cette étude a pour objectif principal de connaître l'effet de cette perturbation sur la dynamique forestière en forêt mixte.

Bien que cette étude n'ait pas de lien direct avec la foresterie, il s'agit d'approfondir les connaissances écologiques sur une perturbation peu étudiée au Québec. Ces connaissances sur les perturbations secondaires seront de plus en plus nécessaires pour effectuer l'aménagement de nos forêts. En effet, la mise en œuvre de l'aménagement forestier écosystémique (afe) sur tous les territoires exploitables du Québec est partie intégrante du nouveau projet de loi (Gouvernement du Québec 2009). Ce type d'aménagement se base sur la prémisse que les forêts sont adaptées aux perturbations naturelles et aux processus que celles-ci produisent (Hunter 1993, Frelich et Reich 1998). Ainsi, la forêt sera plus résiliente à la coupe si ces changements s'apparentent à ceux créés par les perturbations naturelles (Hunter 1993). Il est donc de plus en plus reconnu qu'un aménagement basé sur notre compréhension de la dynamique des perturbations naturelles est nécessaire pour préserver la biodiversité et l'intégrité écologique de nos forêts (Attiwill 1994, Bergeron et Harvey 1997). Pour développer un tel type d'aménagement, une connaissance approfondie des régimes des perturbations naturelles des différentes régions, ainsi que de leurs historiques, sera essentielle. Cette dynamique influencée par les perturbations est déjà bien connue pour certains écosystèmes, comme la forêt boréale où la caractérisation des différentes perturbations, tel le régime des feux, est étudiée depuis plusieurs années (Bergeron et Dansereau 1993, Beaudet et Messier 1997, Weir et al. 2000). Cependant, pour d'autres types de forêts, telle la forêt mixte, où le feu a pourtant moins d'importance, ces connaissances sont encore minces (Beaudet et Messier 1997).

CHAPITRE II

EFFET DU CHABLIS SUR LA DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS FORESTIERS MIXTES

Article rédigé par Francis Manka
et révisé par Daniel Kneeshaw

Par soucis d'économie de papier, les références bibliographiques
de l'article se trouvent à la fin du mémoire

2.1 Résumé

Les chablis peuvent avoir un grand impact sur la dynamique forestière. Les principaux effets de cette perturbation sont une augmentation de lumière, crée par la mortalité au niveau de la canopée, ainsi que la création de nouveaux milieux de germination. Ces conditions permettent la croissance de la végétation de sous étage et l'établissement de nouveaux individus. En fonction de la sévérité des dommages, qui modifie l'ouverture de la canopée, le niveau de mortalité des différentes strates et les perturbations du sol (bois morts, puits et monticules), les effets sur la structure et la composition peuvent varier. En effet, en ayant des vulnérabilités différentes au chablis ainsi que des réponses variées aux perturbations, certaines essences seront favorisées en fonction des conditions crée par la tempête. Le 17 juillet 2006, un orage violent affecte une grande superficie de forêt mixte nordique, zone historiquement peu touchée par cette perturbation. L'objectif de cette recherche est de connaître l'effet des chablis sur la dynamique forestière de ces forêts mixtes, et ce par l'étude de la mortalité et de la réponse de régénération. La principale hypothèse est que cette dynamique sera influencée par la sévérité de l'événement. L'échantillonnage s'est fait à l'été 2008, un total de 15 sites situés en chablis sévère et 15 situés en chablis modéré ont été échantillonnés. L'identification des arbres morts et vivants a premièrement permis de déterminer la vulnérabilité des espèces au chablis et les facteurs influençant cette dernière. Les semis d'essences arborescentes ont été échantillonnés à la base des arbres morts afin de déterminer leurs abondances sur différents milieux de germination. Finalement, des matrices de transition ont été construites à partir des données de la mortalité et de la régénération pour évaluer la composition forestière post-chablis. De façon générale, les chablis modérés ont eu peu d'impact sur la structure forestière tandis que les chablis sévères ont diminué la densité des peuplements ainsi que la taille moyenne des arbres. C'est en chablis sévère que les différences interspécifiques jouent un rôle important au niveau de la mortalité, augmentant potentiellement l'impact sur la dynamique post-chablis. Néanmoins dans les deux sévérités, les essences intolérantes sont les plus vulnérables à cette perturbation. Sous les arbres morts, les semis les plus abondants étaient ceux des espèces tolérantes et semi-tolérantes, qui ont pu s'installer dans des conditions ombrageuses. Les puits et monticules créés par cet événement, malgré leur faible couverture, ont permis l'établissement du bouleau jaune, espèce aux conditions de germination spécifiques. Les résultats de mortalité et de régénération semblent indiquer que le chablis pourrait modifier la composition des peuplements en favorisant des espèces de succession de milieu et de fin de succession.

2.2 Introduction

En influençant de façon substantielle la dynamique forestière, les perturbations naturelles sont considérées comme la principale force qui modèle la structure et la composition des écosystèmes (White 1979, Pickett et White 1985, Oliver et Larson 1990, Attiwill 1994, White et Jentsch 2001, Frelich 2002). La mortalité et la réponse de la forêt, qui diffèrent selon le type et les caractéristiques d'une perturbation, engendrent une diversification des mécanismes de succession (White 1979, Runkle 1985).

Les chablis sont connus pour avoir une grande importance dans le régime de perturbations des forêts nordiques tempérées du nord-est et du centre nord de l'Amérique du Nord (Bormann et Likens 1979, Canham et al. 2001, Vaillancourt 2008). Cette perturbation, causée par des vents violents et extrêmes, modifie la structure des peuplements en cassant et déracinant les arbres de la canopée (Canham et Loucks 1984, Peterson et Pickett 1991). L'augmentation de lumière et de bois mort créée par la chute des arbres, ainsi que la perturbation du sol engendrée par les arbres déracinés modifie l'environnement physique et la disponibilité des ressources (Lutz 1960, Richards et Williamson 1975, Putz 1983, Putz et al. 1983, Schaetzl et al. 1989a, Webb 1989, Peterson et al. 1990, Peterson et Pickett 1991, Ulanova 2000). Ces changements de conditions créent des substrats favorables pour le recrutement d'espèces à petites graines, qui sont facilement dispersées, tels le bouleau jaune et la pruche (Peterson et al. 1990, Peterson et Pickett 1995, Doyon et Bouffard 2008).

La plus faible fréquence des chablis en forêts mixtes tempérées nordiques, zone de transition entre la forêt feuillue et boréale, (Nolet et al. 1999, Vaillancourt 2008, Reyes 2009) explique que très peu d'études y aient été consacrées, et ce, malgré que les effets sur la composition et la dynamique forestière soient visibles

pour de nombreuses années (Peterson 2000). De plus, les modèles climatiques globaux prévoient une augmentation de la fréquence des orages et tornades, suggérant une augmentation de l'importance des chablis dans la dynamique forestière (Overpeck et al. 1990). Les études en forêt tempérée nordique proviennent principalement de régions plus au sud (ex : Lorimier 1977, Canham et Louks 1984, voir également la revue de littérature de Everham et Brokaw 1996) où les conditions météorologiques favorisent ce type d'événements (Peterson 2000). Malgré les similitudes de compositions entre ces forêts, plusieurs différences abiotiques telles le climat, la topographie et le type de sol rendent l'extrapolation de ces résultats aux forêts mixtes tempérées nordiques incertaine (Runckle 1990, Vaillancourt 2008).

Cette étude a donc pour objectif de déterminer l'effet du chablis sur la dynamique forestière en forêt mixte tempérée nordique, en ayant comme hypothèse principale que cette dynamique sera influencée par la sévérité de la perturbation. En effet, la littérature porte à croire que les patrons de mortalité, ainsi que la réponse de la végétation, sont modifiés par l'intensité de la tempête. Plusieurs différences morphologiques entre les espèces, au niveau de la résistance du bois (Putz 1983), de la tolérance à l'ombre (Foster 1988b, Webb 1989, Foster et Boose 1992, Foster et Boose 1995, Canham et al. 2001, Rich et al. 2007), du système racinaire (Burns et Honkala 1990, Peterson 2000, Quine et Gardiner 2007) et du type d'essence (feuillus vs conifères) (Bormann et Likens 1979, Webb 1989), influencent leurs vulnérabilités au chablis et leurs tendances à déraciner ou casser. Or, ces variations joueraient un rôle important au niveau de la succession dans les chablis modérés, où les individus les moins résistants seraient plus atteints. En chablis sévère, ce rôle serait moins important du fait de la plus grande force du vent qui réduirait ces différences de vulnérabilité (Peterson et Pickett 1991, Canham et al. 2001). Pour ce qui est de la réponse de la végétation, la vitesse et le type de réponse semblent également influencés par l'intensité de la perturbation (Runckle 1985, Turner et al. 1998). Un chablis faible à modéré favoriserait les essences de fin de succession présentes en

sous-étage qui sont libérées du couvert. Pour les chablis plus sévères, où il y a destruction de la régénération préétablie, les essences pionnières de début de succession seraient celles favorisées par les conditions produites. (Runkle 1985, Turner et al. 1998, Arévalo et al. 2000). La sous hypothèse sera que les chablis modérés avanceront la succession de la forêt tandis que les chablis sévères auront pour conséquence de retarder celle-ci (Veblen et al. 1989, Everham et Brokaw 1996, Arévalo et al. 2000).

Pour atteindre l'objectif de détermination de l'effet du chablis sur la dynamique forestière en forêt mixte tempérée nordique, et ainsi vérifier l'hypothèse selon laquelle la dynamique est influencée par la sévérité, cette étude s'intéressera aux patrons de mortalité et à la régénération suite aux chablis modérés et sévères. Pour la mortalité, il sera question des différences de vulnérabilité à mourir et à casser/déraciner entre les espèces ainsi que les caractéristiques responsables de ces différences. La régénération permettra de connaître l'importance des microsites produits lors du chablis pour les essences arborescentes en régénération. Ces résultats permettront de comparer les impacts entre les deux sévérités de chablis.

2.3 Aire d'étude

2.3.1 Description

Cette étude s'est déroulée au Témiscamingue dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune de l'Ouest (unité d'aménagement 81). Situé dans le sud-ouest de la province de Québec (Canada), ce sous domaine bioclimatique, d'une superficie de 31 324 km², est délimité au nord par le 47^e parallèle et au Sud par le 46^e parallèle (Gosselin 2002, Saucier 2009). À une altitude moyenne de 300 m, les peuplements sont à 90 % feuillus ou mixtes. Les peuplements feuillus sont essentiellement composés d'érables ainsi que de feuillus intolérants (Gosselin et al.

2000). Les peuplements mixtes sont composés de feuillus intolérants et de conifères tandis que les peuplements résineux sont principalement des pessières noires et des pinèdes blanches (Gosselin et al. 2000). Le régime de perturbations naturelles de cette région est caractérisé par une grande diversité de perturbations (Grenier et al. 2005). Malgré que le feu soit moins présent qu'en zone boréale, le climat relativement sec (précipitations annuelles inférieures à 1000mm) favorise cette perturbation (Grenier et al. 2005, Saucier 2009). Ainsi, les pinèdes blanches et rouges et les peupleraies à grandes dents, qui couvrent de grandes superficies dans le sous domaine, ont souvent comme perturbation d'origine un incendie (Drever et al. 2006, Saucier 2009). Outre les feux, le régime est caractérisé par des perturbations secondaires par trouées qui permettent le renouvellement des érablières (Grenier et al. 2005, Saucier 2009). Cette diversification des perturbations expliquerait la grande diversité spécifique de ce territoire (Grenier et al. 2005). Un total de 23 espèces d'arbres y est retrouvé (Saucier 2009).

Les sites à l'étude (Fig. A1 – Appendice A) se situent plus précisément entre la latitude 46°32' à 46°52' N et la longitude 79°3' à 78°31' W, territoire situé dans la région écologique 3a du domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune de l'Ouest. La station météorologique la plus proche de cette zone se situe au barrage Témiscamingue (46°42'; 79°06') : pour la période de 1971 à 2000, cette station a enregistré une température annuelle moyenne de 4,4 °C et des précipitations annuelles moyennes de 963 mm, dont 23,5 % sous forme de neige (Environnement Canada 2009).

2.3.2 Les chablis de la région

Malgré que l'intervalle de retour soit très élevé pour ce domaine bioclimatique (plus de 100 000 ans), la région du Témiscamingue semble relativement sujette aux vents violents. En 30 ans, 3 épisodes ont été répertoriés (1983, 1999, 2006)

(communication personnelle Tembec), ce qui met en question un si long intervalle. Pour cette étude, il sera question du chablis de juillet 2006, provoqué par un orage violent qui a touché l'Ouest de la province du Québec. De la frontière de l'Ontario, jusqu'en Mauricie, 21 000 hectares de forêts ont été touchés par des vents violents qui fluctuaient entre 80 et 120 km/h (Bordeleau et al. 2006). Avec plus de 7600 hectares de forêt renversée, le Témiscamingue est parmi les régions les plus atteintes. Sur cette superficie, 3281 ha sont des chablis modérés (33 % à 66 % de mortalité) et 2022 ha sont des chablis sévères (plus de 66 % de mortalité) (Doyon et Bouffard 2008).

2.4 Méthodes

2.4.1 Sélection des sites

Les sites échantillonnés ont été identifiés à partir de cartes écoforestières de la région. Un total de 30 sites était recherché pour l'étude, sites qui devaient avoir été soumis à des chablis modérés ou sévères en 2006 et ne pas avoir subi de coupe de récupération. Afin d'avoir une vue d'ensemble de l'effet des chablis dans l'érablière à bouleau jaune de l'Ouest, la sélection des sites a été faite de façon à englober les trois différents types de couvert. L'échantillonnage a donc compris 11 sites feuillus, 11 mixtes et 8 résineux répartis dans les deux intensités de chablis. Plusieurs facteurs abiotiques et biotiques influencent la susceptibilité d'un peuplement au chablis. Afin d'isoler l'effet de l'intensité, la sélection des sites s'est faite de façon à réduire l'effet de ces facteurs. Pour limiter l'effet des facteurs biotiques, les sites sélectionnés devaient être le plus similaires possible en termes de densité, de hauteur moyenne et d'âge du peuplement. Pour les facteurs abiotiques, les sites devaient avoir une pente et un régime hydrique similaire. Les critères de sélection initiaux ont cependant dû être réduits afin de trouver les sites nécessaires à l'étude. Les caractéristiques des peuplements échantillonnés, ainsi que la description de ces caractéristiques, sont respectivement disponibles aux tableaux A1 et A2 de l'appendice A.

2.4.2 Échantillonnage

L'échantillonnage s'est fait entre les mois de mai et d'août 2008. L'emplacement du transect a été positionné au hasard, à partir de ArcGiS, et par la suite localisé au GPS. Sur chaque site, un transect triangulaire de 30 mètres de côté a été tracé, la forme triangulaire permettant de minimiser les biais qui pourraient être produits par des chutes dans l'axe du transect (Van Wagner 1982)

2.4.2.1 Mortalité

Tous les arbres cassés ou déracinés qui croisaient le transect ont été recensés : le dhp (diamètre de l'arbre à hauteur de poitrine), le type de mortalité (brisure ou déracinement) ainsi que l'identification à l'espèce ont été répertoriés. Ces données ont été utilisées pour effectuer des analyses sur le type de mortalité (cassé vs déraciné). Pour la mortalité due au chablis, les arbres vivants et morts ont été échantillonnés dans 3 quadras de 160 m² (20m x 8 m) répartis également le long du transect (un sur chaque côté du triangle). Le dhp et l'identification à l'espèce ont été répertoriés pour ces individus. Ces données ont également permis de mesurer l'effet du chablis sur la structure (densité, surface terrière et moyenne de dhp).

2.4.2.2 Régénération

À la base de chaque arbre échantillonné sur le transect triangulaire, un quadra circulaire de 15 m² (2,18 m de rayon) a permis de recenser tous les individus plus petits que 9 cm de dhp. Les individus ont été classés selon la hauteur (0-50cm ; 50cm-1m ; > 1m) et le site d'établissement (puits, monticules, non perturbés). Lorsque l'arbre était déraciné, la longueur et la profondeur maximale du puits et la largeur et hauteur maximale du monticule, ont été mesurées. Finalement, le nombre de mètre linéaire du transect couvert par le puits et monticules a été calculé.

2.5 Analyse des données

2.5.1 Mortalité et type de mortalité

2.5.1.1 Effet du chablis sur la structure

Les effets du chablis sur la structure (moyenne de dhp, surface terrière et tiges/ha) ont été calculés à partir des arbres morts et vivants échantillonnés dans les quadras de 160m². Les mesures pré chablis ont été calculées à partir de tous les arbres vivants et les arbres morts du chablis qui avaient leurs pieds à l'intérieur du quadra, tandis que les mesures post chablis ont été calculées en considérant seulement les arbres vivants. Ces mesures ont été faites par sites et les analyses de variance ont permis de connaître, pour chaque sévérité, s'il y avait une différence de structure significative avant et après perturbation.

2.5.1.2 Descriptions des variables pour modéliser la mortalité et le type de mortalité

Les espèces échantillonnées ont été classées selon des caractéristiques susceptibles d'influencer leurs susceptibilités à mourir du chablis et leurs types de mortalité. Il s'agit de la tolérance à l'ombre, de la densité du bois vert, le type d'essence et le système racinaire. Les dhp ont aussi été groupés en classes pour faciliter l'interprétation des résultats. Les régressions logistiques permettront de déterminer l'effet de ces variables sur la mortalité et le type de mortalité. La description des variables est disponible à l'Appendice B (Tab. B1, B2, B4, B5).

Tolérance à l'ombre

Les espèces ont été classées selon 3 classes de tolérance (tolérant, semi-tolérant et intolérant) à partir de l'index créé par Humbert et al. (2006). Cet index, qui

s'appuie sur la littérature et l'avis d'experts, échelonne la tolérance entre 1 (très tolérant) et 9 (très intolérant). Les espèces dont l'indice est situé entre 1 et 4 ont été classées tolérant, entre 5 et 6, semi-tolérants et entre 7 et 9 intolérants.

Densité du bois

Deux classes de densité de bois ont été créées à partir de la gravité spécifique du bois vert de chaque espèce (Mullins et McKnight 1981, Wenger 1984). Cette densité varie entre 0,3 et 0,56 g/cm³, la valeur de 0,45g/cm³ ayant été sélectionnée pour séparer les essences à densité faible et élevée (de 0,3 g/cm³ à 0,44 g/cm³ = densité de bois faible ; 0,45 g/cm³ à 0,56 g/cm³ = densité de bois élevée).

Type d'essence

Pour les analyses, les essences ont été séparées en deux grands groupes, soit feuillus et résineux. Ces deux taxons appartiennent chacun au sous-embranchement des spermatophytes : gymnosperme pour les résineux et angiosperme pour les feuillus (Ozenda 2000). Outre la distinction entre ces deux sous-embranchements au niveau de la reproduction, la structure de leurs bois les différencie également (Ozenda 2000).

Enracinement

Les espèces ont été classées selon trois types de développement racinaire, soit latéral profond (Lp) et latéral superficiel (Ls). La distinction entre latéral profond et superficiel se fait par la profondeur maximale d'enracinement. Pour la grande majorité des espèces, les types de développement racinaire sont ceux retrouvés dans la Manuelle de foresterie (Doucet et Côté 2009). Pour les espèces n'étant pas présentes dans le manuel, le type de développement racinaire a été extrapolé à partir

des informations trouvées dans « The sylvic of North America » (Burns et Honkala 1990).

Classe de dhp

Le dhp a été regroupé en 4 catégories : de 5 cm à 9,9 cm (A), ce qui représente les gaules, de 10 cm à 19,9 cm (B), les arbres de sous couverts, de 20 à 29,9 cm (C), les arbres moyens de la canopée et plus grands que 30 cm (D), représentant les arbres dominants de la canopée.

2.5.1.3 Corrélation entre les variables

Le coefficient tau (τ) de Goodman et Kruskal a été utilisé pour mesurer le degré d'association entre les variables explicatives qualitatives (Droesbeke et al. 2005). Ce coefficient d'association permet de connaître à quel point une variable, dite « indépendante », influence une autre variable qui est considérée « dépendante ». Ce coefficient est asymétrique, la valeur du tau va donc changer selon le choix de la variable indépendante. Une valeur de 1 indique que la variable « dépendante » explique la totalité de la variable « indépendante ». Une valeur de 0 indique qu'il n'y a aucune dépendance de la variable dite « dépendante » par rapport à la variable « dépendante ». Lorsque deux variables sont fortement, il est préférable de seulement en sélectionner une pour les modèles afin d'éviter des informations redondantes. L'analyse de corrélation entre les différents facteurs biotiques pour la mortalité en chablis sévère et modéré, ainsi que pour le type de mortalité, a montré un faible taux de corrélation entre les variables (Tab. C1 – Appendice C).

2.5.1.4 Tableaux de contingence

Les relations entre les variables explicatives et le statut au chablis (mort ou vivant) ainsi que le type de mortalité (cassé ou déraciné) ont été explorées à partir de tableaux de contingence.

