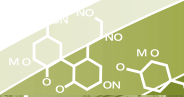


Complexité structurale des peuplements feuillus : Caractérisation, influences de l'aménagement et avenues pour la restauration

par Virginie-Arielle Angers, Marilou Beaudet, François Guillemette,
Jean-Pierre Jetté et Christian Messier



$$P'(t) = \frac{r}{k} P(t)(b - P(t))$$
$$V_{AE,ik} = \beta_1 d h p_{ik}^{\beta_2} H_{ik}^{\beta_3} + \varepsilon_{2,ik}$$



0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100

RAPPORT HORS SÉRIE

DIRECTION DE LA RECHERCHE FORESTIÈRE

Complexité structurale des peuplements feuillus : Caractérisation, influences de l'aménagement et avenues pour la restauration

par Virginie-Arielle Angers, biol., *Ph. D.*, Marilou Beaudet, biol., *Ph. D.*,
François Guillemette, ing.f., M. Sc., Jean-Pierre Jetté ing.f. et Christian Messier, *Ph. D.*

RAPPORT HORS SÉRIE

DIRECTION DE LA RECHERCHE FORESTIÈRE

On peut citer ce texte en indiquant la référence. Citation recommandée :

Angers, V.-A., M. Beaudet, F. Guillemette, J.-P. Jetté et C. Messier. 2014. *Complexité structurale des peuplements feuillus – Caractérisation, influence de l'aménagement et avenues pour la restauration*. Gouvernement du Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers, Rapport hors série, 82 p.

ISBN : 978-2-550-71957-1

ISBN (PDF) : 978-2-550-71958-8

© Gouvernement du Québec

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP),

Direction de la recherche forestière (DRF) et Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers (DAEF)

2014

Avant-propos

Ce rapport hors série est en grande partie basé sur un avis d'expert réalisé par la première auteure dans le cadre d'un contrat octroyé par la Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers (contrat n° 600 195 307) ainsi que dans le cadre d'un stage post-doctoral financé par le Fonds de recherche Nature et technologie (projet n° 2011-FM-143618). Les modifications et compléments d'information qui ont été apportés au document initial ont été effectués dans le cadre du projet n° 112310048 à la Direction de la recherche forestière.

Remerciements

Nous remercions MM. Mattias Edman (Mid Sweden University) et Daniel Lindner (U.S. Forest Service, Northern Research Station, Center for Forest Mycology Research) pour les informations fournies en lien avec leurs travaux de recherche, M. Guy Lessard (CERFO) pour des discussions utiles à la réalisation du présent document, ainsi que MM. Samuel Haché et Marc-André Villard (Université de Moncton) pour le partage de certaines données non publiées. De plus, nous remercions MM. Jérôme Rioux et Pierre Petitclerc (MFFP) d'avoir partagé des informations au sujet des espèces à statut précaire. Finalement, nous remercions aussi Mmes Denise Tousignant et Nathalie Langlois pour l'édition du rapport.

Résumé

La récente intégration du concept d'aménagement écosystémique dans la Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier a stimulé la réflexion des acteurs du milieu forestier à propos de plusieurs enjeux écologiques, en particulier ceux liés à la structure interne des peuplements (Jetté *et al.* 2013a,b). Le présent document se veut un complément d'information pour approfondir la réflexion concernant la caractérisation de la structure interne des peuplements feuillus et le développement d'approches sylvicoles pouvant contribuer à maintenir ou restaurer une certaine complexité structurale dans ces peuplements. Plus spécifiquement, les objectifs du rapport sont d'identifier les principaux attributs structuraux des vieux peuplements feuillus et de présenter un éventail de variables et d'indices pouvant servir à caractériser la structure de ces peuplements forestiers. Le document donne aussi un aperçu de l'effet de l'aménagement forestier sur ces attributs structuraux et sur certaines espèces animales et végétales qui leur sont associées. Finalement, il présente des mesures susceptibles de contribuer au maintien et à la restauration de ces attributs.

Les vieux peuplements feuillus sont caractérisés par une grande surface terrière, une abondance d'arbres de fortes dimensions, d'arbres à cavités et de bois mort de gros calibre dans tous les stades de décomposition. Ils ont aussi un couvert forestier relativement fermé, comportant néanmoins de petites trouées, et de l'hétérogénéité dans l'étagement vertical du feuillage.

Un large éventail de variables et d'indices permettant de caractériser la structure et la complexité structurale des peuplements a été répertorié. Plusieurs attributs structuraux peuvent être quantifiés à l'aide des données d'inventaire actuelles (ex. : la surface terrière; la structure de diamètre; l'abondance des arbres de fortes dimensions, des chicots, des débris ligneux et des essences ou groupes d'essences possédant des caractéristiques particulières [ex. : tolérantes à l'ombre, longévives, en raréfaction]). Les aspects moins bien couverts par les inventaires concernent l'identification des arbres à cavités, la définition de l'état de décomposition des chicots et l'évaluation de la dimension des débris ligneux (nécessaire pour déterminer la quantité de gros débris ligneux et le volume de débris). On note aussi que les informations au sujet des trouées et de la répartition du feuillage ne peuvent être obtenues à partir des données usuelles d'inventaire. Une connaissance plus fine de certains aspects de la structure pourrait également être obtenue par le biais de projets de recherche, particulièrement en ce qui concerne les patrons spatiaux de distribution des éléments structuraux (ex. : les arbres vivants, les chicots, les débris ligneux).

Plusieurs études ont documenté des liens entre la pratique de coupes forestières et les attributs structuraux des peuplements, et évalué l'impact de ces modifications structurales sur certaines espèces animales et végétales. Les principaux effets des coupes (les cas documentés étant majoritairement des coupes de jardinage) sont de diminuer la surface terrière, l'abondance des arbres de fortes dimensions, ainsi que celle des arbres à cavité et des chicots. La magnitude de ces effets est variable, mais l'on peut parler d'un intervalle de diminution allant de 30 à 80 %. Les effets sur le bois mort sont moins clairs. Les coupes partielles ont pour effet de créer des ouvertures dont les dimensions varient selon le traitement et ses modalités d'application. Les ouvertures créées le sont de façon synchrone et ceci entraîne souvent un recrutement important de la régénération préétablie et le développement d'un dense sous-étage. Comme on peut s'y attendre, ces modifications structurales ont des répercussions sur la qualité d'habitat de plusieurs espèces animales, ainsi que sur les conditions d'établissement et de croissance des espèces végétales. Pour la plupart des espèces animales étudiées, la population a diminué de façon à peu près équivalente à la diminution de l'abondance des attributs, soit d'environ 50 %.

Étant donné les caractéristiques structurales des vieux peuplements feuillus (naturels et inéquiens) et le fait que certaines espèces peuvent être affectées par des changements structuraux de faible magnitude (ex. : à la suite d'un jardinage par pied d'arbre), on comprendra que la récolte de bois et le maintien de la diversité et de l'hétérogénéité structurale des peuplements sont des objectifs qui peuvent être difficiles à concilier. Malgré tout, plusieurs approches sylvicoles visant à maintenir et à restaurer cette variabilité structurale des peuplements ont été proposées et testées, et se sont révélées efficaces. Toutefois, plusieurs facteurs (ex. : faible productivité et qualité des peuplements à aménager, distances de transport importantes) peuvent faire en sorte que les approches proposées ne soient pas rentables, ce qui rend leur application à grande échelle difficilement envisageable.

On retiendra malgré tout qu'avec un effort minimal, on peut avoir recours – dans les portions du territoire aménagé où l'on tentera de s'inspirer de la dynamique des microtrouées – à des coupes partielles par pied d'arbre ne comportant pas de grandes ouvertures, conserver quelques gros arbres, y compris des vétérans et des arbres à cavités, de même que des bouquets au sein des peuplements ou des îlots de vieillissement dans le paysage, allonger les rotations et minimiser l'abattage de chicots. De plus, avec un effort accru, on pourrait réduire les prélèvements, surtout chez les arbres de fortes dimensions, et avoir recours à des mesures visant à créer des chicots. Dans tous les cas, toutefois, il faudra s'attendre à une diminution du rendement forestier.