2.5.1.5 Régressions logistiques

Des modèles de régressions logistiques à effets mixtes ont été faits avec R pour déterminer les facteurs qui conditionnent la mortalité et le type de dommage des arbres. Les régressions logistiques ont été utilisées dans des études similaires (Arévalo et al. 2000, Jalkanen 2000, Scott et Mitchell 2005). Ce type de régression est utilisé lorsque la variable dépendante est de forme binaire (ex : mort ou vivant) (Hosmer et Lemeshow 1989, Gonzalez 2005, Doucet et Côté 2009). Elle permet donc de connaître le lien entre une variable dichotomique et un ensemble de variables qualitatives et/ou quantitatives (Aminot et Damon 2002). Cette analyse effectue une transformation logarithmique pour changer une fonction de probabilité linéaire en forme sigmoïdale, telle que :

$$E(Y) = \frac{\exp(\beta_0 + \beta_1 X)}{1 + \exp(\beta_0 + \beta_1 X)}$$

où $E(Y)$ est la probabilité et β_1 , β_0 sont les coefficients de régression (Hosmer et Lemeshow 1989, Gonzalez 2005). L'un des principaux avantages d'utiliser la régression logistique est qu'elle ne nécessite pas de conditions d'application aussi restrictives que d'autres types de régression. Pour des événements relativement rares, comme un chablis, ces conditions seraient difficilement applicables. L'un des intérêts de la régression logistique est le rapport de côte (ou « odds ratio » en anglais). Ce rapport représente la force d'association entre un facteur et l'événement étudié. Il est défini, pour un facteur donné, par le rapport entre la probabilité qu'un événement

arrive et celle que cet événement n'arrive pas. L'odds ratio (OR) se calcule facilement à partir du coefficient de régression : $OR = \exp(\beta_1)$ (Hosmer et Lemeshow 1989). Les modèles mixtes permettent de prendre en compte les effets aléatoires du design expérimental (sites et transects) (Bolker et al. 2009).

Pour la mortalité (mort ou vivant) et le type de mortalité (cassé ou déraciné), deux types de régressions logistiques ont été faites : le premier examine l'effet de l'espèce sur la mortalité et le type de mortalité où seules les espèces ayant un $n > 15$ ont été gardées pour l'analyse. La deuxième régression examine l'effet des caractéristiques des espèces (voir section 2.5.1.1 « création des variables ») sur la mortalité et le type de mortalité. Les différentes variables explicatives ont été sélectionnées à partir du critère d'information d'Akaike (voir section 2.5.1.5). Pour la mortalité, ces régressions ont été faites séparément pour les deux intensités de chablis. Deux méthodes de contraste ont été utilisées pour comparer les classes d'une même variable. La méthode « écart », utilisée dans la section résultats, permet de comparer chaque classe de la variable explicative à l'effet global de cette dernière (Menard 2002). Certaines régressions ont été représentées dans l'appendice C en utilisant la méthode de contraste « indicateur », qui permet de comparer chacune des classes d'une variable avec les autres (Menard 2002).

2.5.1.6 Sélection des modèles

La sélection des modèles a été faite à partir du critère d'information d'Akaike (AIC). Ce critère est défini comme :

$$AIC = -2 (\log\text{-likelihood}) + 2K$$

où K est le nombre de paramètres estimé dans le modèle (nombre de variables + 1 pour l'intercept) (Burnham et Anderson 2002, Anderson 2008). Il est cependant

fortement recommandé d'utiliser, spécialement lorsque l'échantillon est petit, l'AICc, qui rajoute un facteur de correction au critère d'Akaike. Il est défini comme :

$$AICc = -2 (\log\text{-likelihood}) + 2K (n / (n-K-1))$$

où n représente la grandeur de l'échantillon. Dans les deux cas, ce critère prend en compte le nombre de variables, pénalisant les modèles ayant un nombre plus élevé de paramètres. Le modèle le mieux ajusté est celui dont la valeur est la plus faible. Ce n'est cependant pas la valeur du critère qui est importante, mais plutôt sa valeur relative par rapport au groupe de modèles considérés. C'est donc la différence dans la valeur du AIC (annoté Δ_i) qui est utilisée pour comparer les modèles (Burnham et Anderson 2002). Le Δ_i est calculé en soustrayant la valeur de l'AIC la plus faible à celui du modèle d'intérêt. Le modèle ayant le Δ_i le plus élevé est celui étant le moins bien supporté. Burnham et Anderson (2002) ont développé un barème pour déterminer le niveau de support des modèles à partir des Δ_i : un modèle ayant un $\Delta_i > 10$ est considéré comme ayant un niveau du support empirique nul et peut donc être omis des considérations futures. Un modèle ayant un Δ_i compris entre 3 et 7 est considéré comme considérablement moins supporté. Enfin, un modèle avec un Δ_i plus petit que 2 démontre un niveau de support empirique élevé. Une autre mesure d'intérêt est le poids d'Akaike (annoté w_i) qui est défini comme :

$$w_i = \exp (-\Delta_i / 2) / \sum \exp (-\Delta_R / 2)$$

Cette mesure, relative à l'ensemble des R modèles, effectue un changement d'échelle du Δ_i , échelonnant ce dernier sur un barème de 0 à 1, donnant la probabilité qu'un modèle soit le meilleur (Burnham et Anderson 2002).

2.5.2 Régénération et microsites

2.5.2.1 Établissement selon le microsite

Les analyses avaient pour but de comparer, entre les deux sévérités de chablis, l'établissement des semis sur différents microsites soit : puits, monticules, tronc, en périphérie du puits et du monticule (annoté péri-puits et péri-monticules) et sur sol non perturbé. Pour se faire, le nombre de tiges à hectare par sites a premièrement été calculé pour chaque espèce, et ce, par microsites. Les analyses de variance entre les sites ont par la suite été effectuées. Pour la plupart des espèces, les données ont dû être transformées pour respecter les conditions d'application. Lorsque ces conditions ne pouvaient être respectées, le test non paramétrique de Friedmann a été utilisé. Dans les deux cas, le test de Tukey a permis de comparer les moyennes. Pour chaque espèce, seulement les sites où des individus matures de la même espèce avaient été échantillonnés ont été sélectionnés dans les analyses. Les tests ont été faits séparément pour les deux sévérités de chablis.

2.5.2.2 Proportion des puits et monticules

À partir de la longueur du transect couvert par les puits et monticules, le pourcentage du parterre forestier couvert par ces microsites a été calculé pour chaque site. Les données ne respectant pas les conditions d'application pour les tests paramétriques, le test non paramétrique de Wilcoxon a donc été utilisé pour comparer les différences de proportions de puits et monticules entre les chablis sévères et modérés.

2.5.3 Dynamique / Matrice de transition

La dynamique suite aux chablis a été interprétée à partir des probabilités de transition markovienne. Les chaînes de Markov déterminent la probabilité qu'une espèce de la canopée « i » soit remplacée par une espèce en régénération « j ». Cette

probabilité est représentée comme l'importance relative de l'espèce « j » dans l'ouverture créée par l'espèce « i » (Horn 1979). Pour effectuer ces matrices, chaque arbre mort durant le chablis a été couplé avec l'individu ayant le plus de chance d'atteindre la canopée en se basant sur sa grandeur et sa vitalité. Cet individu, sélectionné dans le quadra de régénération, devait être plus grand que 1 m, sans quoi il n'était pas pris en compte dans les analyses. Lorsque les hauteurs dominantes de régénération étaient partagées entre différentes espèces, une même probabilité était attribuée à chaque espèce. Une matrice a été réalisée pour les chablis sévères et modérés. De plus, une matrice supplémentaire a été faite en remplaçant les espèces par leur tolérance à l'ombre. À partir de l'abondance des espèces mortes en chablis, et de ces matrices, l'abondance de la génération future a été prédite.

2.6 Résultats

2.6.1 Mortalité

Dans un premier temps, il sera question de l'effet du chablis sur la structure de la forêt. Par la suite, les différences de vulnérabilité entre les espèces seront abordées ainsi que les traits fonctionnels entre les espèces qui confèrent ces différences. Au totale, 718 individus ont été échantillonnés en chablis modéré et 509 en chablis sévère. La mortalité était respectivement de 10 % et 39 % (Tab. B1- Appendice B).

2.6.1.1 Effet sur la structure

Suite au chablis sévère, une diminution de la moyenne de dhp d'environ 4 cm a été observée ($p = 0,0072$) (Fig. 1a). La surface terrière (Fig. 1b) et la densité (Fig. 1c) des peuplements ont également diminué : la densité a diminué de 740 tiges/ha à 440 tiges/ha ($p = 0,0038$) (Fig. 1c) et la surface terrière de 144m²/ha à 92m²/ha ($p =$

0,0105) (Fig. 1b). En chablis modéré, ces diminutions n'ont pu être observés ($p > 0,05$) (Fig. 1)

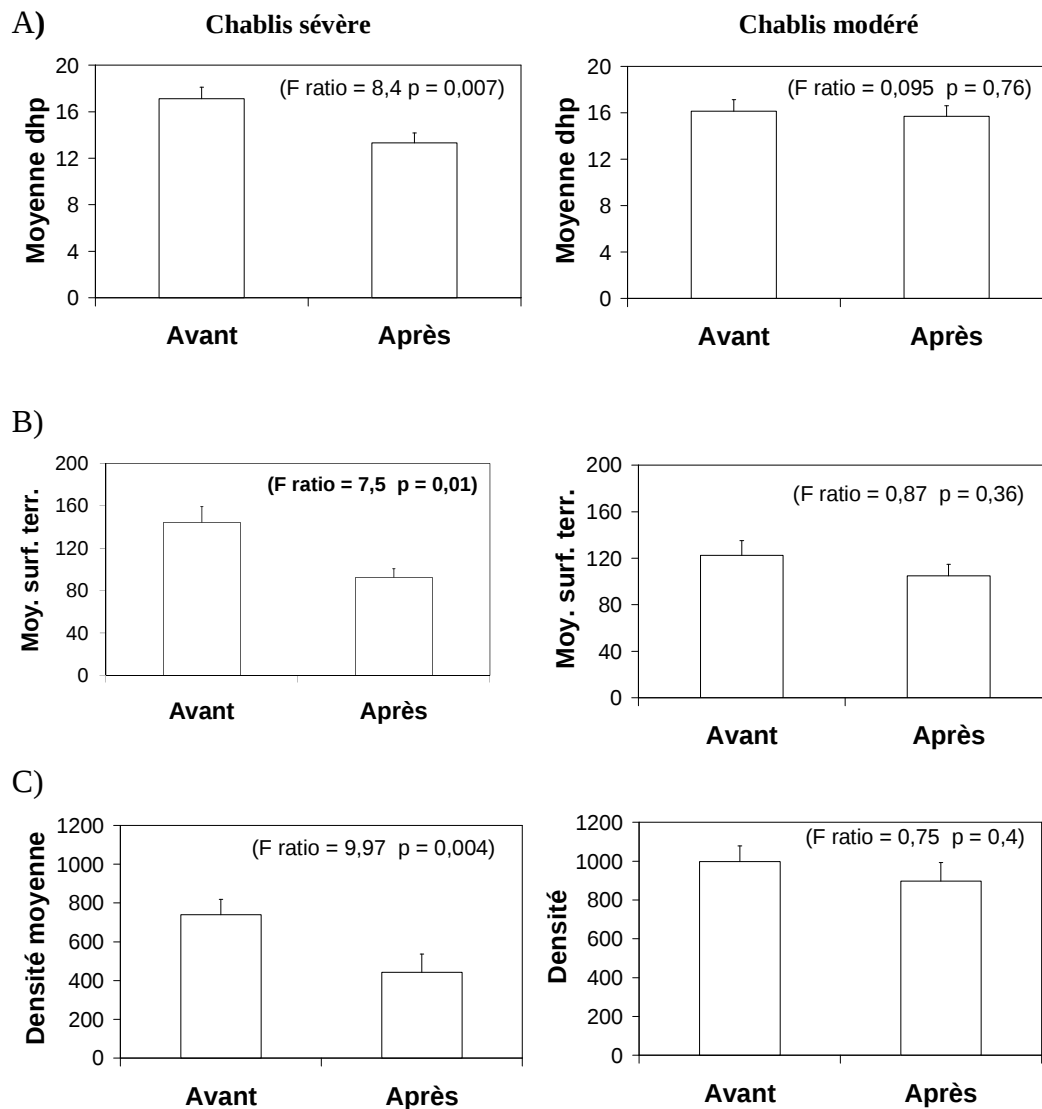


Figure 1 : Structure de la forêt avant et après perturbation selon A) la moyenne de dhp, B) la surface terrière moyenne (m^2/ha) et C) la densité moyenne (tiges/ha) en chablis sévère et modéré

2.6.1.2 Différence de mortalité entre les espèces

Des 9 espèces entrées dans la régression logistique pour les chablis sévères, le peuplier à grandes dents est l'espèce avec le plus haut taux de mortalité (94,4%) suivie par l'épinette noire et le pin blanc avec respectivement 61,8 % et 48,7 % de mortalité (Tab. B1 - Appendice B). L'érable à sucre avec 12,5 % de mortalité est l'espèce avec la plus faible mortalité, suivie par le bouleau jaune (18,7%) et l'érable rouge (23,8%) (Tab. B1 – Appendice B). La première régression indique que la mortalité varie avec l'espèce (Tab. 1b) : trois espèces montrent une probabilité de mourir différente des autres: l'érable à sucre et la pruche ($p < 0,05$) ont une plus faible probabilité de mourir tandis que le peuplier à grandes dents ($p < 0,05$) est plus vulnérable (Tab. 1b). En classant les valeurs des paramètres estimés (β) en ordre croissant (Tab. 1b), les espèces peuvent être classées selon leur vulnérabilité au chablis sévère (Fig. 2) :

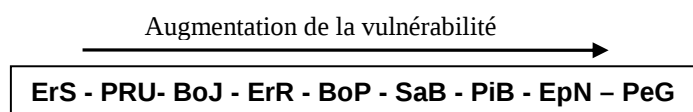


Figure 2 : Classement des espèces en ordre croissant de susceptibilité au chablis sévère. Basé sur l'estimation des paramètres (β) de la régression logistique de la mortalité en fonction de l'espèce (Tab. 1)

Ces espèces n'ont pas toute une probabilité de mourir différentes entre elles : les quatre espèces les moins vulnérables (ErS, PRU, BoJ, ErR) n'ont pas une probabilité de mourir différente entre elles, mais diffèrent tous des trois espèces les plus vulnérables (PiB, EpN, PeG) ($p < 0,05$) (Tab. C6 Appendice C). Le peuplier à grandes dents est, quant à lui, plus vulnérable que toutes les espèces (Tab. C6 Appendice C).

12 espèces ont été entrées dans la régression logistique en chablis modéré. Le pin rouge est l'espèce avec le plus haut taux de mortalité avec 33,33 % de mortalité, suivie par le peuplier grandes dents (28,27 %) et l'épinette noire (21,05%) (Tab. B1 – Appendice B). L'érable rouge et l'érable à sucre sont les espèces avec les plus faibles taux de mortalité avec respectivement 2,04 % et 1,52 % de mortalité (Tab. B1 – Appendice B). La première régression indique que la mortalité, comme en chablis sévère, varie avec l'espèce (Tab. 1a) : trois espèces ont une probabilité de mourir différente : le pin blanc, le pin rouge et le peuplier à grandes dents qui ont tous une probabilité de mourir supérieur ($p < 0,05$). Le classement des espèces à partir des valeurs des paramètres estimés (β) montre une chronologie relativement similaire au chablis sévère (Fig. 3). L'érable à sucre, l'érable rouge et le bouleau jaune sont toujours parmi les espèces les moins vulnérables qui diffèrent significativement de l'EpN, PIB et PEG. Les différences de mortalité entre les espèces les moins vulnérables et les plus vulnérables sont cependant beaucoup plus prononcées en chablis sévère que modéré. À titre d'exemple, la probabilité de mourir pour le peuplier à grandes dents comparativement à l'érable à sucre est environ 15 fois plus élevée en chablis sévère que modéré.

Outre les différences dans le nombre d'espèces sélectionnées dans les analyses, notons comme seule différence dans l'ordre des espèces entre les deux chronologies, la pruche, située dans les espèces les moins vulnérables en chablis sévère, qui se classe en chablis modéré au milieu de la chronologie et qui ne présente pas de différence de mortalité avec aucune espèce.

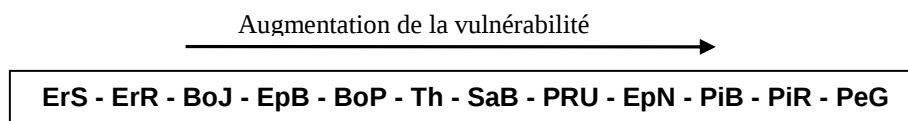


Figure 3 : Classement des espèces en ordre croissant de susceptibilité au chablis modéré. Basé sur l'estimation des paramètres (β) de la régression logistique de la mortalité en fonction de l'espèce (Tab. 3)

Tableau 1 : Régression logistique pour la mortalité en chablis A) modéré (n = 695) et B) sévère (n = 458) en fonction de l'espèce. La valeur négative du paramètre β indique une probabilité de mourir inférieure tandis que les valeurs positives du paramètre indiquent une probabilité de mourir supérieure.

A)

Variables	β	Wald χ^2	p-value
Espèces			
BoJ	-1,15	-1,55	0,120
BoP	-0,14	-0,31	0,754
EpB	-0,19	-0,19	0,849
EpN	0,85	1,67	0,094
ErR	-1,45	-1,44	0,149
ErS	-1,91	-1,84	0,066
PeG	1,66	2,90	0,004
PiB	0,89	2,00	0,045
PiR	1,30	2,22	0,026
PRU	0,08	0,15	0,879
SaB	0,08	0,26	0,794
TH	-0,02	-0,04	0,970

B)

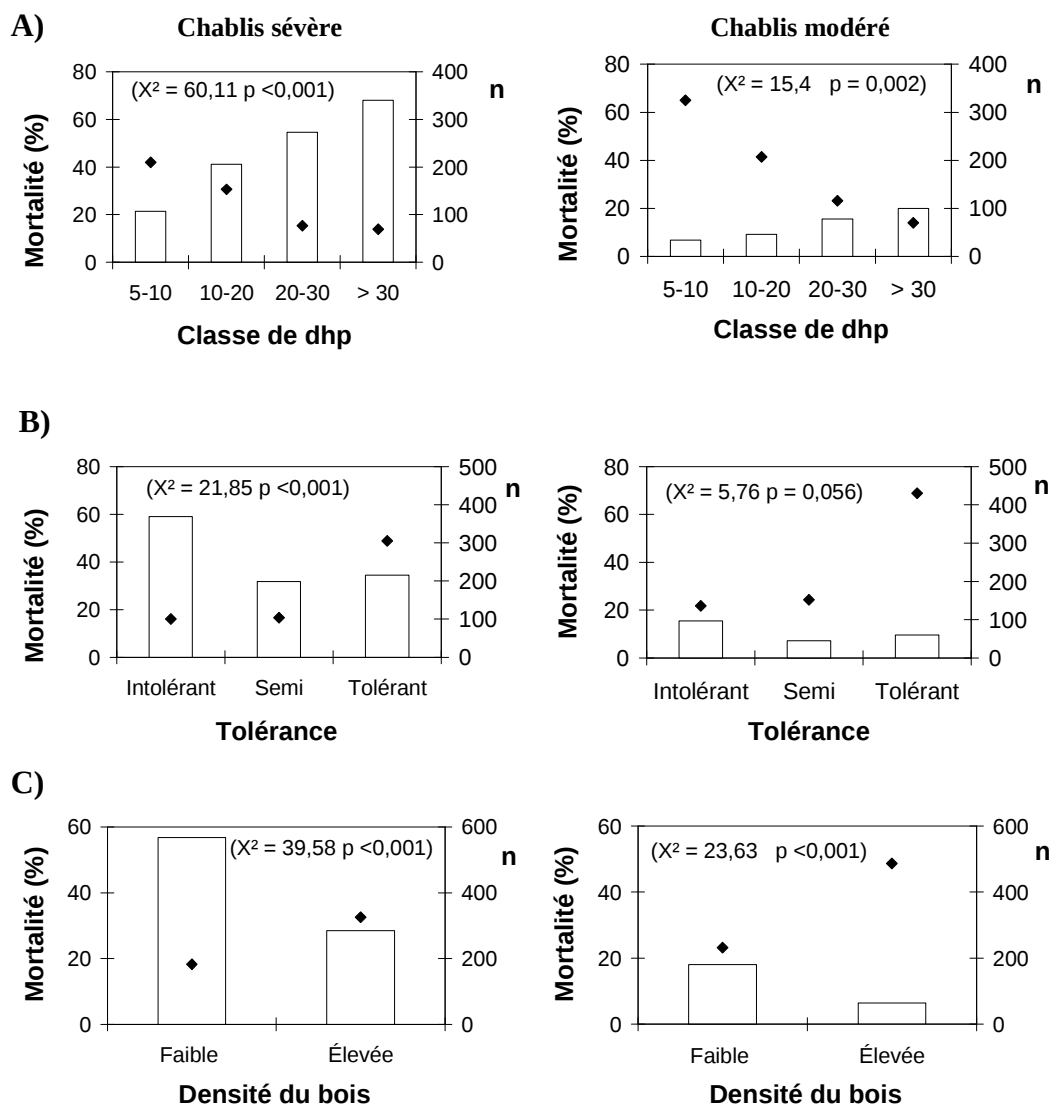
Variable	β	Wald χ^2	p-value
Espèces			
BoJ	-1,25	-1,90	0,057
BoP	-0,07	-0,15	0,881
EpN	0,68	1,55	0,122
ErR	-0,88	-1,84	0,066
ErS	-1,88	-3,06	0,002
PeG	4,37	5,10	< 0,001
PiB	0,34	0,78	0,436
PRU	-1,26	-2,24	0,025
SaB	-0,06	-0,20	0,844

2.6.1.2 Différence de mortalité entre les espèces : Traits fonctionnels

Afin de comprendre pourquoi certaines espèces ont une probabilité de mourir différentes, l'analyse de la mortalité en fonction des traits fonctionnels a été faite à partir de tableaux de contingences (Fig. 4) et de modèles de régression logistique

(Tab. 2). Pour les chablis sévères, le modèle complet, comportant les variables densité du bois, tolérance, groupement d'essence, classe de dhp et type d'enracinement, est celui qui a été sélectionné pour les analyses (Tab. C3 – Appendice C). Pour les chablis modérés, le modèle comportant les mêmes variables à l'exception du type d'enracinement a été sélectionné (Tab. C4 – Appendice C).

Plus la classe de dhp est élevée et plus la proportion de mortalité est grande en chablis sévères : ($p < 0,0001$) et modérés ($p = 0,0015$) (Fig. 4). En chablis sévère, 3 classes de dhp diffèrent des autres : la classe de dhp $> 30\text{cm}$ et $20-30$ ($p > 0,05$) qui sont plus vulnérable et la classe de dhp $5-10\text{cm}$ qui est moins vulnérable ($p < 0,001$). En chablis modéré, le modèle n'a détecté aucun effet de la classe de dhp sur la mortalité ($p = 0,253$). Pour la tolérance, les tableaux de contingences ont montré que cette variable influençait la mortalité en chablis sévères ($p < 0,0001$) (Fig. 4C), mais pas en chablis modérés (Fig. 4D). Pour les deux sévérités, le modèle a cependant démontré une plus grande vulnérabilité des essences intolérantes ($p > 0,05$) (Tab.2). En chablis sévère, les essences tolérantes et semi-tolérantes ont également une probabilité de mourir différentes. Malgré que les essences à faible densité de bois aient une plus grande proportion de mortalité que les essences à densité de bois élevée ($p < 0,05$) (fig. 6E et 6F), l'effet n'a été détecté dans les modèles ($p > 0,05$) (Tab. 2). Les essences résineuses ont une plus grande proportion de mortalité que les essences feuillues en chablis modéré ($p = 0,0072$), mais pas en chablis sévère ($p = 0,47$) (Fig. 7 G et H). Les modèles ont cependant montré un effet de cette variable dans les deux intensités : les essences résineuses étant plus vulnérables ($p > 0,05$). La proportion de mortalité ne varie pas significativement selon le type de système racinaire pour les chablis sévères ($p = 0,1845$) et modérés ($p = 0,7508$) (Fig. 8). Uniquement présente dans le modèle en chablis sévère, l'effet de cette variable est ressorti dans le modèle qui a démontré une plus grande vulnérabilité des essences à racines superficielles ($< 0,001$). Les traits fonctionnels expliquent une plus grande portion de la mortalité en chablis sévère (27,7 %) qu'en chablis modéré (10,5 %).



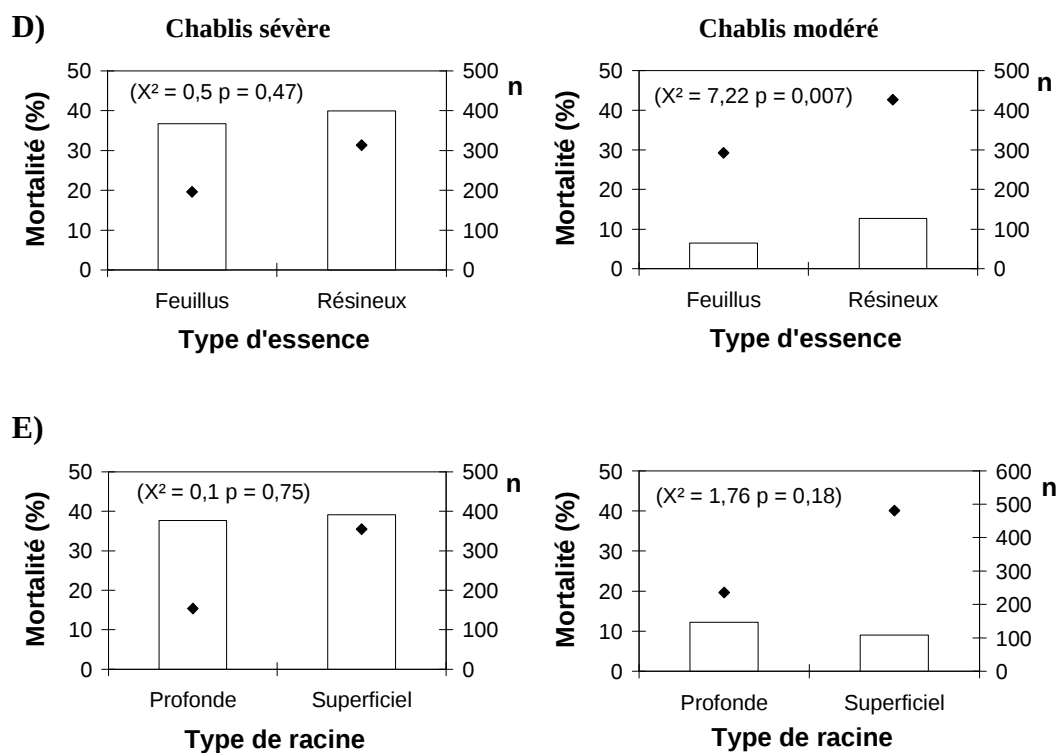


Figure 4 : Pourcentage de mortalité en fonction (A) de la classe de dhp, (B) de la tolérance à l'ombre, (C) de la densité du bois, (D) du groupement d'essence et (E) de l'enracinement en chablis sévère et modéré. Les ♦ représentent le nombre d'individus (n) échantillonnés dans chaque classe

Tableau 2 : Régression logistique pour la mortalité en A) chablis modéré (n= 718) et B) en chablis sévère (n= 509) en fonction des variables explicatives sélectionnées par les modèles. Les valeurs positives du paramètre β indiquent une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre tandis que les valeurs négatives indiquent une diminution de la susceptibilité.

A) Chablis modéré B) Chablis sévère

Variables	β	Valeur de z	p(> z)	β	valeur de z	p(> z)
Classe de dhp						
A (5-10cm)	-0,41	-1,60	0,110	-1,42	-6,07	< 0,001
B (10-20cm)	-0,16	-0,68	0,499	-0,12	-0,61	0,539
C (20-30cm)	0,29	1,18	0,239	0,51	2,06	0,040
D (>30cm)	0,28	0,96	0,339	1,03	3,59	0,000
Densité du bois						
Faible (< 45g/cm ³)	0,22	1,27	0,203	0,00	-0,02	0,985
Élevé ($\geq$ 45g/cm ³)	-0,22	-1,27	0,203	0,00	0,02	0,985
Tolérance						
Intolérant	0,70	2,45	0,014	1,51	-0,77	< 0,001
Semi-tolérant	-0,33	-1,30	0,193	0,53	-2,33	0,020
Tolérant	-0,38	-1,40	0,163	-0,98	-2,78	0,005
Groupe ment d'essence						
Feuillus	-0,56	-2,29	0,022	-0,79	-3,06	0,002
Résineux	0,56	2,29	0,022	0,79	3,06	0,002
Enracinement						
Profond	Pas dans le modèle			-0,85	-4,31	< 0,001
Superficiel				0,85	4,31	< 0,001

2.6.2 Type de mortalité

Dans cette section, nous évaluerons les différences de susceptibilité entre les espèces à déraciner suite aux chablis. Par la suite, il sera question des caractéristiques qui influencent le type de mortalité d'un individu. Au total, 70 % des individus morts échantillonnés étaient déracinés (381 sur 544). En chablis modérés, 58 % des individus morts étaient déracinés tandis que pour les chablis sévères, 75 % étaient déracinés (Tab.B2 Appendice B).

2.6.2.1 Type de mortalité : Différence entre les espèces

Pour les 10 espèces entrées dans la régression logistique, le peuplier faux tremble, la pruche et le pin blanc sont les espèces avec le plus haut taux de déracinement avec respectivement 88,5 %, 86 % et 84 % d'individus morts déracinés (Tab. B2 – Appendice B). Le sapin baumier et l'épinette noire sont les espèces avec les plus faibles taux avec 56 % et 57 % d'individus morts déracinés. La régression logistique indique que le type de mortalité varie selon l'espèce ($p < 0,001$), le sapin baumier et l'épinette noire ainsi que le bouleau à papier étant moins vulnérable à déraciner ($p < 0,05$) (Tab. 4).

Tableau 3 : Régression logistique pour le type de mortalité en fonction de l'espèce. Les valeurs positives du paramètre β indiquent une augmentation de la susceptibilité à déraciner avec l'augmentation du paramètre, tandis que les valeurs négatives indiquent une diminution de la susceptibilité à déraciner ($n = 503$).

Variables	β	Valeur de z	$p(> z)$
espèce			
BoP	-1,19	-2,86	0,004
EpN	-0,86	-3,08	0,002
ErS	-0,21	-0,44	0,662
PeF	0,88	1,50	0,133
PeG	-0,13	-0,44	0,660
PiB	0,51	1,50	0,133
PiR	0,31	0,74	0,461
PRU	0,73	1,34	0,180
SaB	-0,89	-3,81	< 0,001
TH	-0,04	-0,08	0,933

2.6.2.2 Type de mortalité : Traits fonctionnels

Le modèle comportant les variables classe de dhp et type racinaire a été sélectionné pour l'analyse de régression logistique. (Tab. C5 – Appendice C).

Plus la classe de dhp est élevée et plus la proportion d'arbres morts déracinés est grande ($p = 0,0002$) (Fig. 5a). Deux classes ont une probabilité de déraciner différente: la classe 10-20cm ($p = 0,04$), qui est moins vulnérable au déracinement, et la classe > 30 cm ($p = 0,001$), qui est quant à elle plus vulnérable (Tab. 6). Les racines superficielles, qui ont une plus grande proportion d'arbres morts déracinés ($p < 0,001$) (Fig. 9e) sont plus vulnérables à ce type de mortalité ($p = 0,03$) (Tab. 6).

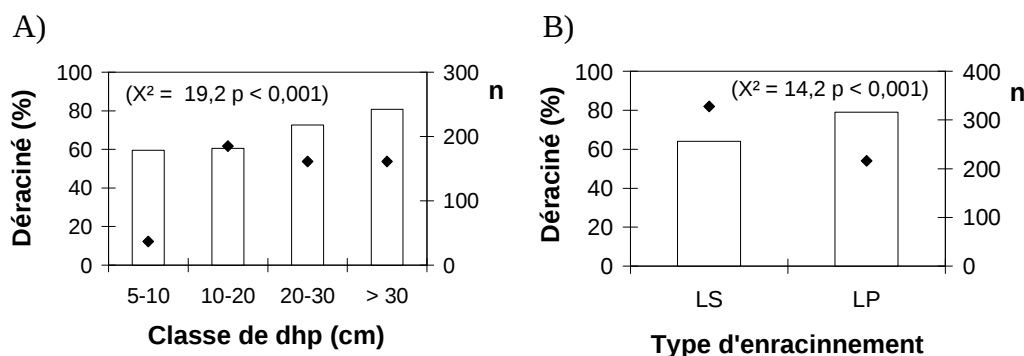


Figure 5 : Pourcentage d'arbres morts ayant déraciné (vs cassé) en fonction A) de la classe de dhp B) du type d'enracinement (Ls = Latérale superficiel ; Lp = latérale profonde). Les ♦ représentent le nombre d'individus échantillonnés dans chaque classe

Tableau 4 : Régression logistique pour le type de mortalité. Les valeurs positives du paramètre β indiquent une augmentation de la susceptibilité à déraciner avec l'augmentation du paramètre tandis que les valeurs négatives indiquent une diminution de la susceptibilité à déraciner. (n= 544)

Variables	β	Valeur de z	p(> z)
Classe de dhp			
A (5-10cm)	-0,37	-1,32	0,19
B (10-20cm)	-0,38	-2,30	0,02
C (20-30cm)	0,12	0,66	0,51
D (>30cm)	0,63	3,23	0,001
Enracinement			
Latéral profond	0,26	2,16	0,03
Latéral superficiel	-0,26	-2,16	0,03

2.6.3 Régénération et microsites

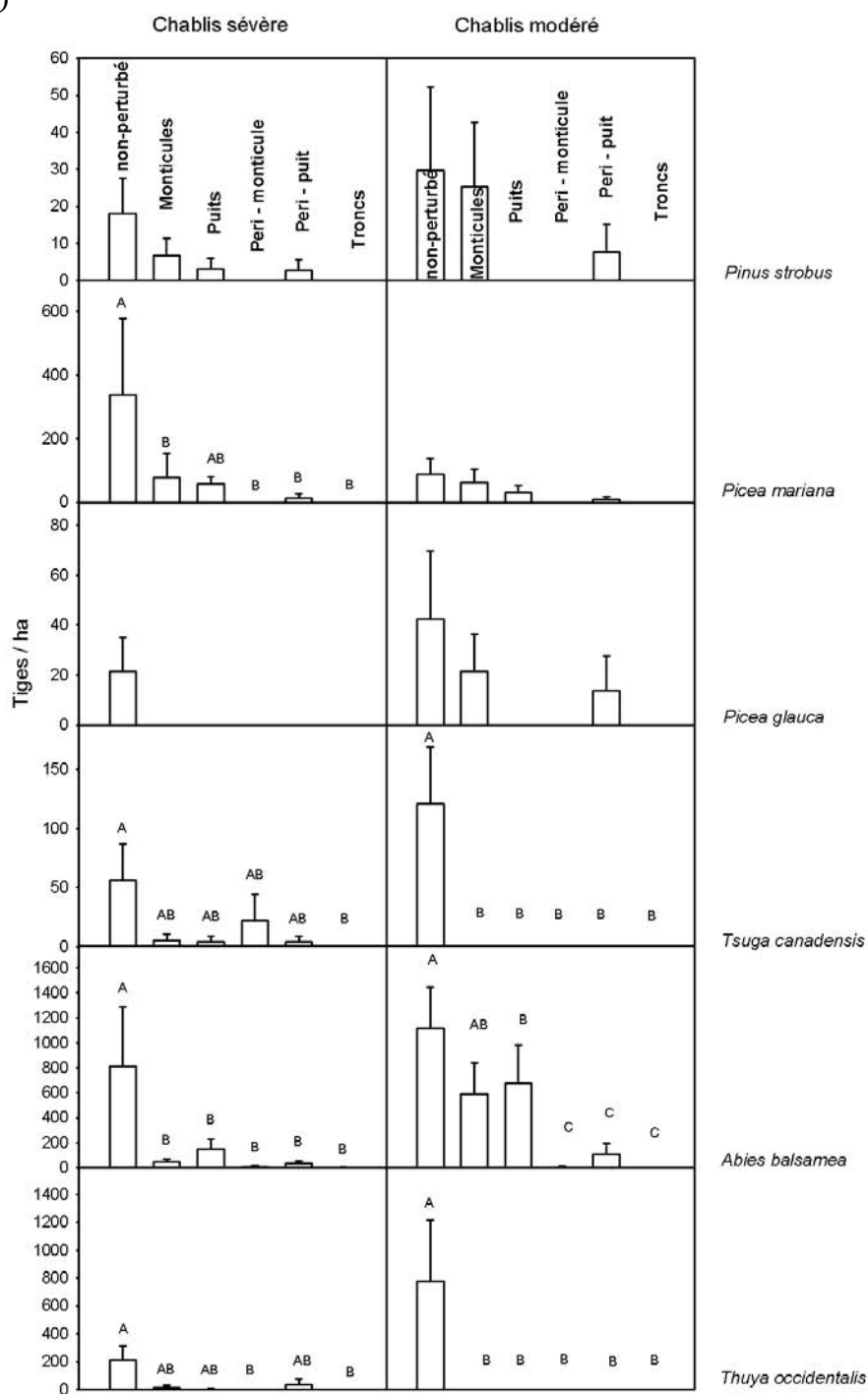
De façon générale, il ne semble pas y avoir de patron distinctif entre les semis présents suite à un chablis sévère et modéré. Les espèces tolérantes (érable, sapin) et semi-tolérantes sont les plus abondantes.

En raison de la variabilité entre les sites, nous n'avons pu observer de grandes différences au niveau de la colonisation des microsites. Certains patrons intéressants ressortent néanmoins des analyses (Fig. 6). La grande majorité des espèces se sont principalement établies sur sol non perturbé. Toutefois, c'est seulement pour quelques espèces (érable rouge, érable à sucre et pruche en chablis sévère ; thuya en chablis modéré) que la densité de semis établis diffère statistiquement des autres microsites ($p < 0,05$). La pruche et le thuya ont seulement été retrouvés sur sol non perturbé en chablis modéré. Très peu de semis se sont établis sur les troncs : l'érable rouge, l'érable à sucre et le sapin baumier sont les seules espèces qui ont été retrouvées sur ces sites.

Le pourcentage du sol couvert par les monticules et les puits est respectivement de 0,8 % et 1,2 % et en chablis modéré et de 1,6 et 1 % en chablis sévère, différences qui ne sont pas significatives (Fig. 8). Le bouleau jaune est l'espèce ayant eu la plus grande proportion de semis établis dans les puits et monticules : en chablis sévère, 80 % des semis se sont établis sur ces microsites (20 % sur les monticules et 60 % dans les puits), tandis qu'en chablis modéré c'est environ 52 % (29 % sur les monticules et 23 % dans les puits). Le sapin baumier, en chablis modéré, a également une majorité de semis établis sur ces microsites (Fig. 6). De façon générale, les monticules ont été plus colonisés que les puits. Quelques espèces font exception tels le bouleau jaune et le sapin baumier, en chablis sévère, ainsi que l'érable rouge et le sapin baumier, en chablis modéré.

Les semis des essences arbustives, principalement établis sur le sol non perturbé, sont retrouvés en plus grande densité en chablis sévère que modéré (5400 vs 4000 tiges/ha). Les monticules sont les deuxièmes principaux microsites pour l'établissement d'essences arbustives (Fig. 7).

A)



B)

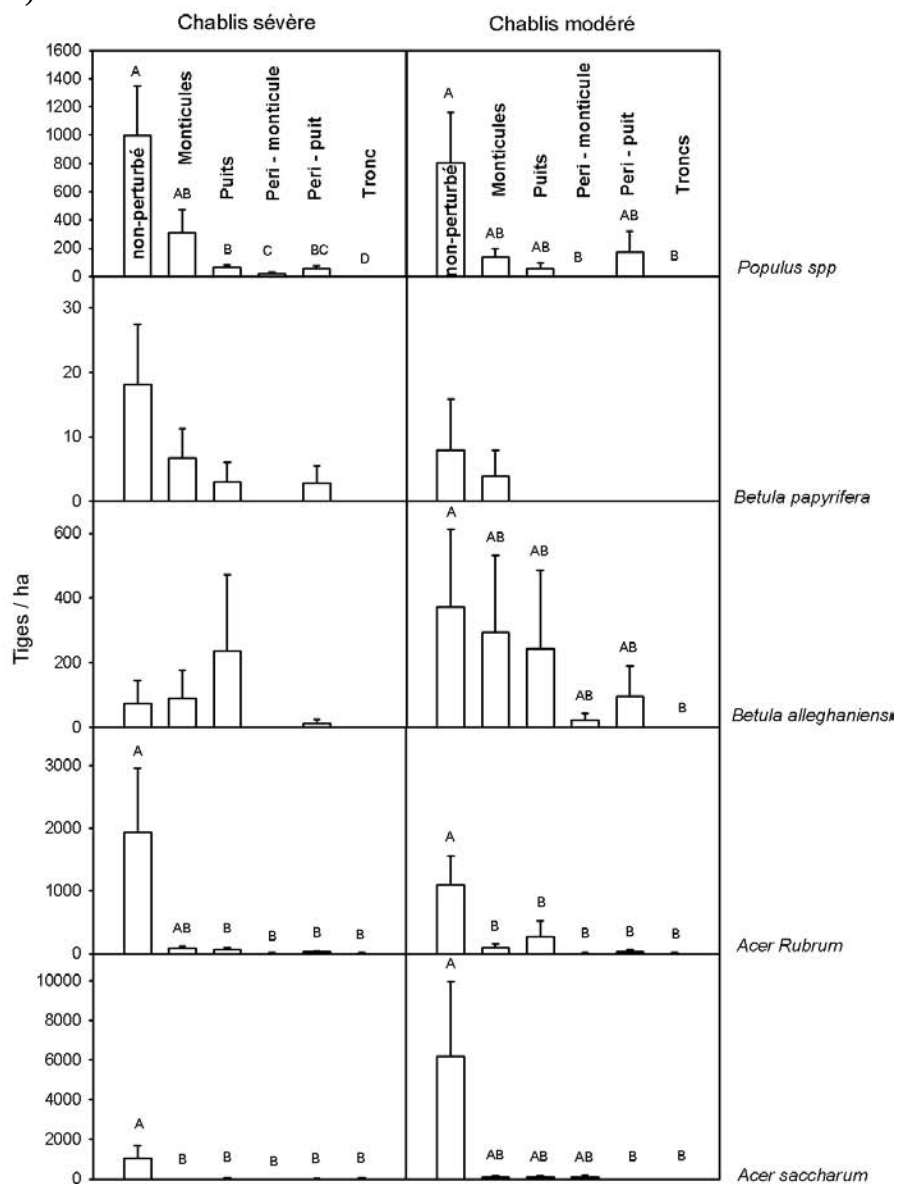


Figure 6 : Densité moyenne (tiges/hectare) des semis A) d'essences résineuses (0 à 25 cm de hauteur) et B) d'essences feuillues (0 à 25 cm de hauteur exceptés pour *Populus spp* de hauteur entre 0 à 1 m) en fonction du microsite pour les chablis sévères et modérés. Les classes ayant une lettre commune n'ont pas de différence significative entre elles, l'absence de lettre indique aucune différence significative entre les microsites ($p > 0,05$)