Le présent rapport s'est concentré sur les questions qui se posent à l'échelle du peuplement. La discussion met l'accent sur la comparaison des forêts aménagées et des forêts naturelles issues d'une dynamique de microtrouées. Il est toutefois clair que les stratégies d'aménagement à développer dans le contexte de mise en pratique de l'aménagement écosystémique doivent tenir compte de l'échelle plus large du paysage et de l'éventail complet des perturbations, ainsi que de l'éventail des traitements sylvicoles auxquels on peut avoir recours pour en reproduire les principaux effets. Ainsi, on suppose que les baisses de rendement forestier anticipées dans les portions de territoire aménagées en s'inspirant de la dynamique des microtrouées pourraient être, en partie, compensées par des rendements accrus obtenus dans d'autres portions du territoire sous aménagement.

Mots-clés : Complexité structurale, feuillus, restauration, aménagement écosystémique, structure interne

Table des matières

Avant-propos	iii
Remerciements	iii
Résumé	v
Liste des abréviations	xiii
Introduction	1
Chapitre premier – Dynamique naturelle des forêts feuillues	3
Chapitre deux – Structure et complexité structurale : définition des termes	7
2.1 Qu'est-ce que la structure et pourquoi vouloir la caractériser?	7
2.2 Attributs structuraux, diversité structurale et complexité structurale	8
Chapitre trois – Caractérisation de la structure des peuplements	11
3.1 Attributs structuraux	12
3.1.1 Dimension des arbres	12
3.1.1.1 Dimension des arbres : tendance moyenne et variabilité.....	12
3.1.1.2 Abondance des arbres de fortes dimensions	13
3.1.1.3 Distribution diamétrale	14
3.1.2 Abondance et caractéristiques des arbres à cavité, chicots et débris ligneux.....	15
3.1.2.1 Arbres à cavité	15
3.1.1.4 Chicots	16
3.1.2.2 Débris ligneux	17
3.1.3 Trouées, ouverture du couvert et répartition du feuillage	18
3.1.3.1 Proportion de la superficie en trouées et caractéristiques des trouées	18
3.1.3.2 Densité et ouverture du couvert	19
3.1.3.3 Répartition verticale et horizontale du feuillage.....	19
3.1.4 Patrons de distribution spatiale des éléments structuraux.....	21
3.1.5 Composition en espèces	22
3.1.5.1 Abondance par espèce ou groupe d'espèces	22
3.1.5.2 Indices de diversité ou de richesse des espèces	23

3.2	Indices de complexité structurale.....	24
3.2.1	Indice de complexité structurale (Structural complexity index).....	24
3.2.2	Typologie structurale locale (Patch type).....	25
3.2.3	Indice de changement structural (Index of structural change).....	25
3.2.4	Indice de changement compositionnel (Index of compositional change)	26
3.2.5	Indice écologique (Ecological index).....	26
3.2.6	Indice d'ancienneté (Index of old-growth)	27
3.2.7	Indice de densité relative (Relative density index).....	27
3.2.8	Indice de différenciation (Differentiation index).....	28
3.2.9	Indice d'entremêlement des espèces (Mingling index).....	28
3.3	Conclusion concernant la caractérisation de la structure des peuplements.....	29
Chapitre quatre – Influence des pratiques forestières sur les attributs structuraux et sur certaines espèces associées.....		33
4.1	Régimes de coupes passés et actuels	33
4.1.1	Coupes sélectives du 20 ^e siècle.....	33
4.1.2	Coupes partielles actuelles	34
4.2	Influence de l'aménagement.....	34
4.2.1	Abondance d'arbres de fortes dimensions, diversité et distribution des diamètres et présence de grandes surfaces terrières.....	35
4.2.1.1	Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux.....	35
4.2.1.2	Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs	36
4.2.2	Présence d'arbres à cavités	37
4.2.2.1	Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux.....	37
4.2.2.2	Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs	38
4.2.3	Abondance, taille et degré de dégradation du bois mort	38
4.2.3.1	Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux.....	38
4.2.3.2	Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs	40
4.2.4	Trouées et ouverture du couvert	42
4.2.4.1	Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux.....	42
4.2.4.2	Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs	43
4.2.5	Répartition du feuillage.....	46
4.2.5.1	Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux.....	46
4.2.5.2	Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs	47