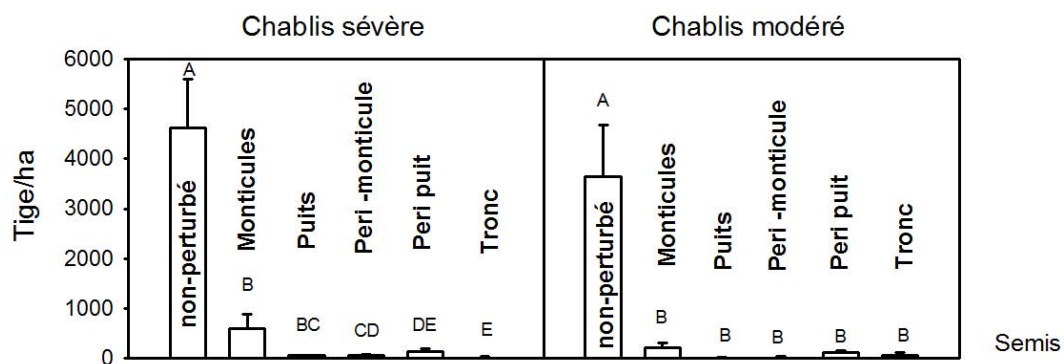


Figure 7 : Densité (tiges/hectare) des semis des essences arbustives (0 à 25 cm de hauteur) en fonction du microsite pour les chablis sévères et modérés. Les classes ayant une lettre commune n'ont pas de différence significative entre elle, l'absence de lettre indique aucune différence significative entre les microsites ($p > 0,05$)

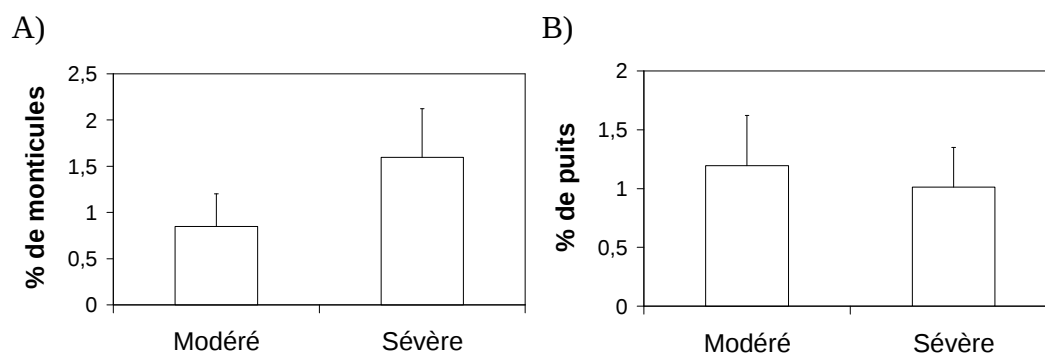


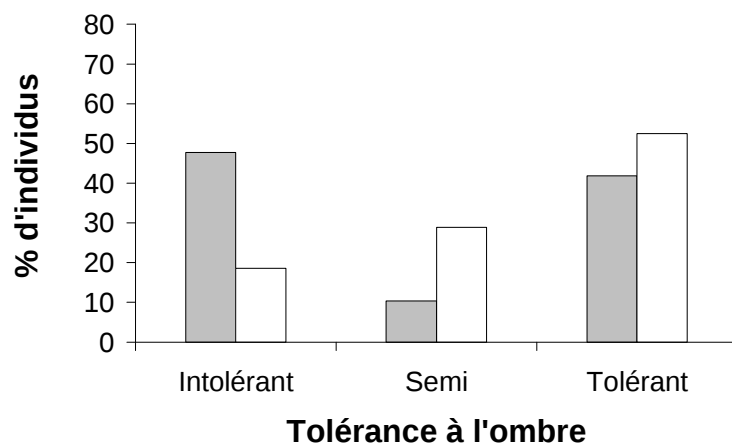
Figure 8 : Pourcentage de A) monticules ($p = 0,1271$) et de B) puits ($p = 0,7513$) pour les chablis sévères et modérés.

2.6.4 Effets des chablis sur la composition

En tenant compte des résultats de la mortalité et de la régénération, on a observé, suite au chablis sévère et modéré, une augmentation des espèces tolérantes et semi-tolérantes à l'ombre au détriment des espèces tolérantes (fig. 9). Les espèces

semi-tolérantes sont celles profitant le plus du chablis avec une augmentation, dans les deux sévérités, de plus du double. Pour les deux sévérités, l'augmentation des essences semi-tolérantes est principalement causée par l'augmentation de l'érable rouge (fig. 10). En chablis modéré (fig. 10b), il y a aussi une augmentation du bouleau jaune, essence semi-tolérante à l'ombre qui maintient, en chablis sévère (fig. 10a), sa proportion pré-chablis. L'augmentation des essences tolérantes est due à l'augmentation, dans les deux sévérités, du sapin baumier et de l'érable à sucre (fig. 10). De plus, la pruche, qui maintient une proportion similaire suite au chablis sévère, augmente en chablis modéré. Les autres essences tolérantes présentes sont l'épinette noire, qui diminue en abondance, ainsi que le thuya et l'épinette blanche qui maintiennent leurs effectifs (fig. 10). Finalement, la diminution des essences intolérantes est causée par une diminution de l'abondance du pin et du peuplier à grandes dents et du bouleau à papier. Contrairement au chablis modéré (fig.10b), le tremble augmente en chablis sévère (fig.10a).

A)



B)

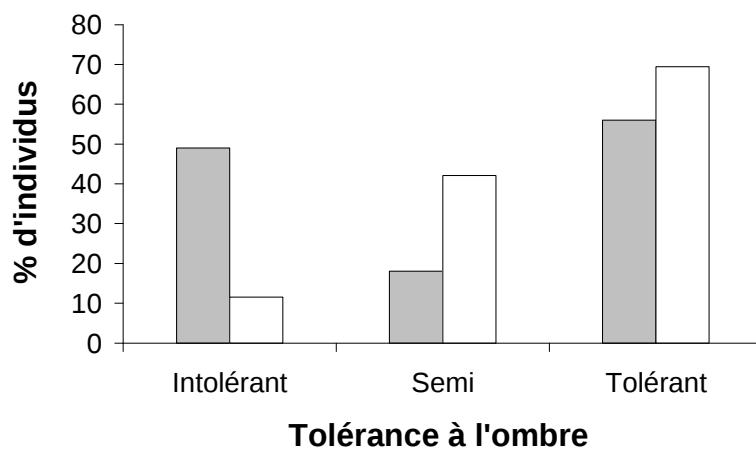


Figure 9 : Pourcentages d'individus de la canopée en fonction de la tolérance à l'ombre avant perturbation (barre foncée) et prédit (barre blanche) pour les chablis A) sévères et B) modérés. Prédit à partir de la matrice de transition E2 (chablis modérés) et E4 (chablis sévères)

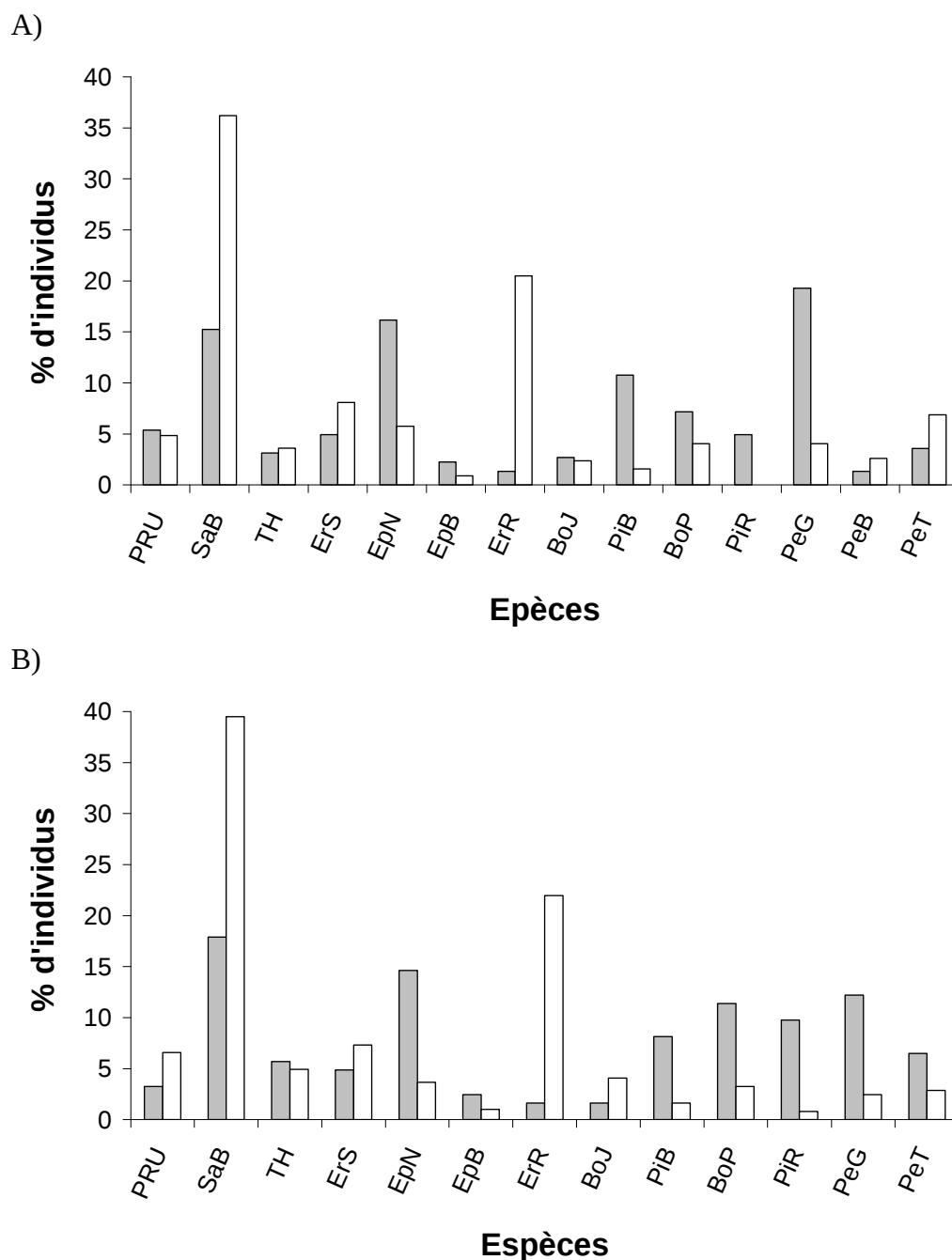


Figure 10 : Pourcentage d'individus de la canopée par espèces avant perturbation (barre foncée) et prédit (barre blanche) pour les chablis A) sévère et B) modéré. Calculé à partir de la matrice de transition E1 (chablis modéré) (Fig. B) et E3 (chablis sévère) (Fig. A)

2.7 Discussion

2.7.1 Mortalité

Comme attendu, la mortalité varie selon l'espèce. Les essences les plus vulnérables sont le peuplier à grandes dents, l'épinette noire et les pins tandis que l'érable à sucre, l'érable rouge et le bouleau jaune sont parmi les espèces les moins vulnérables. En chablis sévère, la pruche compte également parmi les espèces les moins vulnérables. Ces résultats concordent à ceux d'études précédentes. (Raymer 1962, Foster 1988b, Webb 1989, Arévalo et al. 2000, Canham et al. 2001, Peterson 2004) Deux espèces citées régulièrement pour leur vulnérabilité, soit le bouleau à papier (Foster 1988b, Webb 1989) et le sapin baumier (Ruel 2000, Peterson 2004), ont été classées moyennement vulnérable comparativement aux autres espèces échantillonnées. La principale différence de mortalité entre les deux sévérités est la plus grande sélectivité au niveau des espèces en chablis sévères. Ce résultat, contraire à l'hypothèse de départ, sera traité dans la section 2.7.1.2 (Effets de la sévérité sur la mortalité)

Ces différences de susceptibilité interspécifique, pouvant s'expliquer en partie par certains traits/caractéristiques morphologiques qui différencient les espèces, peuvent avoir des conséquences écologiques importantes pour les peuplements affectés par un chablis. En fonction de ces traits et de leurs importances, des effets importants au niveau de la composition et de la structure de la forêt pourraient être observés. Dans un premier temps, il sera donc question de l'effet de certains de ces traits ainsi que de leur importance. Par la suite, une comparaison entre les sévérités sera faite.

2.7.1.1 Traits/caractéristiques morphologiques

La taille

En chablis sévère et modéré, les arbres dominants (dhp > 30 cm) et moyens (dhp entre 20-30cm) de la canopée sont ceux ayant eu le plus haut taux de mortalité. De tous les traits qui influencent les patrons de mortalité, la taille de l'arbre est celui qui est le plus corroboré par les études (Foster 1988b, Glitzenstein et Harcombe 1988, Webb 1989, Peterson et Pickett 1991, Everham et Brokaw 1996, Peterson et Rebertus 1997, Peterson 2000, Canham et al. 2001, Peterson 2007, Rich et al. 2007). Les places dominantes qu'occupent ces individus dans la canopée les exposent aux vents plus violents qui sévissent à cette hauteur, tandis que les gaules et les arbres en sous couverts, protégés de ces vents, sont moins vulnérables (Foster 1988b). L'élévation du centre de gravité et de la dimension du houppier avec l'augmentation de la taille de l'arbre augmente également les forces impliquées dans un chablis (Cucchi et al. 2004, Colin et al. 2009). Plus la surface du houppier est grande et plus la proportion de vent capté est importante (Wilson et Archer 1979, Colin et al. 2009). Finalement, l'augmentation de la taille est souvent accompagnée par les effets défavorables de l'âge, tels le carie ou les défauts physiques, qui diminuent la résistance de ces individus (Colin et al. 2009). L'effet de la taille est seulement ressorti dans le modèle en chablis sévère. La sélection des plus gros arbres peut avoir un effet notable sur la structure et la composition de la forêt suite à cette perturbation. En chablis sévère, cette plus grande vulnérabilité a entraîné une diminution de la moyenne de dhp des arbres vivants de 4 cm, effet qui n'a pu être observé en chablis modéré. Dans les jeunes peuplements, la mort des plus gros individus, qui sont habituellement des essences intolérantes de début de succession, peut favoriser la croissance d'essences tolérantes situées en sous couvert, accélérant ainsi la trajectoire successionnelle de ces peuplements (Rich et al. 2007).

Densité du bois

Les essences à faible densité de bois ont une plus grande proportion de mortalité. Plus la densité est faible, plus l'amplitude du mouvement de l'arbre sous l'action du vent est grande et amènera l'arbre à atteindre son point de rupture (Porter 1981, Haygreen et Bowyer 1989). Toutefois, l'effet de cette variable dans le modèle n'est pas significatif. Son effet est atténué par celui de variables dont le poids est d'une plus grande importance, telles la taille ou la tolérance à l'ombre. Ces résultats, comme ceux de Peterson (2007), suggèrent un rôle modéré de la densité du bois pour prédire la mortalité des arbres.

Enracinement

Le modèle en chablis sévère a démontré une plus grande vulnérabilité des essences à enracinement superficiel. Le poids de la plaque formée par les racines et le sol, qui fournit un ancrage et une stabilité à l'arbre, peut être diminué par des racines superficielles qui retiennent une plus faible masse de sols (Coutts 1983, Peltola et al. 1999b).

Type d'essence

Le modèle en chablis sévère a démontré une plus grande vulnérabilité des résineux. Cette différence de vulnérabilité peut être attribuable aux tissus différents qui composent ces bois, conférant un bois moins dense aux résineux (Spurr 1956, Webb 1989, Foster et Boose 1995). La forme commune du houppier et la répartition verticale du feuillage, qui différencient habituellement ces groupes, pourraient aussi porter à croire que le vent agit différemment sur ces espèces (Mergen 1954). Foster (1988) relate l'étude de Raymer (1962) dans laquelle la plus grande susceptibilité des conifères avait été attribuée à leur cime élargie (full crown). Étant l'une des seules

études concernant ce sujet, des recherches plus approfondies seraient nécessaires pour confirmer l'hypothèse. La même étude de Raymer (1962) a également expliqué la plus grande vulnérabilité des résineux par leurs racines plus superficielles. Toutefois, la corrélation entre le type d'essence et l'enracinement est faible pour les essences échantillonnées dans cette étude. Généralement, lors de tempêtes hivernales, la moins grande vulnérabilité des feuillus peut être attribuée à la perte de leurs feuilles, qui diminue l'emprise du vent sur eux (Peltola et al. 1999b). La tempête étudiée ayant eu lieu au mois de juillet, cette explication ne peut être prise en compte. En chablis sévère, les espèces les moins vulnérables, à l'exception de la pruche, sont toutes des essences feuillues (érable à sucre, bouleau jaune, érable rouge). Parmi les résineux, la meilleure résistance de la pruche est expliquée par Foster (1988) par la grande répartition verticale de sa cime ainsi que par sa forme effilée.

La tolérance à l'ombre

Les résultats suggèrent un rôle important de la tolérance pour déterminer la mortalité des arbres. Les essences intolérantes sont les plus vulnérables, suivies par les essences semi-tolérantes et tolérantes. Les essences situées aux extrêmes de la classification de susceptibilité appuient ces faits : l'érable à sucre, très tolérant à l'ombre, est l'essence la moins vulnérable, tandis que le peuplier grandes dents, très intolérantes, est la plus vulnérable des essences échantillonnées (King 1986, Webb 1989). Le lien entre la vulnérabilité au vent violent et la tolérance à l'ombre a été mis en évidence dans plusieurs études (Foster 1988b, Webb 1989, Foster et Boose 1992, Foster et Boose 1995, Canham et al. 2001, Rich et al. 2007).

Ces différences de mortalité associées à la tolérance sont souvent attribuées à la densité du bois qui différencie les classes de tolérance : les essences intolérantes ont comme stratégie compétitive de pousser rapidement pour atteindre la canopée, au détriment de la dureté de leur bois, diminuant ainsi leur résistance au chablis. À

l'inverse, les espèces tolérantes, qui poussent lentement en sous couvert, allouent plus de leurs ressources dans un bois résistant qui leur assure une plus grande résistance aux vents et ainsi une plus longue longévité (Loehle 1988, Tilman 1988, Givnish 1995). La densité n'est pas la seule caractéristique à tenir en compte, son rôle ayant été considéré comme modéré. Des effets liés à la taille pourraient aussi expliquer les différences de mortalité entre les classes de tolérances : en occupant une place dominante pendant une longue période du développement d'un peuplement, les essences intolérantes s'exposent au vent plus violent qui sévit au niveau de la canopée (Foster 1988b, Webb 1989, Loehle 2000). La répartition de la cime peut également différencier les classes de tolérance : les essences tolérantes ayant habituellement un houppier plus effilé que les essences intolérantes (Canham et al. 1994). La cime plus concentrée au sommet de l'arbre chez les essences intolérantes, pourrait porter à croire que l'effet du bras de levier, sous l'action du vent, est plus important chez ces espèces. Ce phénomène augmenterait ainsi la susceptibilité des essences intolérantes. Cette explication reste toutefois au stade d'hypothèse.

Que ce soit pour la tolérance à l'ombre ou pour les autres traits sélectionnés, il est évident que plusieurs caractéristiques interagissent entre eux rendant souvent difficile l'isolement d'une caractéristique pour un trait donné. Lorsqu'on observe le classement des espèces en fonction de leur vulnérabilité au chablis, et particulièrement ceux situés aux extrêmes, on remarque qu'il n'y a pas de lien direct entre la vulnérabilité d'une espèce et le cumul de ces caractéristiques (tolérance à l'ombre, type d'essence, ...). Les essences intolérantes ne sont pas toutes les plus vulnérables ou les essences feuillues les moins vulnérables. Il est important de noter que les différents traits sélectionnés interagissent entre eux, créant des patrons de mortalité divers et complexes (Peterson 2000, Peterson 2007).

2.7.1.2 Effets de la sévérité sur la mortalité

Les différences de mortalité sont plus prononcées en chablis sévère. À titre d'exemple, la probabilité de mourir du peuplier à grandes dents comparée à l'érable à sucre est 15 fois plus élevée en chablis sévère que modéré. Ces différences interspécifiques plus prononcées apparaissent lors de l'analyse des traits fonctionnels. Tandis que la tolérance est le seul trait qui explique la mortalité en chablis modéré, la tolérance, la taille, le système racinaire et le type d'essence expliquent tous une proportion de la mortalité en chablis sévère. La mortalité plus diversifiée en chablis sévère pourrait augmenter le rôle des traits fonctionnels dans la succession. Une plus grande partie de la mortalité en chablis modéré pourrait être attribuée à des facteurs non étudiés dans cette recherche.

Ces résultats sont contraires à l'assumption de départ selon laquelle en chablis modéré, seules les espèces les plus vulnérables seraient touchées, alors qu'en chablis sévère moins de distinction serait faite entre les espèces, du fait de la plus grande force du vent qui réduit les différences interspécifiques. Cette hypothèse était basée sur des études décrivant des épisodes de vent plus violent. (Cette étude : 80 à 120 km/h, Canham (2001) > 160 km Canham et Loucks > 180 km/h Peterson et Pickett (1991) 430 km/h). Des tempêtes de différentes intensités qui affectent des forêts similaires peuvent avoir des conséquences très distinctes au niveau de la mortalité (Peterson 2000, Peterson 2007).

2.7.2 Type de mortalité

Malgré que la relation soit plus faible que pour la mortalité, les espèces diffèrent aussi entrent-elles pour le type de mortalité, soit cassé ou déraciné. Les essences les moins vulnérables au déracinement sont le sapin, le bouleau à papier et l'épinette noire. Les différences au niveau du type de mortalité restent toutefois

minimes en comparaison aux différences de mortalité, le déracinement étant la principale forme de dommage des espèces échantillonnées. Ce résultat suggère que, de façon générale, la résistance exercée par le système racinaire est plus faible que celle exercés par la tige. Certaines caractéristiques des espèces, telle la taille et l'enracinement explique toutefois une partie du type de mortalité.

Taille

Alors qu'il a été démontré que les individus dominants étaient plus vulnérables au chablis, ceux-ci semblent également plus susceptibles au déracinement. Ce phénomène peut être attribué à l'augmentation de la biomasse qui amplifie le stress appliqué aux racines lors d'épisodes de vents violents (Putz 1983). La dimension des puits et monticules résultant de ces déracinements a été corrélée positivement à la biomasse et la taille de l'arbre (appendice D). Donc, plus un peuplement est composé de gros individus et plus les puits et monticules créés suite à un chablis risquent d'être abondants et volumineux.

Enracinement

Les racines superficielles seraient moins vulnérables au déracinement tandis que les résultats de mortalité (section 2.7.1.1) ont démontré une plus grande vulnérabilité des essences à enracinement superficiel. L'ancrage que fournit les racines permettent, lors de vents violents, une résistance au déracinement (Schaetzl et al. 1989a, Ennos 1993), or si les essences à racines superficielles sont plus vulnérables de mourir, ils devraient logiquement être plus vulnérable à déraciner. Le sapin et l'épinette noire, essences à enracinement superficiel relativement abondant lors de l'échantillonnage, ont probablement favorisé ces résultats, ces deux essences ayant eu un faible taux de déracinement. La moins grande vulnérabilité de ces essences au déracinement a entre autres été attribuée à la présence de carie qui

diminue la résistance de la tige et favorise ainsi les cassures (Whitney 1989, Silva et al. 1998).

Il est important de noter que le développement et l'ancrage par les racines sont fortement reliés aux propriétés du sol (Mergen 1954). En effet, la profondeur et l'étendue des racines sont fortement reliées à la texture et la densité du sol, qui influence la capacité des racines à pénétrer dans le sol (Mergen 1954). Plus la résistance à l'enracinement est grande et plus il en résultera un système racinaire superficiel qui sera plus vulnérable au déracinement. Ceux-ci variant entre les sites échantillonnés, il se pourrait bien que les résultats reflètent plus les effets de la variation du sol que celui de l'enracinement.

2.7.3 Régénération

Les résultats de la régénération suggèrent que certaines espèces pourraient être favorisées par le chablis. Les principales espèces observées en régénération étant des essences tolérantes et semi-tolérantes à l'ombre, tels l'érable à sucre, l'érable rouge, le sapin. Celle-ci dominant probablement avant le chablis, le chablis accélérerait donc un patron déjà existant sur les sites. Le bouleau jaune est la seule espèce qui semble vraiment être favorisée et dépendante des chablis pour sa régénération.

Il sera donc comment les conditions apportées par les chablis créent les patrons observés pour l'établissement des essences arborescentes. Les principaux changements étant l'augmentation de lumière suite à la chute des arbres adultes et la création de nouveaux lits de germination par l'accumulation du bois mort au sol et la perturbation du sol par les arbres déracinés. Une plus grande quantité de lumière est disponible en chablis sévère qu'en chablis modéré. Cependant, aucun patron ne semble ressortir au niveau de la régénération entre les chablis sévères et modéré

2.7.3.1 Essences arborescentes

Sols non perturbés

Les semis étaient principalement présents sur les sols non perturbés. L'échantillonnage ayant été fait à la base des arbres cassés ou déracinés, ces sites non perturbés sont parmi ceux qui reçoivent le plus de radiations lumineuses suite au chablis (Carlton et Bazzaz 1998). Les semis d'érable à sucre, d'érable rouge et de sapin baumier étaient particulièrement abondants sur ces sites. Étant trois essences capables de tolérer l'ombre (Sab et ErS tolérants, ErR semi-tolérant) une partie des semis échantillonnés a pu germer avant la perturbation et avoir une reprise de croissance après le chablis (Burns et Honkala 1990). Ces essences sont également favorisées sur ces sites par la taille relativement volumineuse de leurs graines. En effet, la taille des semences est directement reliée à leurs capacités de germer dans la litière de feuilles et de survivre suite à la germination (Marquis 1975, Grime 1979, Facelli et Pickett 1991, Greene et al. 1999). Plus celles-ci sont volumineuses et plus elles contiennent des réserves, qui permettront la pénétration du radicule et l'émergence des cotylédons à travers cette litière (Marquis 1975). Le peuplier était aussi très abondant sur ces sites ce qui peut s'expliquer par la production de drageons, très fortes après une perturbation (Grime 1979, Burns et Honkala 1990).

Bois mort

De façon générale, le bois mort au sol a été très peu colonisé par les essences arborescentes. Ceci peut être attribué à sa faible décomposition, l'échantillonnage ayant été réalisé 2 ans après chablis. Doyon et Bouffard (2008), ont observé des semis de bouleau jaune sur du bois mort tombé 20 ans auparavant, suggérant que ce temps de décomposition est nécessaire pour assurer des milieux de germination favorables.

Puits et monticules

Après le chablis de 2006, les puits et monticules couvraient, en moyenne, 2% du parterre forestier en chablis modéré et 2,6 % en chablis sévère. Ce nombre est relativement faible, comparativement à ceux recensés suite à des tempêtes dans des forêts similaires (feuillues-mixtes) : Cooper et Ellis (1999) : 8,3% ; Greenberg et McNab (1998) : 1,6 - 4,3 % ; Weeb (1988) : 1,6 % - 7,2 % ; Palmer et al. (2000) : 4,8 % ; Peterson et al. (1990) : 11 % ; Doyon (2008) : 5 % ; Harrington et Bluhm (2001) : 4,4 %. Plusieurs facteurs, tels que le sol (humidité, texture) (Peterson et Pickett 1991), l'intensité de la tempête ou encore la taille des arbres (voir section 2.7.1.1), influencent la vulnérabilité à déraciner et ainsi l'importance de ces microsites. Deux essences ont une abondance importante sur ces sites, soit le sapin baumier et le bouleau jaune. Tandis que la plupart des lits de germination est favorable pour le sapin, des essences à petites graines comme le bouleau jaune peuvent s'installer sur un nombre restreint de sites. La plupart des semences de cette espèce se retrouve habituellement à germer dans la litière de feuilles, souvent trop compacte pour que la racine embryonnaire atteigne le sol (Grime 1979, Burns et Honkala 1990). La sécheresse de cette litière et son accumulation au cours de la saison tuent la plupart des semis. En milieu non perturbé, ils doivent donc s'établir sur des microsites spécifiques, telles des souches décomposées ou des fissures dans la roche, pour assurer leur survie et ainsi leur maintien dans la communauté (Burns et Honkala 1990). Les conditions apportées par les puits et monticules, soit le changement dans la structure du sol et l'exposition du sol minéral, sont donc d'une grande importance pour cette essence (Grime 1979, Schaetzel et al. 1989a, Peterson et al. 1990, Carlton et Bazzaz 2008, Doyon et Bouffard 2008). D'autres essences à petites graines, tels le bouleau blanc et la pruche, sont également connues pour bien s'établir sur ces sites (Peterson et al. 1990, Peterson et Pickett 1995, Doyon et Bouffard 2008). Notre effectif est probablement trop petit pour confirmer ces observations (Bouleau blanc : < 20 tiges/ha ; Pruche : < 150 tiges/ ha).

De façon générale, les monticules ont été plus colonisés que les puits. Les conditions hydriques, facteur généralement admis pour expliquer l'établissement différentiel de la régénération sur ces microsites (Schaetzel et al. 1989a, Peterson et al. 1990), pourrait avoir favorisé les monticules. Les fortes pluies tombées à l'été 2007 semblent avoir diminué l'abondance dans certains puits, quelques-uns étant inondés. Cette pluie aurait également permis de garder une humidité adéquate sur les monticules, ceux-ci étant sujets à la sécheresse (Beatty 1984, Schaetzel et al. 1989b). Une partie des semis présents avant chablis, peut subsister sur une portion du monticule, et ainsi favoriser la plus grande densité sur ces sites (Palmer et al. 2000). À plus long terme, l'accumulation de litière et l'érosion du sol dans les puits pourrait nuire aux individus établis dans ceux-ci (Beatty et Stone 1986, Carlton et Bazzaz 1998). Certaines essences ont été observées en plus grande densité dans les puits. Malgré que les différences ne soient pas significatives, ces résultats présentent des aspects intéressants : le milieu plus ombragé qu'offrent les puits a pu favoriser le plus grand établissement du sapin et bouleau jaune (en chablis sévère), deux espèces pour lesquelles une intensité lumineuse trop élevée peut réduire la germination (Tubbs 1969 dans Carlton et Bazzaz 1998, Burns et Honkala 1990). L'érable rouge a également été trouvé en plus grande abondance dans les puits en chablis modéré. La taille de ses graines lui permet de s'installer plus facilement dans les puits qu'à la surface instable du monticule d'où il risque de tomber ou d'être victime de prédateurs (Schaetzel et al. 1989a).

2.7.3.2 Régénération arbustive

La densité des semis arbustifs est légèrement plus élevée en chablis sévère. La plus grande augmentation de lumière et la destruction plus importante de la régénération préétablie offrent un habitat plus propice pour la croissance et la survie de ces essences. Ces résultats suggèrent que le rétablissement des essences

arborescentes, en chablis sévère, pourrait être retardé par la plus grande abondance du couvert arbustif (Kneeshaw et Prevost 2007).

2.7.4 Effet du chablis sur la composition

Les résultats des matrices de transition montrent que le chablis favoriserait les essences tolérantes et semi-tolérantes à l'ombre au détriment des essences intolérantes. La plus grande mortalité des essences intolérantes ainsi que leur faible présence au sein de la régénération préétablie, amène une diminution de leur effectif suite au chablis. Les peupliers et le bouleau à papier, deux essences intolérantes qui produisent des drageons ou des rejets de souches (Burns et Honkala 1990), continuent toutefois à être présents, et ce, particulièrement en chablis sévère, le tremble augmentant même en abondance. Les conditions créées par les chablis sévères semblent avoir favorisé une plus grande production et survie des drageons et de rejets de souches, l'augmentation de lumière et de température étant plus importante qu'en chablis modéré. Ces résultats supportent en partie l'hypothèse de départ selon laquelle les chablis sévères allaient plus favoriser les essences de début de succession que les chablis modérés. Les essences intolérantes qui ne se reproduisent pas de façon végétative, comme les pins, sont quasiment exclues de ces peuplements (Foster 1988a, Burns et Honkala 1990).

Ce sont donc les essences plus tolérantes, qui peuvent croître en sous couvert et ainsi être présentes au moment de la perturbation, qui vont principalement dominer dans les ouvertures (Grime 1979, Foster 1988a, Morin 1990). Parmi celles-ci, notons l'augmentation importante de l'érable rouge, l'érable à sucre et le sapin baumier, essences tolérantes à l'ombre qui sont abondamment présentes dans ces forêts (Burns et Honkala 1990, Morin 1990). La proportion de pruche et le bouleau jaune, deux essences semi-tolérantes, se maintiennent suite au chablis sévère, alors qu'elle augmente en chablis modéré. La plus grande importance d'espèces pionnières en

chablis sévère peut expliquer pourquoi ces essences n'ont pas autant profité dans ces chablis.

Donc, les chablis, et particulièrement les chablis modérés, pourraient modifier la composition des peuplements en favorisant des espèces de succession plus avancée (Spurr et Barnes 1980).

2.8 Conclusion

Les résultats semblent supporter l'hypothèse selon laquelle un chablis peut avancer la succession végétale de la forêt (disturbance-mediated accelerated) (Spurr et Barnes 1980, Abrams et Scott 1989). Contrairement au feu, des perturbations comme le chablis, affectant principalement le couvert forestier, peuvent favoriser les essences de fin de succession si celles-ci sont présentes en sous étage (Spurr et Barnes 1980). Ainsi, la plus grande vulnérabilité au chablis des essences intolérantes à l'ombre (voir section 2.7.1 – mortalité), et leur faible présence au sein de la régénération préétablie (voir section 2.7.4. – effet des chablis sur la composition), favorisent le recrutement dans la canopée d'essences de succession avancée, qui ont la capacité de se développer dans des conditions ombragées. Les semis présents sur les sites appartenant majoritairement à des essences tolérantes et semi-tolérantes (voir section 2.7.3 – régénération).

Malgré que les caractéristiques différenciant les espèces jouent un rôle plus important au niveau de la mortalité en chablis sévère, augmentant la vulnérabilité des essences intolérantes, l'hypothèse de « disturbance-mediated accelerated » semble toutefois plus supportée par les résultats de la composition en chablis modéré, ceux-ci favorisant moins les essences intolérantes à l'ombre qu'en chablis sévère. La plus grande abondance d'essences arbustives en chablis sévère confirme également ce résultat.

L'une des particularités propres au chablis est la création de puits et monticules. Malgré leur faible couvert sur le territoire, nos résultats, comme ceux de Doyon et Bouffard (2008), suggèrent que la création de ces microsites est un processus important pour la régénération du bouleau jaune, essence dont les petites graines nécessitent des milieux de germination particuliers. Malgré le long intervalle de retour des chablis pour cette région, ces événements sporadiques pourraient contribuer à maintenir cette espèce longévive dans les forêts mixtes (Kneeshaw et Prevost 2007).

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Il sera premièrement questions des principales conclusions écologiques de cette recherche. Par la suite, applications plus concrètes de cette étude au domaine de la foresterie pour finalement terminer avec les principales limitations de l'étude.

3.1 Conclusions écologiques

La principale conclusion de l'étude est que les chablis influencent la succession forestière. La forte densité de semis d'espèces tolérantes à l'ombre en sous-bois (banque de régénération préétablie) va refermer les ouvertures de la canopée créées par le chablis, avançant la succession forestière. De plus, les essences les plus susceptibles lors de tempête par le vent étant des espèces pionnières, intolérantes à l'ombre, il en résulte un remplacement des espèces de début de succession de la canopée par des espèces associées à des stades successioneles plus avancés. Parmi les essences favorisées, notons les érables rouges, l'érable à sucre et le sapin. Ces essences tolérantes et semi-tolérantes classées de moyennement à très peu vulnérable au chablis se retrouvaient abondamment en sous couverts. À l'inverse des essences intolérantes comme le pin, peu abondante en régénérations et très vulnérable à cette perturbation, sont défavorisé suite à cette perturbation.

Cette étude a aussi démontré que les chablis créent des microsites essentiels pour la régénération du bouleau jaune, soit les puits et monticules. En effet, malgré que ces microsites recouvraient seulement moins de 3 % du parterre forestier, la plus

grande proportion de la régénération de cette espèce se retrouvait sur ces sites (plus de 50 % en chablis sévère, 80 % en chablis modéré). Le sol exposé des puits et monticules étant essentiels pour la germination de petites semences comme celle de cette essence.

Finalement, les résultats ont mis en évidence les différences différentes sévérités de chablis. Premièrement au niveau de la mortalité, contrairement à l'hypothèse de départ, c'est en chablis sévère que les différences de mortalité étaient le plus prononcées entre les espèces. Ainsi, les caractéristiques qui différencient les espèces, telle la tolérance à l'ombre dont il a été question, vont avoir un plus grand impact dans ces chablis. Au niveau de la régénération, la plus grande ouverture en chablis sévères a pour effet de profiter à certaines essences intolérantes, tel le peuplier faux tremble qui augmente dans ces chablis.

3.2 Retombées du projet

Comme il a déjà été question, le principal intérêt de cette étude était d'approfondir nos connaissances écologiques sur l'effet des chablis sur la dynamique forestière des forêts mixtes. Malgré que ce projet n'ait pas de lien direct avec l'exploitation forestière, certaines connaissances acquises dans ce type d'étude pourraient s'intégrer à des problématiques reliées à l'exploitation ligneuse soit : les coupes de récupération, la réduction du risque et l'aménagement écosystémique.

3.2.1 Diminuer l'effet des chablis

Il y a évidemment des pertes économiques reliées au chablis. En plus du bois endommagé et dégradé qui ne peut être récolté, des coûts additionnels sont associés

aux coupes de récupération, coût relié au morcellement du territoire et à l'accessibilité des sites (Mitchell 1995, Gouvernement du Québec 2006). Ces coûts supplémentaires s'ajoutent aux problèmes de nature écologique dont il sera question (3.2.3 - Problématiques reliées aux coupes de récupération). Certaines prescriptions sylvicoles pourraient être employées pour réduire les pertes reliées au chablis.

Les facteurs environnementaux qui déterminent les risques de chablis peuvent être regroupés en trois types : l'exposition topographique, les propriétés du sol et les caractéristiques des peuplements (triangle du chablis élaboré par Mitchell (1995), Ruel 1995). Les résultats de cette étude sur la mortalité s'intègrent au volet caractéristique des peuplements. La vulnérabilité des espèces et leurs caractéristiques sont des informations essentielles afin de connaître la susceptibilité d'un peuplement (Foster 1988b, Ruel 1995, Canham et al. 2001). Nos résultats pourraient s'intégrer, par exemple, à un système de coupe sélective (Ruel 1995), où les individus les plus à risques sont retirés des peuplements afin de diminuer les dommages causés par un chablis. Toutefois, l'on peut se demander si de telles pratique, en diminuant la densité des peuplements et en favorisant une plus grande pénétration du vent, n'augmenterait pas la pression sur des individus qui serait habituellement peu affectés.

3.2.2 Aménagement écosystémique

Il est de plus en plus reconnu qu'une foresterie s'inspirant des perturbations naturelles permettrait d'atteindre les objectifs d'aménagements durables de nos forêts (Kneeshaw et al. 2000, Gauthier et De Grandpré 2003, Coulombe et al. 2004). Cette approche connue sous le nom d'aménagement forestier écosystémique (afe) est basée sur le fait que les organismes sont adaptés aux perturbations naturelles et qu'ils pourront se remettre plus facilement des changements écologiques reliés à la récolte forestière si ces changements s'apparentent aux perturbations (Hunter 1993). Le but

n'est pas d'imiter les perturbations naturelles, mais de réduire l'écart entre les pratiques sylvicoles et la forêt naturelle (Vaillancourt et al. 2008). Il s'agit donc d'émuler les attributs clés associés aux perturbations naturelles qui permettent de préserver la biodiversité (Gauthier et al. 2008). Ces legs représentent des organismes (régénérations préétablies, propagules), du matériel organique (chicots, bois morts) ou des patrons créés organiquement (puits et monticules) qui composent les écosystèmes en restructuration (Franklin et al. 2000). Ces legs biologiques contribuent directement et indirectement à la restructuration de la composition, de la structure et de la diversité fonctionnelle des écosystèmes perturbés (Foster et al. 1997).

Nos résultats suggéraient que les chablis favorisent les essences tolérantes et semi-tolérantes en sous-étage qui sont libérées du couvert forestier. Pour émuler cette structure post chablis, des coupes qui se situent au niveau de la canopée seraient à favoriser, telles des coupes de jardinages ou successionnelles (Doyon et Sougavinski 2002, Lessard et al. 2005). Ces coupes sont présentement utilisées pour assurer le recrutement par le bas d'essences tolérantes. Il pourrait également avoir des préparations de terrain afin de reproduire les microsites similaires à ceux retrouvés sur les puits et monticules, essentiel au bouleau jaune (Doyon et Sougavinski 2002, Comité d'experts sur les solutions 2009). Ces structures devraient se situer à proximité des semenciers pour que les lits de germination favorables recréés soient bien utilisés. Les résultats de cette étude ainsi que d'autres (ex : Doyon 2008) devraient être utilisés pour connaître la proportion du territoire que doivent couvrir ces puits et monticules. Finalement, des équations allométriques entre la taille de l'arbre et celle des puits et monticules, comme ceux présentés à l'annexe E, permettraient d'avoir une idée de la taille que doivent avoir ces structures.

3.2.3 Problématiques reliées aux coupes de récupération

Suite aux perturbations naturelles, les compagnies forestières doivent effectuer des coupes de récupération, principalement pour respecter les cibles économiques fixées par le gouvernement (Purdon et al. 2002, Vaillancourt 2008). Au Témiscamingue, la tempête de 2006 a rendu disponible un volume de bois très important, soit l'équivalent de l'allocation de cinq années (Présentation de Sonia Légaré lors du Symposium sur la forêt feuillus en 2008). Les études sur les impacts de ces coupes suggèrent qu'ils altéreraient des processus écologiques essentiels, en amenant principalement une perte totale ou partielle des legs biologiques (Foster et Orwig 2006, Lindenmayer et Noss 2006). En effet, les coupes de récupération effectuée suite au chablis sont plus similaires à des coupes à blanc qu'à des peuplements victimes de chablis (Observation personnelle, Doyon et Bouffard 2008, Foster et al. 1997). Les legs biologiques que nous avons pu observer sur les sites à l'étude semblent absents des sites récupérés.

Premièrement, pratiquement aucun arbre résiduel n'est gardé suite à la récolte alors qu'une proportion relativement importante d'arbres vivants était présente sur nos sites. Les arbres résiduels fournissent des semences pour la recolonisation et offrent des conditions d'ombrages aux nouveaux peuplements (Franklin et al. 2000, Bouchard 2008). En leurs absences, le manque d'ombre assèche le sol et augmente sa température, réduisant ainsi les chances de survie des semis (Franklin et al. 2000), pouvant diminuer la diversité des sites récupérés (Jonášová et al.). Nos résultats ont démontré que la végétation de sous étage est moins vulnérable au chablis. Dépendamment de sa densité, ces survivants peuvent dominer les premiers stades suivant la perturbation et retarder l'établissement de nouveaux individus. Leurs absences, dans les sites récupérés, risquent de favoriser les essences de début de succession et retarder le retour des essences tolérantes (Foster et al. 1997, Franklin et al. 2000).

Un autre attribut clé, connu pour être affecté par les coupes de récupération, est les puits et monticules. Ces derniers sont fermés partiellement lors de la coupe des arbres déracinés (Doyon et Bouffard 2008). Malgré la faible proportion de sol recouvert par les puits et monticules dans cette étude, ceux-ci semblent toutefois importants pour le recrutement du bouleau jaune, espèces à petites graines dont le sol exposé sur ces sites est essentiel à sa germination et à sa survie. La diminution des puits et monticules pourrait donc nuire au maintien de certaines essences à petites graines (Doyon et Bouffard 2008).

Les gros arbres étant plus vulnérables au chablis, une quantité importante de bois mort de gros diamètre se retrouvent au sol. Malgré que nous n'ayons pu démontrer l'importance de ce bois comme milieux de germination dû au temps de dégradation trop court, l'importance de ce legs est reconnue depuis longtemps : en plus d'être une source à long terme d'énergie et de nutriment, ils fournissent des habitats pour une grande variété d'organismes (Bull et al. 1997, Franklin et al. 2000).

Plusieurs autres problèmes, qui ne sont pas en lien avec nos résultats, sont reliés à ces coupes de récupération. En outre, la diminution des arbres morts sur pieds essentiel à la biodiversité (Nappi et al. 2004), la construction des routes ou encore le scarifiage des sols (voir Vaillancourt 2008). Avec une meilleure planification, certains effets néfastes de ces coupes auraient pu être diminués au niveau du paysage en réduisant le nombre de peuplements récupérés puisqu'un volume de bois récolté n'a pu être écoulé. (Présentation de Sonia Légaré lors du Symposium sur la forêt feuillus -2008).

3.3 Perspectives pour études futures

Cette étude se voulait comme une étude exploratoire de l'effet du chablis dans les forêts mixtes situées à la limite nordique. L'étude s'est donc faite au niveau du paysage en incorporant des peuplements feuillus, mixtes et résineux. On a observé beaucoup de variabilité entre les sites, des études futures pourraient donc évaluer les effets à plus grandes échelles spatiales et temporelles pour mieux comprendre l'effet du chablis. Les résultats de l'étude fournissent ainsi un portrait assez général de l'effet que peuvent avoir les chablis dans ces forêts (voir section 3.1 conclusions générales), toutefois des études qui cibleraient un type de peuplements ou des caractéristiques spécifiques des peuplements (ex : densité, dépôt de surface, sol, etc.) pourraient nous aider à raffiner nos connaissances sur les effets du chablis qui varient selon ces facteurs.

Un effort d'échantillonnage supplémentaire, qui augmenterait l'effectif de chacune des espèces échantillonnées, pourrait faciliter la compréhension de l'effet des facteurs étudiés, tels le dhp ou l'enracinement, sur la mortalité. L'un des manques de l'étude étant la relation entre le dhp et l'espèce qui n'a pu être observée due à de trop faibles effectifs.

L'échantillonnage s'étant fait peu de temps après le chablis, il est important de souligner que les conditions des peuplements perturbés vont continuer à se modifier. Les effets édaphiques du chablis apparaissent plus lentement que les effets liés à la lumière et la température (Carlton et Bazzaz 1998). Immédiatement suite au chablis, les augmentations de lumière et de température créent des conditions propices à l'établissement de semis (Peterson et Pickett 1995) tandis que le passage du temps est nécessaire pour que les changements au niveau des propriétés du sol (décomposition, recyclage des nutriments, accumulation de matière organique dans les puits) apparaissent et influencent le rétablissement des peuplements (Carlton et Bazzaz

1998). On peut également s'attendre à ce qu'une certaine partie de la régénération échantillonnée ne survive pas (Peterson et Pickett 1995). Premièrement, l'augmentation de l'ombre causée par la fermeture de la canopée ne permettra pas à tous les individus de continuer à se développer (Peterson et Pickett 1995). Deuxièmement, certains microsites créés par les chablis peuvent être hostiles et ne pas permettre aux semis de survivre. Par exemple, les individus établis sur le sol minéral des puits sont vulnérables à l'érosion et au fort gel qui touche ces sites (Beatty 1984, Carlton et Bazzaz 1998). Finalement, la compétition entre les semis risque de réduire la densité des endroits fortement peuplés (Peterson et Pickett 1995). Des études à plus long termes seraient à préconiser. La création de parcelles permanentes permettrait ainsi d'effectuer des suivies dans le temps, et ce, sur plusieurs décennies. En planifiant l'emplacement de ces parcelles avant que débutent les coupes de récupération permettrait d'être plus sélectif au niveau des sites échantillonnés. L'étude de ces parcelles permanentes permettrait d'avoir une idée plus précise de la succession suite au chablis en plus de donner la possibilité de suivre l'effet des changements climatiques. Des parcelles permanentes pourraient également être créées sur des coupes de récupérations pour permettre de comparer l'effet de chablis vs coupe de récupération sur la régénération en termes de composition et de croissance.

Finalement, il pourrait être intéressant pour le volet régénération de prendre en compte la production semencière depuis la perturbation. En effet, pour les essences échantillonnées en régénération dont la densité est faible, tel le bouleau blanc et la pruche, la périodicité de l'année semencière peut être un facteur déterminant pour l'interprétation des résultats (Marks 1974). En effet, celle-ci influence la probabilité que les semences d'une espèce donnée atteignent une trouée pour participer à la régénération (Marks 1974). Or, si au moment de l'échantillonnage, aucune année semencière favorable n'a eu lieu depuis chablis, les résultats ne reflètent pas l'importance de tel ou tel microsites pour une espèce donnée. Les études futures

pourraient donc noter le lien entre production semencière et la densité des espèces en régénération. Des études à long terme pourrait également évaluer comment la réponse de la végétation change selon la production de semences.

APPENDICE A

DONNÉES RELATIVES AUX SITES D'ÉTUDES

Tableau A1 : Caractéristiques des sites échantillonnés

No.site	Sévérité	Couvert	Essence	Densité	Hauteur	Pente	Reg.Hyd.	Âge	Positionnement GPS
1	33	F	PE	A	2	C	2	70	78°57'6 W 46°44'57 N
2	33	F	BB	A	2	B	2	70	78°58'20 W 46°44'41 N
3	33	F	ERBJ	A	2	C	3	VIN	78°54'42 W 46°44'23 N
4	33	F	PE	A	2	C	2	70	78°58'9 W 46°44'28 N
5	33	F	PE	A	2	B	2	70	78°59'41 W 46°44'29 N
6	66	F	ER	B	2	C	2	VIN	78°51'44 W 46°41'22 N
7	66	F	PE	B	1	C	2	90	78°48'13 W 46°46'19 N
8	66	F	PE	A	2	B	3	70	79°3'23 W 46°39'39 N
9	66	F	PE	B	1	C	2	70	78°58'29 W 46°32'56 N
10	66	F	PE	A	2	B	3	70	79°3'26 W 46°39'36 N
11	66	F	BB	A	2	C	2	70	78°59'14 W 46°44'22 N
12	66	M	BJ+R	B	2	C	3	VIN	78°53'4 W 46°43'45 N
13	66	M	BJ+R	B	2	C	3	VIN	78°53'4 W 46°43'24 N
14	66	M	BJ+R	B	3	C	2	VIN	78°58'14 W 46°41'47 N
15	66	M	BBE	B	2	B	3	70	78°32'1 W 46°51'28 N

Suite Tableau A1 : Caractéristiques des sites échantillonnées

No.site	Sévérité	Couvert	Essence	Densité	Hauteur	Pente	Reg.Hyd.	Âge	Positionnement GPS
16	66	M	BBR	A	2	C	2	70	78°58'52 W 46°44'17 N
17	33	M	RBB	D	3	C	2	7030	78°52'3 W 46°42'59 N
18	33	M	BBR	C	3	B	3	70	78°58'19 W 46°41'21 N
19	33	M	BJ+R	B	2	C	2	VIN	78°59'13 W 46°40'46 N
20	33	M	BBE	B	2	B	3	70	78°32'1 W 46°51'28 N
21	33	M	RBB	B	2	B	3	VIN	78°46'21 W 46°47'5 N
22	33	M	PB+BB	B	2	C	2	70	78°55'25 W 46°30'40 N
23	33	R	PBPB	B	2	C	3	70	78°59'57 W 46°43'47 N
24	33	R	PBE	C	1	B	3	12070	78°32'40 W 46°45'58 N
25	33	R	PBE	C	1	B	3	12070	78°32'43 W 46°45'41 N
26	33	R	PBPB	B	2	D	2	70	78°55'49 W 46°30'43 N
27	66	R	PBPB	B	2	C	2	70	78°59'50 W 46°43'40 N
28	66	R	PBE	C	1	B	3	12070	78°32'39 W 46°45'39 N
29	66	R	EPB	C	1	C	3	12050	78°38'7 W 46°52'4 N
30	66	R	PBPB	B	2	D	2	70	78°45'35 W 46°24'32 N

Tableau A2 : Descriptions des caractéristiques des peuplements échantillonnées

Caractéristique des peuplements	Classe	nbre de site
Densité (pourcentage de couvert)	A : > 80 %	9
	B : 60-80%	15
	C: 40-60%	5
	D: 25 À 40 %	1
Hauteur	1 : > 22m	6
	2 : 17-22m	21
	3 : 12-17m	1
Pente	B : Faible (3 à 8%)	11
	C: Douce (8 à 15%)	17
	D: Modéré (15 à 30%)	2
Régime hydrique	3: Sol frais (mésique)	16
	2: Sol sec (xérique-mésique)	14
Couvert	F: Feuillus	11
	R: Résineux	8
	M: Mixte	11
Sévérité	33 : Modéré	15
	66: Sévère	15
Âge	70 : Équienne de 70 ans	17
	VIN : Innéquienne vieux	7
	90 : Équienne de 90 ans	1
	7030 : Étagée de 70 et 30 ans	1
	12070 : Étagée de 120 et 70 ans	3
	12050 : Étagée de 120 et 50 ans	1

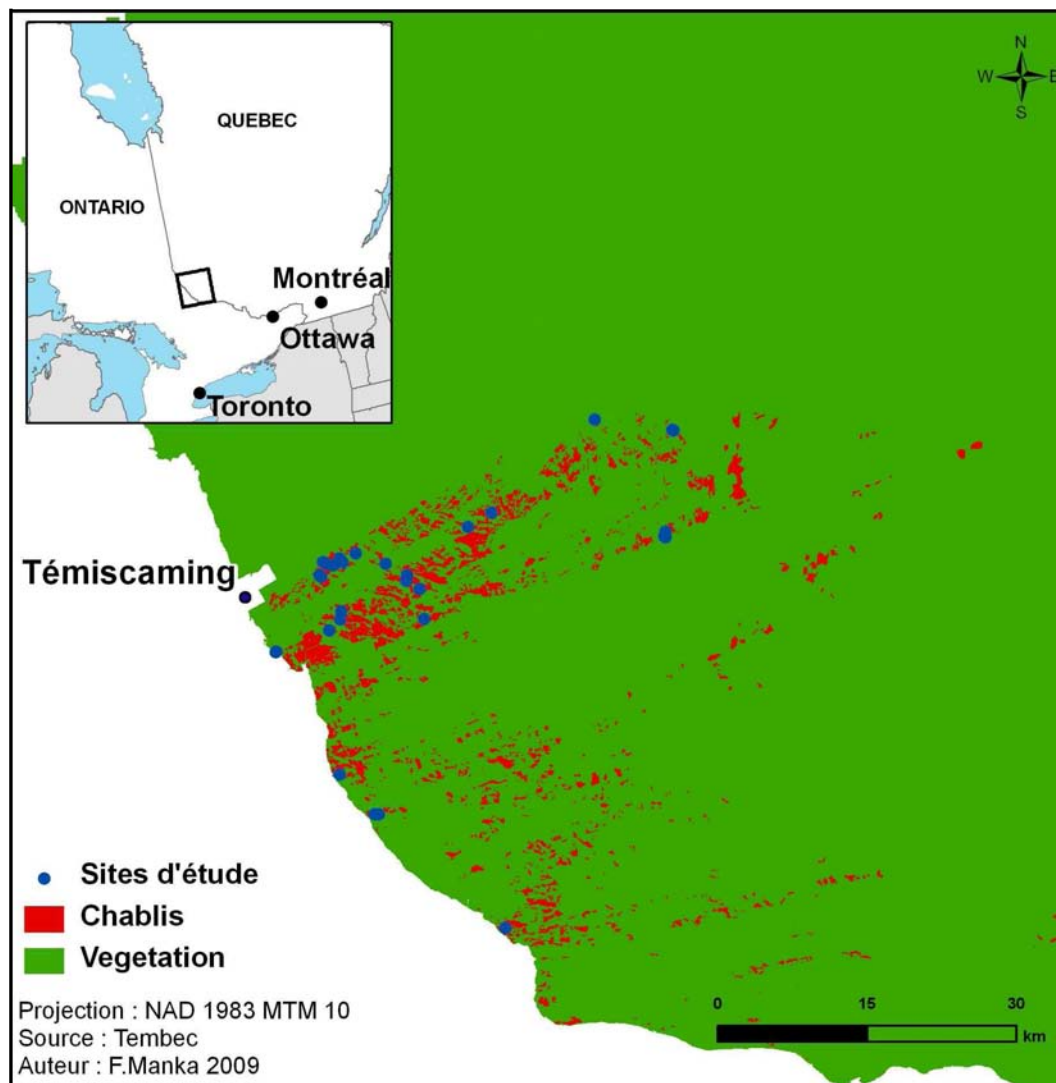


Figure A1 : Localisation des sites d'études

APPENDICE B

CARACTÉRISTIQUES DES ESPÈCES ÉCHANTILLONNÉES

VOLET MORTALITÉ ET TYPE DE MORTALITÉ

Tableau B1 : Caractéristiques des espèces échantillonnées pour le volet mortalité

Type d'essence	Espèces	Tolérance	Densité (g/cm ³)	Densité du bois	Dévelop. Racin.	Chb sévère		Chb modéré	
						Nombre	% mortalité	Nombre	% mortalité
Feuillus	ErS	Tolérant	0,56	Élevé	LS	40	12,5	66	1,52
	ErR	Semi	0,49	Élevé	LS	42	23,81	49	2,04
	BoJ	Semi	0,55	Élevé	LP	16	18,75	52	3,85
	BoP	Intolérant	0,48	Élevé	LP	39	25,64	82	7,32
	PeT	Intolérant	0,35	Faible	LP	8	75	11	27,27
	PeG	Intolérant	0,36	Faible	LS	36	94,44	21	28,57
	ChR	Semi	0,56	Élevé	LP	5	20	0	-
	ErP	Intolérant	0,46	Élevé	LS	4	50	2	0
	Ere	Semi	0,46	Élevé	LS	2	0	7	0
	FrN	Intolérant	0,45	Élevé	LS	4	25	0	-
	Sa	Intolérant	0,36	Faible	LS	0	-	1	0
	OrR	Intolérant	0,48	Élevé	LS	0	-	1	0
Résineux	PRU	Tolérant	0,4	Faible	LP	38	34,21	47	12,77
	SaB	Tolérant	0,45	Élevé	LS	174	35,06	227	9,25
	Th	Tolérant	0,3	Faible	LS	12	16,67	33	12,12
	EpB	Tolérant	0,35	Faible	LS	7	42,86	19	5,26
	EpN	Tolérant	0,41	Faible	LS	34	61,76	38	21,05
	PiB	Semi	0,35	Faible	LP	39	48,72	44	18,18
	PiR	Intolérant	0,41	Faible	LP	9	66,67	18	33,33
Totale						509	38,7	718	10,17

Voir tableau B3 pour les abréviations des espèces

Tableau B2 : Caractéristiques des espèces échantillonnées pour le volet type de mortalité

Type d'essence	Espèces	Tolérance	Densité (g/cm ³)	Densité du bois	Dévelop. racin.	Nombre	% déraciné
Feuillus	ErS	Tolérant	0,56	Élevé	LS	23	69,57
	ErR	Semi	0,49	Élevé	LS	13	76,92
	BoJ	Semi	0,55	Élevé	LP	8	25
	Bop	Intolérant	0,48	Élevé	LP	46	69,57
	PeT	Intolérant	0,35	Faible	LP	26	88,46
	PeG	Intolérant	0,36	Faible	LS	83	71,08
	ChR	Semi	0,56	Élevé	LP	2	100
	FrN	Intolérant	0,45	Élevé	LS	2	0
	PeB	Intolérant	?	Faible	LS	6	100
Résineux	Pru	Semi	0,4	Faible	LP	29	86,21
	SaB	Tolérant	0,45	Élevé	LS	99	55,56
	Th	Tolérant	0,3	Faible	LS	22	72,73
	EpB	Tolérant	0,35	Faible	LS	10	80
	EpN	Tolérant	0,41	Faible	LS	70	57,14
	PiB	Semi	0,35	Faible	LP	70	84,29
	PiR	Intolérant	0,41	Faible	LP	35	80
Totale						544	70,04

Voir tableau B3 pour les abréviations des espèces

Tableau B3 : Abréviations et nom latin des espèces échantillonnées

Espèces	Nom latin	Abrév.
Érable à sucre	<i>Acer saccharum</i>	ErS
Érable rouge	<i>Acer rubrum</i>	ErR
Bouleau jaune	<i>Betula alleghaniensis</i>	BoJ
Bouleau à papier	<i>Betula papyrifera</i>	BoP
Peuplier faux tremble	<i>Populus tremuloides</i>	PeT
Peuplier grandes dents	<i>Populus grandidentata</i>	PeG
Peuplier baumier	<i>Populus balsamifera</i>	PeB
Chêne rouge	<i>Quercus rubra</i>	Chr
Érable de pensylvanie	<i>Acer pensylvanicum</i>	ErP
Érable épis	<i>Acer spicatum</i>	Ere
Frêne noire	<i>Fraxinus nigra</i>	FrN
Saule	<i>Salix sp.</i>	Sa
Orme rouge	<i>Ulmus rubra</i>	OrR
Pruche	<i>Tsuga canadensis</i>	PRU
Sapin baumier	<i>Abies balsamea</i>	SaB
Thuya	<i>Thuya occidentalis</i>	Th
Épinette blanche	<i>Picea glauca</i>	EpB
Épinette noire	<i>Picea mariana</i>	EpN
Pin blanc	<i>Pinus strobus</i>	PiB
Pin rouge	<i>Pinus resinosa</i>	PiR

Tableau B4 : Description des variables pour le volet mortalité pour les chablis modérés et sévères.

Variables	Abrév.	Classe	n	
			Chb modéré	Chb sévère
Tolérance à l'ombre	Tol.	Tolérant (Tol)	430	305
		Semi-tolérant (Semi)	153	104
		Intolérant (Int)	136	100
Type d'essence	Ess.	Feuillus	292	196
		Résineux	426	313
Densité du bois	Dens.	Faible	232	183
		Élevé	486	326
Classe de dhp	Dhp.	A (5 cm à 9,9 cm)	325	210
		B (10 cm à 19,9 cm)	207	153
		C (20 cm à 29,9 cm)	116	77
		D (> 30 cm)	70	69
Système racinaire	Rac.	Superficiel	236	154
		Profond	481	355

Tableau B5 : Description des variables pour le volet type de mortalité

Variables	Abrév.	Classe	n
Tolérance à l'ombre	Tol.	Tolérant (Tol)	253
		Semi-tolérant (Semi)	93
		Intolérant (Int)	198
Type d'essence	Ess.	Feuillus	209
		Résineux	335
Densité du bois	Dens.	Faible	351
		Élevé	193
Classe de dhp (cm)	Dhp	A (5 cm à 9,9 cm)	37
		B (10 cm à 19,9 cm)	185
		C (20 cm à 29,9 cm)	161
		D (> 30 cm)	161
Sévérité du chablis	Sév.	Modéré	151
		Sévère	393
Système racinaire	Rac.	Latéral profond (Lp)	216
		Latéral superficiel (Ls)	328

APPENDICE C

INFORMATION RELATIVE AUX MODÈLES DE RÉGRESSION LOGISTIQUE POUR LE VOLET MORTALITÉ ET TYPE DE MORTALITÉ

C.1 Corrélation entre les variables

Tableau C1 : Valeur du tau (τ) de Goodman et Kruskal entre les variables utilisées pour modéliser la mortalité des arbres dans les chablis modérés et sévères

Variables dépendante	Variables indépendante	τ	
		Chb modéré	Chb sévère
Densité	Type d'essence	0,138	0,05
Type d'essence	Densité	0,138	0,05
Tolérance	Densité	0,001	0,019
Densité	Tolérance	0,003	0,035
Tolérance	Type d'essence	0,257	0,273
Type d'essence	Tolérance	0,407	0,441
Classe de dhp	Type d'essence	0,021	0,032
Type d'essence	Classe de dhp	0,044	0,077
Classe de dhp	Densité	0,06	0,073
Densité	Classe de dhp	0,167	0,221
Classe de dhp	Tolérance	0,053	0,084
Tolérance	Classe de dhp	0,076	0,145
Racine	Type d'essence	0,072	0,009
Type d'essence	Racine	0,1	0,021
Racine	Densité	0,043	0,101
Densité	Racine	0,094	0,131
Racine	Tolérance	0,355	0,204
Tolérance	Racine	0,282	0,165
Racine	Classe de dhp	0,116	0,124
Classe de dhp	Racine	0,065	0,063

Tableau C2 : Valeur du tau (τ) de Goodman et Kruskal pour les variables utilisées pour modéliser le type de mortalité

Variable dépendante	Variable indépendante	τ
Densité	Type d'essence	0,025
Type d'essence	Densité	0,025
Tolérance	Densité	0,039
Densité	Tolérance	0,062
Tolérance	Type d'essence	0,304
Type d'essence	Tolérance	0,479
Classe de dhp	Type d'essence	0,036
Type d'essence	Classe de dhp	0,115
Classe de dhp	Densité	0,058
Densité	Classe de dhp	0,154
Classe de dhp	Tolérance	0,088
Tolérance	Classe de dhp	0,158
Enracinement	Type d'essence	0,009
Type d'essence	Enracinement	0,047
Enracinement	Densité du bois	0,018
Densité du bois	Enracinement	0,049
Enracinement	Tolérance	0,304
Tolérance	Enracinement	0,227
Enracinement	Classe de dhp	0,044
Classe de dhp	Enracinement	0,02

C.2 Sélection des modèles

Tableau C3 : Modèle de mortalité pour les chablis sévères (n= 509)

Modèles	ID	AICc	Δi	wi
Dhp	1	582,7	34,3	0,0000
Dhp; Dens	2	583	34,6	0,0000
Dhp; Dens; Tol	3	567,5	19,1	0,0001
Dhp; Dens; Tol; Ess	4	566	17,6	0,0002
Dhp; Dens; Tol; Ess; Rac	5	548,4	0	0,9998

a) Dhp : classe de dhp ; Dens : densité du bois ; Tol : tolérance à l'ombre ; Ess : type d'essence ; Rac : système racinaire

Tableau C4 : Modèle de mortalité pour les chablis modéré (n= 718)

Modèles	ID	AICc	Δi	wi
Dhp	1	457,9	6,9	0,014
Dhp; Dens	2	453	2	0,166
Dhp; Dens; Tol	3	454,4	3,4	0,082
Dhp; Dens; Tol; Ess	4	451	0	0,450
Dhp; Dens; Tol; Ess; Rac	5	451,9	0,9	0,287

a) Dhp : classe de dhp ; Dens : densité du bois ; Tol : tolérance à l'ombre ; Ess : type d'essence ; Rac : système racinaire

Tableau C5 : Modèles pour le type de mortalité (n= 544)

Modèles	ID	AICc	Δi	wi
Dhp	2	643,70	0,40	0,29
Dens	3	649,80	6,50	0,01
Rac	4	652,40	9,10	0,00
Ess	5	657,50	14,20	0,00
Dhp; Rac	6	643,30	0,00	0,35
Dhp; Rac; Dens;	7	643,40	0,10	0,34

a) Dhp : classe de dhp ; Dens : densité du bois ; Ess : type d'essence ; Rac : système racinaire

C.3 Modèle de régression logistique

Tableau C6 : Régression logistique pour la mortalité en chablis sévère en fonction de l'espèce. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Les espèces qui ne sont pas comparé dans le tableau n'ont pas de différence significative entre elle ($p > 0,05$). Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \exp(\beta)$ ($n = 458$)

Espèces		β	Wald χ^2	p-value	Exp(B)	I.C. 95% de exp(β)	
						inférieur	supérieur
Espèces			57,31	< 0,001			
EpN vs	BoP	1,54	9,21	0,002	4,68	1,73	12,66
	SaB	1,10	8,02	0,005	2,99	1,40	6,37
	PRU	1,13	5,32	0,021	3,11	1,19	8,13
	BoJ	1,95	7,08	0,008	7,00	1,67	29,41
	ErS	2,43	16,66	< 0,001	11,31	3,53	35,71
	ErR	1,64	10,55	0,001	5,17	1,92	13,89
SaB vs	ErS	1,33	6,96	0,008	3,78	1,41	10,10
PRU vs	ErS	1,29	4,83	0,028	3,64	1,15	11,49
PeG vs	ErR	4,00	24,17	< 0,001	54,40	11,06	267,23
	ErS	4,78	30,13	< 0,001	119,00	21,59	654,72
	BoJ	4,30	19,67	< 0,001	73,67	11,01	491,87
	PRU	3,49	18,81	< 0,001	32,69	6,76	157,83
	SaB	3,45	21,46	< 0,001	31,49	7,31	135,37
	BoP	3,90	22,89	< 0,001	49,30	9,98	243,12
	PiB	2,88	13,16	< 0,001	17,89	3,77	84,89
	EpN	2,35	8,47	0,004	10,52	2,87	178,96
PiB vs	ErR	1,11	5,29	0,022	3,04	1,18	7,87
	ErS	1,89	10,84	0,001	6,65	2,15	20,41
	BoJ	1,42	3,90	0,048	4,12	1,01	16,67
	BoP	1,01	4,33	0,037	2,76	1,06	7,14

Tableau C7 : Régression logistique pour la mortalité en chablis modéré en fonction de l'espèce. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Les espèces qui ne sont pas comparé dans le tableau n'ont pas de différence significative entre elle ($p > 0,05$). Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \exp(\beta)$ ($n = 695$).

Espèces		β	Wald χ^2	p-value	Exp(B)	I.C. 95% de exp(β)	
						inférieur	supérieur
Espèces			33,104	0,001			
PiB vs	ErS	2,67	6,10	0,013	14,44	1,74	125,00
	ErR	2,35	4,69	0,030	10,44	1,25	90,91
PRU vs	ErS	2,25	4,21	0,040	9,51	1,10	81,16
PeG vs	BoP	1,62	6,37	0,012	5,07	1,44	17,86
	SaB	1,37	6,54	0,011	3,92	1,38	11,24
	ErS	3,26	8,50	0,004	26,00	2,91	250,00
	BoJ	2,30	7,04	0,008	10,00	1,82	55,56
PiR vs	BoP	1,85	7,93	0,005	6,33	1,75	22,89
	ErS	3,48	9,58	0,002	32,50	3,58	292,10
	SaB	1,59	8,36	0,004	4,90	1,67	14,41
	ErR	3,16	7,84	0,005	23,50	2,58	213,79
	BoJ	2,53	8,28	0,004	12,50	2,24	69,80
EpN vs	BoJ	1,90	5,31	0,021	6,67	1,33	33,33
	BoP	1,22	4,38	0,036	3,38	1,08	10,53
	ErS	2,85	6,93	0,008	17,33	2,07	142,86
	SaB	0,96	4,39	0,036	2,62	1,06	6,45
	ErR	2,53	5,42	0,020	12,53	1,49	100,00

Tableau C8 : Régression logistique pour la mortalité en chablis sévère en fonction des variables explicative sélectionné par le modèle. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \text{Exp}(\beta)$ ($n= 509$, $R^2 = 0,277$)

Variables	β	Wald χ^2	p-value	Exp(β)	I.C. 95% de exp(β)	
					inférieur	supérieur
Tolérance		21,46	< 0,001			
tol vs int	-1,96	18,05	< 0,001	0,14	0,06	0,35
Tol vs semi	-0,45	1,52	0,218	0,64	0,32	1,30
Int vs semi	1,52	17,18	< 0,001	4,57	2,23	9,38
Classe de dhp		37,37	< 0,001			
D vs A	2,17	28,26	< 0,001	8,73	3,93	19,41
D vs B	0,90	6,09	0,014	2,46	1,20	5,02
D vs C	0,47	1,44	0,230	1,59	0,74	3,41
B vs A	1,27	22,46	< 0,001	3,55	2,10	6,00
C vs A	1,70	22,78	< 0,001	5,48	2,73	11,02
C vs B	0,43	1,86	0,172	1,54	0,83	2,88
Densité du bois						
Faible vs élevé	0,47	2,87	0,090	1,59	0,93	2,73
Type d'essence						
R vs F	1,45	15,33	< 0,001	4,26	2,06	8,80
Racine						
S vs P	1,40	22,07	< 0,001	4,05	2,26	7,25

Tableau C9 : Régression logistique pour la mortalité en chablis modérés en fonction des variables explicative sélectionné par le modèle. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \text{Exp}(\beta)$ (n= 718)

Variables	β	Wald χ^2	p-value	Exp(β)	I.C. 95% de exp(β)	
					inférieur	supérieur
Tolérance		7,81	0,02			
Int vs Tol	1,11	6,37	0,01	3,05	1,28	7,25
Semi vs Tol	0,02	0,00	0,96	1,02	0,46	2,24
Int vs Semi	1,10	6,05	0,01	2,99	1,25	7,18
Calsse de dhp		4,08	0,25			
D vs A	0,71	2,50	0,11	2,03	0,84	4,90
D vs B	0,43	1,06	0,30	1,54	0,68	3,49
C vs D	0,01	0,99	0,99	1,01	0,45	2,27
B vs A	0,28	0,61	0,43	1,32	0,66	2,65
C vs A	0,72	3,36	0,07	2,04	0,95	4,39
C vs B	0,44	1,42	0,23	1,55	0,75	3,18
Densité du bois						
Faible vs élevé	0,50	2,34	0,13	1,65	0,87	3,13
Type d'essence						
R vs F	1,23	7,64	0,01	3,44	1,43	8,24

Tableau C10 : Régression logistique pour le type de mortalité en fonction de l'espèce. Les valeurs positives du paramètre β indique une augmentation de la susceptibilité avec l'augmentation du paramètre. Les espèces qui ne sont pas comparé dans le tableau n'ont pas de différence significative entre elle ($p > 0,05$). Rapport de côte (OR) calculé à partir de l'estimation du paramètre (β) comme étant $OR = \text{Exp}(\beta)$ (n=503)

Variables		β	Wald χ^2	p-value	Exp(β)	I.C. 95% de exp(β)	
						inférieur	supérieur
Espèces			29,75				
PeG	SaB	0,68	4,60	0,03	1,97	1,06	3,65
PiR	SaB	1,16	6,16	0,01	3,20	1,28	8,00
	EpN	1,10	5,09	0,02	3,00	1,16	7,81
PeT	SaB	1,81	7,88	0,01	6,13	1,73	21,70
	EpN	1,75	7,03	0,01	5,75	1,58	20,88
PRU	EpN	1,54	6,85	0,01	4,69	1,47	14,89
	SaB	1,61	7,83	0,01	5,00	1,62	15,42
PiB	EpN	1,39	11,66	0,00	4,02	1,81	8,94
	SaB	1,46	14,26	0,00	4,29	2,01	9,14

APPENDICE D

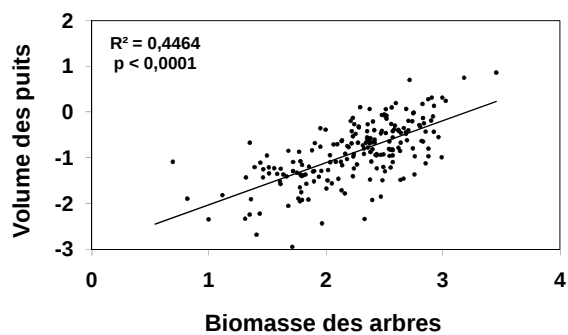
DIMENSIONS PUITTS ET MONTICULES

D.1 Méthode

La biomasse des arbres a été estimée à partir d'équations allométriques basées sur le diamètre à hauteur de poitrine (Ter-Mikaelian et Korzukhin 1997, Fournier et al. 2003). L'aire de chaque puits a été estimée à partir des formules d'une ellipse et le volume à partir de la formule pour le quart d'une ellipse (Kotarba 1970, Putz 1983, Clinton et Baker 2000). Les régressions linéaires ont permis de connaître la corrélation entre les caractéristiques des arbres (dhp, biomasse) et les dimensions des puits. Les données ont été transformées en logarithme pour respecter les conditions d'applications.

D.2 Résultats

A)



B)

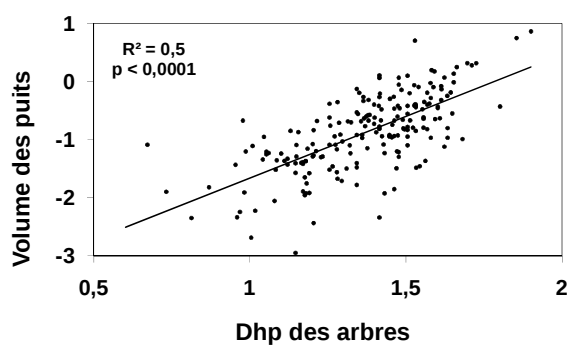
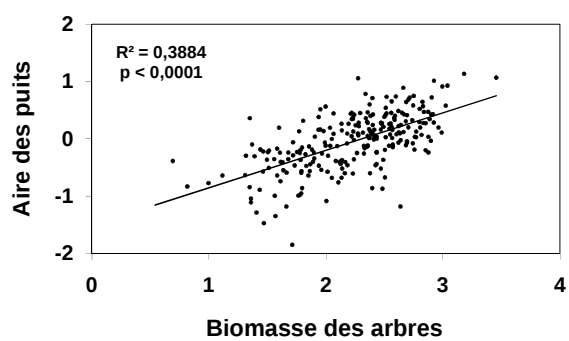


Figure D1 : Volume des puits (m^3) en fonction de A) la biomasse des arbres (kg) et B) du dhp (cm). Les données ont été transformées en log



B)

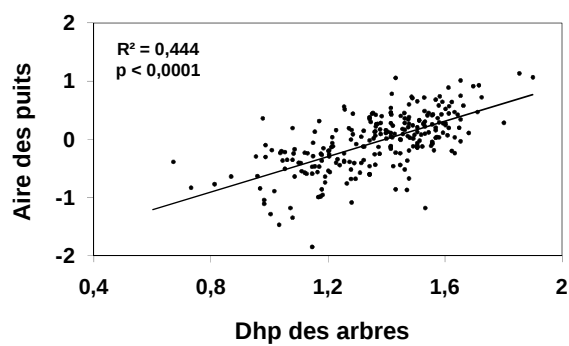


Figure D2 : Aire des puits (m²) en fonction de A) la biomasse des arbres (kg) et B) du dhp (cm). Les données ont été transformées en log

APPENDICE E

MATRICE DE TRANSITION

Tableau E1 : Matrice de transition pour les chablis modérés construite à partir des individus > 1m présent sous les arbres tués par le chablis

		Régénération													
		BoJ	BoP	EpB	EpN	ErR	ErS	PiB	PeF	PeG	PiR	PRU	SaB	TH	
Canopée	BoJ						0,50						0,50		
	BoP	0,07	0,07			0,14	0,29						0,43		
	EpB					0,33							0,67		
	EpN				0,11	0,36		0,11				0,06	0,31	0,06	
	ErR	0,50				0,50									
	ErS	0,25	0,17				0,33						0,25		
	PiB								0,10			0,10	0,80		
	PeF				0,19	0,50							0,31		
	PeG		0,13			0,53			0,07	0,20			0,07		
	PiR										0,08		0,92		
	PRU								0,13			0,71	0,08	0,08	
	SaB	0,05		0,05	0,05	0,16	0,09		0,05			0,14	0,30	0,14	
	TH	0,07		0,04		0,14						0,04	0,46	0,25	

Tableau E2 : Matrice de transition pour la tolérance construite à partir de la matrice D1. La tolérance à l'ombre des différentes espèces sont disponible au tableau B1 de l'appendice B

canopée		Régénération		
		INT	SEMI	TOL
	INT	0,16	0,31	0,53
	SEMI	0,08	0,32	0,59
	TOL	0,04	0,38	0,58

Tableau E3 : Matrice de transition pour les chablis sévères construite à partir des individus > 1m présent sous les arbres tués par le chablis

		Régénération													
		BoJ	BoP	ChR	EpB	EpN	ErR	ErS	PiB	PeB	PeT	PeG	PRU	SaB	TH
Canopée	BoJ							0,50					0,17		0,33
	BoP	0,06	0,19			0,02	0,11	0,09			0,06	0,03		0,43	
	ChR			0,50			0,50								
	EpB		0,30				0,10							0,60	
	EpN		0,03		0,03	0,15	0,14		0,04		0,03			0,58	
	ErR		0,17				0,17				0,33	0,17			0,17
	ErS						0,18	0,82							
	FrN	0,50											0,50		
	PiB		0,04			0,17	0,08	0,04			0,04		0,08	0,54	
	PeB									0,33				0,67	
	PeT		0,13			0,13	0,13			0,13	0,38			0,13	
	PeG		0,02	0,09			0,44	0,02	0,02		0,13	0,16		0,10	
	PiR			0,09			0,50				0,05			0,36	
	PRU						0,49			0,08	0,11		0,21	0,11	
	SaB	0,03			0,03	0,06	0,06	0,06	0,03	0,01	0,03	0,03	0,06	0,57	0,03
TH	0,14								0,14			0,14	0,29	0,29	

Tableau E4 : Matrice de transition pour les chablis sévères pour la tolérance construite à partir de la matrice D3. La tolérance à l'ombre des différentes espèces sont disponible au tableau B1 de l'appendice B

canopée		Régénération		
		INT	SEMI	TOL
	INT	0,26	0,36	0,38
	SEMI	0,19	0,51	0,30
	TOL	0,10	0,15	0,75

RÉFÉRENCES

- Abrams, M. D. et M. L. Scott. 1989. Disturbance-mediated accelerated succession in two Michigan forest types. *Forest Science* **35**:42-49.
- Aminot, I. et M. N. Damon. 2002. Régression logistique : Intérêt dans l'analyse de données relatives aux pratiques médicales. *Revue Médicale de l'Assurance Maladie* **33**:137-143.
- Anderson, D. R. 2008. *Model based inference in the life sciences : A primer on evidence*. Springer, N.Y.
- Arévalo, J. R., J. K. DeCoster, S. D. McAlister et M. W. Palmer. 2000. Changes in Two Minnesota Forests during 14 Years Following Catastrophic Windthrow. *Journal of Vegetation Science* **11**:833-840.
- Attiwill, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* **63**:247-300.
- Beatty, S. et E. Stone. 1986a. The variety of soil microsites created by tree falls. *Canadian Journal of Forest Research* **16**:539-548.
- Beatty, S. W. 1984. Influence of Microtopography and Canopy Species on Spatial Patterns of Forest Understory Plants. *Ecology* **65**:1406-1419.
- Beatty, S. W. et E. L. Stone. 1986b. The variety of soil microsites created by tree falls. *Canadian Journal of Forest Research* **16**:539-548.
- Beaudet, M. et C. Messier. 1997. Le bouleau jaune en pleuplements feuillus ou mixtes : Autoécologie, dynamique forestière et pratiques sylvicoles. Groupe de recherche en écologie forestière, UQAM.
- Belligham, P. J. 1991. Landforms influence patterns of hurricane damage: Evidence from Jamaican montane forests. *Biotropica* **23**:427-433.
- Bergeron, Y. et P.-R. Dansereau. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science* **4**:827-832.
- Bergeron, Y. et B. Harvey. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management* **92**:235-242.
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc et S. Gauthier. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations

naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *Forestry Chronicle* **75**:55-61.

- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens et J. S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:127-135.
- Bordeleau, C., M. Chabot, J. Fortin, G. Gagnon, M. Huot, L. Innes, C. Lachance, L. Marchand, L. Morneau, D. Paré, M. Prémont et S. Simard. 2006. Insectes, maladies et feux dans les forêts québécoises. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Direction de l'environnement et de la protection des forêts, Québec.
- Bormann, F. H. et G. E. Likens. 1979. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. *American Scientist* **67**: 660-669.
- Bouchard, M. 2008. La sylviculture dans un contexte d'aménagement écosystémique en forêt boréale et en forêt mixte *Dans* S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc et al. (ed.). Aménagement écosystémique de la forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Qc.
- Bull, E., C. Parks et T. Torgersen. 1997. Trees and logs important to wildlife in the interior Columbia River basin. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-391. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 55 p.
- .
- Burnham, K. P. et D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference : A pratical information-theoretic approach. 2^e edition. Spinger, N.Y.
- Burns, R. M. et B. H. Honkala. 1990. Sylvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods. Agriculture Handbook 654. U.S. departement of agriculture, Forest service, Washington, DC.
- Canham, C. D., A. C. Finzi, S. W. Pacala et D. H. Burbank. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Can. J. For. Res* **24**:337-349.
- Canham, C. D. et O. L. Loucks. 1984. Catastrophic Windthrow in the Presettlement Forests of Wisconsin. *Ecology* **65**:803-809.
- Canham, C. D., M. J. Papaik et E. F. Latty. 2001. Interspecific variation in susceptibility to windthrow as a function of tree size and storm severity for northern temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research* **31**:1.

- Carlton, G. C. et F. A. Bazzaz. 1998. Resource congruence and forest regeneration following an experimental hurricane blowdown. *Ecology* **79**:1305-1319.
- Carlton, G. C. et F. A. Bazzaz. 2008. Regeneration of three sympatric birch species on experimental hurricane blowdown microsites. *Ecological Monographs* **68**:99-120.
- Clinton, B. D. et C. R. Baker. 2000. Catastrophic windthrow in the southern Appalachians: characteristics of pits and mounds and initial vegetation responses. *Forest Ecology and Management* **126**:51-60.
- Colin, F., I. Vinkler, P. Riou-Nivert, J.-P. Renaud, J.-C. Hervé, J. Bock et B. Piton. 2009. Facteurs de risques de chablis dans les peuplements forestiers : les leçons tirées des tempêtes de 1999 *Dans* Y. Birot, G. Landmann et I. Bonhême (ed.). *La forêt face aux tempêtes*. Editions Quae, Paris.
- Comité d'experts sur les solutions. 2009. Projet de développement d'une approche d'aménagement écosystémique dans la réserve faunique des Laurentides. Fiches techniques. Québec. 130 p.
- Cooper-Ellis, S., D. R. Foster, G. Carlton et A. Lezberg. 1999. Forest response to catastrophic wind: results from an experimental hurricane. *Ecology* **80**:2683-2696.
- Coulombe, G., J. Huot, J. Arsenault, É. Bause, J. T. Bernard, A. Bouchard, M. A. Liboiron et G. Szaraz. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Québec. 307 pp.
- Coutts, M. et J. Grace. 1995. *Wind and trees*. Cambridge University Press, New-York.
- Coutts, M. P. 1983. Root architecture and tree stability. *Plant and soil* **71**:171-188.
- Cucchi, V., C. Meredieu, A. Stokes, S. Berthier, D. Bert, M. Najar, A. Denis et R. Lastennet. 2004. Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Trees-Structure and Function* **18**:460-466.
- Day, W. R. 1953. The growth of stika spruce on shallow soils in relation to root-disease and wind-throw. *Forestry* **26**:81.
- Doucet, R. et M. Côté. 2009. *Manuel de foresterie*. Éditions MultiMondes, Québec.
- Doyon, F. et D. Bouffard. 2008. Dynamisme et biodiversité des peuplements à dominance d'érables à sucre comme bases d'aménagement écosystémique.

Rapport technique. Institut québécois d'Aménagement de la Forêt feuillue, Ripon.

- Doyon, F. et S. Sougavinski. 2002. Caractérisation du régime de perturbations naturelles de la forêt feuillue du nord-est de l'Amérique du Nord. Remis à la Direction de l'Environnement forestier. Écoforesterie consultants.
- Drever, C. R., C. Messier, Y. Bergeron et F. Doyon. 2006. Fire and canopy species composition in the Great Lakes-St. Lawrence forest of Témiscamingue, Québec. *Forest Ecology and Management* **231**:27-37.
- Droesbeke, J.-J., M. Lejeune et G. Saporta. 2005. Modèles statistiques pour données qualitatives. Société française de statistique, Paris.
- Ennos, A. 1993. The scaling of root anchorage. *Journal of theoretical biology* **161**:61-75.
- Ennos, A. R. 1989. The mechanics of anchorage in seedlings of sunflower, *Helianthus annuus* L. *New Phytologist* **113**:185-192.
- Environnement Canada. 2009. Normales climatiques au Canada 1971-2000. [en ligne] URL : http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html
- Everham, E. M. et N. V. L. Brokaw. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *The Botanical Review* **62**:113-185.
- Facelli, J. M. et S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* **57**:1-32.
- Foster, D. R. 1988a. Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah Forest, south-western New Hampshire, USA. *The Journal of Ecology* **76**:105-134.
- Foster, D. R. 1988b. Species and Stand Response to Catastrophic Wind in Central New England, U.S.A. *The Journal of Ecology* **76**:135-151.
- Foster, D. R., J. D. Aber, J. M. Melillo, R. D. Bowden et F. A. Bazzaz. 1997. Forest response to disturbance and anthropogenic stress. *BioScience* **47**:437-445.
- Foster, D. R. et E. R. Boose. 1992. Patterns of Forest Damage Resulting from Catastrophic Wind in Central New England, USA. *The Journal of Ecology* **80**:79-98.

- Foster, D. R. et E. R. Boose. 1995. Hurricane disturbance regimes in temperate and tropical forest ecosystems *Dans* M. Coutts et J. Grace (ed.). Wind and trees. Cambridge University Press, New-York.
- Foster, D. R. et D. A. Orwig. 2006. Preemptive and salvage harvesting of New England forests: when doing nothing is a viable alternative. *Conservation Biology* **20**:959-970.
- Fournier, R. A., J. E. Luther, L. Guindon, M. C. Lambert, D. Piercey, R. J. Hall et M. A. Wulder. 2003. Mapping aboveground tree biomass at the stand level from inventory information: test cases in Newfoundland and Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **33**:1846-1863.
- Franklin, J. F., D. Lindenmayer, J. A. MacMahon, A. McKee, J. Magnuson, D. A. Perry, R. Waide et D. Foster. 2000. Threads of continuity. *Conservation Biology in Practice* **1**:8-16.
- Frelich, L. E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frelich, L. E. et P. B. Reich. 1998. Disturbance severity and threshold responses in the boreal forest. *Conservation Ecology* [online] **2**:7.
- Gardiner, B. A. et C. P. Quine. 2000. Management of forests to reduce the risk of abiotic damage -- a review with particular reference to the effects of strong winds. *Forest Ecology and Management* **135**:261-277.
- Gauthier, S. et L. De Grandpré. 2003. Les bases écologiques de l'aménagement écosystémique de la forêt boréale de l'est du Québec. Project Reports 2003/2004 SFMN.
- Gauthier, S., M.-A. Vaillancourt, D. Kneeshaw, P. Drapeau, L. De Grandpré, m. Y. Claveau et D. Paré. 2008. Aménagement forestier écosystémique : origines et fondements *Dans* S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc et al. (ed.). Aménagement écosystémique de la forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Qc.
- Givnish, T. J. 1995. Plant Steins: Biomechanical Adaptation for Energy Capture and Influence on Species Distributions *Dans* B. L. Gartner editor. Plant stems: physiology and functional morphology. Academic press, London.
- Glitzenstein, J. S. et P. A. Harcombe. 1988. Effects of the December 1983 tornado on forest vegetation of the Big Thicket, southeast Texas, USA. *Forest Ecology and Management* **25**:269-290.

- Gonzalez, P. L. 2005. Modèles à réponse dichotomique. Chapitre 6 *Dans* J.-J. Driesbeke, M. Lejeune et G. Saporta (ed.). Modèles statistiques pour données qualitatives. Société française de statistique, Paris.
- Gosselin, J. 2002. Guide de reconnaissance des types écologiques - Régions écologiques 3a et 3b. Ministère des ressources naturelles. Forêts Québec. Directions des inventaires forestiers, Québec.
- Gosselin, J., P. Grondin et J.-P. Saucier. 2000. Rapport de classification écologique : érablière à bouleau jaune de l'ouest. Ressources naturelles et faune Québec, Québec.
- Gouvernement du Québec. 2006. Communiqué de presse : Importantes chutes d'arbres en milieu forestier - Le ministre Corbeil annonce onze millions de dollars pour récupérer ces volumes de bois. MRNF. Québec. [en ligne] URL : <http://www.mrn.gouv.qc.ca/presse/communiques-detail.jsp?id=5755>
- Gouvernement du Québec. 2009. Document explicatif du projet de loi sur l'occupation du territoire forestier. MRNF. Québec.
- Greenberg, C. H. et W. H. McNab. 1998. Forest disturbance in hurricane-related downbursts in the Appalachian mountains of North Carolina. *Forest Ecology and Management* **104**:179-191.
- Greene, D. F., J. C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron et M.-J. Simard. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Can. J. For. Res.* **29**:824-839.
- Grenier, D. J., Y. Bergeron, D. Kneeshaw et S. Gauthier. 2005. Fire frequency for the transitional mixedwood forest of Timiskaming, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **35**:656-666.
- Grime, J. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester.
- Harrington, T. B. et A. A. Bluhm. 2001. Tree regeneration responses to microsite characteristics following a severe tornado in the Georgia Piedmont, USA. *Forest Ecology and Management* **140**:265-275.
- Haygreen, J. G. et J. L. Bowyer. 1989. Forest products and wood science. An introduction. Seconde édition. Iowa state university press, Iowa.
- Horn, H. S. 1979. Markovian properties of forest succession Pages 196-211 *Dans* e. M. L. Cody and J. M. Diamond editor. Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- Hosmer, D. W. et S. Lemeshow. 1989. Applied logistic regression. Edition John Wiley and Sons, New York.
- Humbert, L., D. Gagnon, D. Kneeshaw et C. Messier. 2006. A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America. *Ecological Indicators* **7**:195-207.
- Hunter, M. L. 1993. Natural fire regimes as spatial models for managing boreal forests. *Biological Conservation* **65**:115-120.
- Jalkanen, A. 2000. Logistic regression models for wind and snow damage in northern Finland based on the National Forest Inventory data. *Forest ecology and management* **135**:315.
- Jonášová, M., E. Vávrová et P. Cudlín. Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas. *Forest Ecology and Management* **259**:1127-1134.
- Keith, C. T. et R. M. Kellogg. 1981. The structure of wood *Dans* E. J. Mullins et T. S. McKnight (ed.). *Canadian woods : Their properties and uses*. University of Toronto Press, Toronto.
- King, D. A. 1986. Tree Form, Height Growth, and Susceptibility to Wind Damage in *Acer Saccharum*. *Ecology* **67**:980-990.
- Kneeshaw, D. D., A. Leduc, P. Drapeau, S. Gauthier, D. Pare, R. Carignan, R. Doucet, L. Bouthillier et C. Messier. 2000. Development of integrated ecological standards of sustainable forest management at an operational scale. *Forestry Chronicle* **76**:481-493.
- Kneeshaw, D. D. et M. Prevost. 2007. Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed-species forests of central Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **37**:1534-1544.
- Kotarba, A. 1970. The morphogenetic role of foehn wind in the Tatra Mts. *Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica* **IV**:171-186.
- Lessard, G., G. Van der Kelen, P. Gauthier, F. Guillemette, M. Fortin, E. Morin, D. Blouin et H. Lapierre. 2005. Détermination des paramètres des forêts aptes au régime du jardinage (phase I). Rapport 2005-04, Centre collégial de transfert de technologie en foresterie, Sainte-Foy, 156 p.
- Lindenmayer, D. B. et R. F. Noss. 2006. Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conservation Biology* **20**:949-958.
- Loehle, C. 1988. Tree life history strategies: the role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research* **18**:209-222.

- Loehle, C. 2000. Strategy Space and the Disturbance Spectrum: A Life-History Model for Tree Species Coexistence. *The American Naturalist* **156**:14-33.
- Lutz, H. J. 1960. Movement of rocks by uprooting of forest trees. *Am J Sci* **258**:752-756.
- Marks, P. L. 1974. The Role of Pin Cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the Maintenance of Stability in Northern Hardwood Ecosystems. *Ecological Monographs* **44**:73-88.
- Marquis, D. A. 1975. Seed storage and germination under northern hardwood forests. *Can. J. For. Res* **5**:478-484.
- Menard, S. W. 2002. Applied logistic regression analysis. Sage Publication, London.
- Mergen, F. 1954. Mechanical aspects of wind-breakage and windfirmness. *Journal of Forestry* **52**:119-125.
- Mitchell, S. J. 1995. The windthrow triangle: A relative windthrow hazard assessment procedure for forest managers. *For. Chron* **71**:446-450.
- Morin, H. 1990. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Can. J. For. Res* **20**:1753-1758.
- Mullins, E. J. et T. S. McKnight. 1981. Canadian woods : Their properties and uses. 3^e edition. University of Toronto Press, Toronto.
- Nappi, A., P. Drapeau et J. P. L. Savard. 2004. Salvage logging after wildfire in the boreal forest: Is it becoming a hot issue for wildlife? *Forestry Chronicle* **80**:67-74.
- Nicoll, B. C., B. A. Gardiner, B. Rayner et A. J. Peace. 2006. Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Canadian Journal of Forest Research* **36**:1871-1883.
- Nolet, P., S. Sougavinski et F. Doyon. 1999 Caractérisation du régime des perturbations naturelles de la Réserve Faunique Papineau-Labelle. Industries James MacLaren et Fôret Québec. Écoforesterie consultants.
- Oliver, C. D. et B. C. Larson. 1990. Forest stand dynamics. McGraw-Hill, New-York.
- Overpeck, J. T., D. Rind et R. Goldberg. 1990. Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature* **343**:51-53.
- Ozenda, P. 2000. Les végétaux, organisation et diversité biologique. 2^e edition. Dunod, Paris.

- Palmer, M. W., S. D. McAlister, J. R. Arévalo et J. K. DeCoster. 2000. Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. *Journal of Vegetation Science* **11**:841-854.
- Peltola, H., B. Gardiner, S. Kellomäki, T. Kolström, R. Lässig, J. Moore, C. Quine et J. Ruel. 2000. Wind and other abiotic risks to forests. *Forest Ecology and Management* **135**:1-2.
- Peltola, H., S. Kellomäki et H. Väisänen. 1999a. Model computations of the impact of climatic change on the windthrow risk of trees. *Climatic change* **41**:17-36.
- Peltola, H., S. Kellomäki, H. Väisänen et V.-P. Ikonen. 1999b. A mechanistic model for assessing the risk of wind and snow damage to single trees and stands of Scots pine, Norway spruce, and birch. *Can. J. For. Res* **29**:647-661.
- Peterson, C. J. 2000. Catastrophic wind damage to North American forests and the potential impact of climate change. *The Science of The Total Environment* **262**:287-311.
- Peterson, C. J. 2004. Within-stand variation in windthrow in southern boreal forests of Minnesota: Is it predictable? *Canadian Journal of Forest Research* **34**:365-375.
- Peterson, C. J. 2007. Consistent influence of tree diameter and species on damage in nine eastern North America tornado blowdowns. *Forest Ecology and Management* **250**:96-108.
- Peterson, C. J., W. P. Carson, B. C. McCarthy et S. T. A. Pickett. 1990. Microsite Variation and Soil Dynamics within Newly Created Treefall Pits and Mounds *Oikos* **58**:39-46.
- Peterson, C. J. et S. T. A. Pickett. 1991. Treefall and resprouting following catastrophic windthrow in an old-growth hemlock-hardwoods forest. *Forest Ecology and Management* **42**:205-217.
- Peterson, C. J. et S. T. A. Pickett. 1995. Forest Reorganization: A Case Study in an Old-Growth Forest Catastrophic Blowdown. *Ecology* **76**:763-774.
- Peterson, C. J. et A. J. Rebertus. 1997. Tornado damage and initial recovery in three adjacent, lowland temperate forests in Missouri. *Journal of Vegetation Science*:559-564.
- Pickett, S. T. A. et P. S. White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press,, Orlando, FL.

- Porter, A. W. 1981. Strength and physical properties of wood *Dans* E. J. Mullins et T. S. McKnight (ed.). Canadian woods : Their properties and uses. University of Toronto Press, Toronto.
- Purdon, M., J. Noel, A. Nappi, P. Drapeau, B. Harvey, S. Brais, Y. Bergeron et S. Gauthier. 2002. L'impact des coupes de récupération après feu en forêt boréale: leçon d'Abitibi. Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM.
- Putz, F. E. 1983. Treefall Pits and Mounds, Buried Seeds, and the Importance of Soil Disturbance to Pioneer Trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* **64**:1069-1074.
- Putz, F. E., P. D. Coley, K. Lu, A. Montalvo et A. Aiello. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences *Can. J. For. Res* **13**:1011–1020.
- Quine, C. P. et B. A. Gardiner. 2007. Understanding how the interaction of wind and trees results in windthrow, stem breakage, and canopy gap formation *Dans* E. A. Johnson et K. Miyanishi (ed.). Plant disturbance ecology. Academic Press, Amsterdam.
- Raymer, W. 1962. Wind resistance of conifers. National Physical Laboratory Aerodynamics Division, UK, Report **1008**.
- Reyes, G. 2009. Les dynamiques des perturbations naturelles dans les peuplements d'*Abies Balsamea*-*Betula* spp. du sud du Québec : Examen des variables spatio-temporelles qui affectent la diversité et l'abondance de la végétation. Thèse. Montréal (Québec, Canada), Université du Québec à Montréal, Doctorat en Biologie.
- Rich, R. L., L. E. Frelich et P. B. Reich. 2007. Wind-throw mortality in the southern boreal forest: effects of species, diameter and stand age. *Journal of Ecology* **95**:1261-1273.
- Richards, P. et G. B. Williamson. 1975. Treefalls and Patterns of Understory Species in a Wet Lowland Tropical Forest. *Ecology* **56**:1226-1229.
- Robertson, A. 1987. The centroid of tree crowns as an indicator of abiotic processes in a balsam fir wave forest. *Can. J. For. Res* **17**:746–755.
- Ruel, J.-C. 1995. Understanding windthrow: Silvicultural implications. *For. Chron* **71**:434-445.
- Ruel, J.-C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management* **135**:169-178.

- Ruel, J. C., D. Pin et K. Cooper. 2001. Windthrow in riparian buffer strips: effect of wind exposure, thinning and strip width. *Forest Ecology and Management* **143**:105-113.
- Runckle, J. R. 1990. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculation on the geography of disturbance. *Can. J. For. Res.* **20**:632-641.
- Runckle, J. R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests *Dans* S. T. A. Pickett et P. S. White (ed.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, London.
- Saucier, J. P. d. 2009. Écologie forestière. Chapitre 4 *Dans* R. Doucet et M. Côté (ed.). *Manuel de foresterie*. 2^e édition. Éditions MultiMondes, Québec.
- Savill, P. S. 1983. Silviculture in windy climates. Pages 473-488.
- Schaetzl, R. J., S. F. Burns, D. L. Johnson et T. W. Small. 1989a. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Plant Ecology* **79**:165-176.
- Schaetzl, R. J., D. L. Johnson, S. F. Burns et T. W. Small. 1989b. Tree uprooting: review of terminology, process, and environmental implications. *Can. J. For. Res* **19**:1-11.
- Scott, R. E. et S. J. Mitchell. 2005. Empirical modelling of windthrow risk in partially harvested stands using tree, neighbourhood, and stand attributes. *Forest ecology and management* **218**:193-209.
- Silva, G., J.-C. Ruel, M. Samson et D. Pin. 1998. Influence de quelques défauts externes sur la stabilité des arbres face à une simulation mécanique de l'action du vent. *Can. J. For. Res.* **28**:123-131.
- Singh, P. et D. T. Myren. 1994. Dommages causés par des agents abiotiques-vent *Dans* : *Maladie des arbres de l'est du Canada*. Ressources naturelles Canada, Services canadiens des forêts, Direction des sciences et du développement durable, Ottawa.
- Smith, V. G., M. Watts et D. F. James. 1987. Mechanical stability of black spruce in the clay belt region of northern Ontario. *Can. J. For. Res* **17**:1080-1091.
- Spurr, S. et B. Barnes. 1980. *Forest ecology*. John Wiley & Sons.
- Spurr, S. H. 1956. Natural restocking of forests following the 1938 hurricane in central New England. *Ecology* **37**:443-451.
- Stokes, A., J. Ball, A. H. Fitter, P. Brain et M. P. Coutts. 1996. An experimental investigation of the resistance of model root systems to uprooting. *Annals of Botany* **78**:415.

- Stokes, A., A. H. Fitter et M. P. Coutts. 1995. Responses of young trees to wind: effects on root growth Pages 264–275 *Dans* M. Coutts et J. Grace (ed.). *Wind and trees*. Cambridge University Press, New-York.
- Ter-Mikaelian, M. T. et M. D. Korzukhin. 1997. Biomass equations for sixty-five North American tree species. *Forest Ecology and Management* **97**:1-24.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, New Jersey.
- Turner, M. G., W. L. Baker, C. J. Peterson et R. K. Peet. 1998. Factors influencing succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. *Ecosystems* **1**:511-523.
- Ulanova, N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* **135**:155-167.
- Vaillancourt, M.-A. 2008. Effets des régimes de perturbation par le chablis sur la biodiversité et les implications pour la récupération. Ministère des ressources naturelles et de la faune, Québec.
- Vaillancourt, M.-A., L. De Grandpré, S. Gauthier, A. Leduc, D. Kneeshaw, Y. Claveau et Y. Bergeron. 2008. Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique *Dans* S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc et al. (ed.). *Aménagement écosystémique de la forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec, Qc.
- Van Wagner, C. E. 1982. Practical aspects of the line intersect method, Information Report PI-X-12. Petawawa National Forestry Institute, Canadian Forestry Service, Chalk River, Ontario, Canada.
- Veblen, T. T., K. S. Hadley, M. S. Reid et A. J. Rebertus. 1989. Blowdown and stand development in a Colorado subalpine forest. *Can. J. For. Res.* **19**:1218-1225.
- Webb, S. L. 1988. Windstorm damage and microsite colonization in two Minnesota forests. *Canadian journal of forest research(Print)* **18**:1186-1195.
- Webb, S. L. 1989. Contrasting Windstorm Consequences in Two Forests, Itasca State Park, Minnesota. *Ecology* **70**:1167-1180.
- Weir, J. M. H., E. A. Johnson et K. Miyanishi. 2000. Fire frequency and the spatial age mosaic of the mixed-wood boreal forest in western Canada. *Ecological Applications* **10**:1162-1177.
- Wenger, K. F. 1984. *Forestry handbook*. John Wiley & Sons, Inc., N.Y.

- White, P. S. 1979. Pattern, Process, and Natural Disturbance in Vegetation. *Botanical Review* **45**:229-299.
- White, P. S. et A. Jentsch. 2001. The search for generality in studies disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in botany* **62**:399-450.
- Whitney, R. D. 1989. Root rot damage in naturally regenerated stands of spruce and balsam fir in Ontario. *Canadian journal of forest research(Print)* **19**:295-308.
- Wilson, B. F. et R. R. Archer. 1979. Tree design: some biological solutions to mechanical problems. *BioScience*:293-298.