4.2.6	Composition en espèces	47
4.2.6.1	Influence de l'aménagement sur la composition en espèces de la strate arborescente	47
4.2.6.2	Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs	48
4.3	Conclusion concernant l'influence des coupes sur les attributs structuraux et les espèces associées	48
Chapitre cinq – Mesures visant le maintien et la restauration de certaines caractéristiques structurales		51
5.1	Traitements sylvicoles pour maintenir et restaurer la complexité structurale des peuplements ...	51
5.1.1	Principes généraux proposés	52
5.1.2	Expérimentation sur le terrain	53
5.1.3	Modélisation	54
5.2	Stratégie proposée pour restaurer et accélérer le développement de la complexité structurale des peuplements feuillus au Québec	56
5.3	Mesures complémentaires pour le maintien et la restauration de caractéristiques structurales spécifiques	57
5.3.1	Arbres moribonds et arbres vivants à cavités	57
5.3.2	Bois mort (chicots et débris ligneux)	58
5.3.2.1	Chicots	59
5.3.2.2	Présence de bois mort de gros calibre	60
5.3.2.3	Présence de bois mort de tous les stades de décomposition	60
5.3.2.4	Espèce du bois mort	60
5.3.3	Arbres vétérans	60
5.3.4	Bouquets de structure complexe	61
5.3.5	Composition	62
Conclusion		65
Références		69

Liste des abréviations

CJ : Coupe de jardinage

CJPG : Coupe de jardinage par pied d'arbre et groupe d'arbres

CJT : Coupe de jardinage par trouées

CPI : Coupe progressive irrégulière

CPI-CP : Coupe progressive irrégulière à couvert permanent

CPI-TA : Coupe progressive irrégulière par trouées agrandies

dhp : Diamètre à hauteur de poitrine

ÉJ : Éclaircie jardinatoire

Introduction

La récente intégration du concept d'aménagement écosystémique dans la *Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier* a stimulé la réflexion des acteurs du milieu forestier sur les enjeux écologiques (Jetté *et al.* 2013a,b). Parmi les enjeux retenus dans la première version de la *Stratégie d'aménagement durable des forêts*, notons ceux concernant la structure d'âge des forêts, la composition végétale et les attributs de structure interne des peuplements. Ce dernier enjeu traduit une préoccupation en ce qui concerne la simplification de la structure des peuplements forestiers sous l'effet de certaines pratiques forestières (Jetté *et al.* 2013a).

Jetté *et al.* (2013a) présentent des recommandations pour l'analyse et le diagnostic des principaux enjeux liés à la structure interne des peuplements. Pour les peuplements feuillus, les principaux enjeux identifiés sont *i*) la modification de la structure diamétrale associée à une raréfaction des tiges de gros diamètre, *ii*) la raréfaction des peuplements denses et la réduction de la biomasse forestière, et *iii*) la diminution de la densité du bois mort de gros calibre.

Par ailleurs, Jetté *et al.* (2013b) proposent des pistes de solution aux enjeux liés aux attributs de structure interne des peuplements. Pour les peuplements feuillus, ces auteurs ont sélectionné un certain nombre d'attributs pour décrire la complexité de la structure des peuplements à une échelle stratégique, notamment la surface terrière totale en espèces longévives et la surface terrière de gros bois (diamètre à hauteur de poitrine, $d_{hp} \geq 40$ cm). Ils ont aussi établi des seuils pour ces attributs pour permettre aux aménagistes d'effectuer une analyse diagnostique des écarts observés à l'échelle du peuplement par rapport à la forêt naturelle. De plus, ils présentent une typologie des peuplements visant à situer ceux-ci et les traitements sylvicoles dans un gradient de complexité structurale. Finalement, ils élaborent une stratégie de restauration des peuplements feuillus de structure complexe. Cette stratégie est essentiellement basée sur la conservation de surfaces terrières fortes et sur le maintien de gros arbres sur pied. Bien que ces éléments constituent des composantes importantes de la complexité structurale des forêts feuillues, d'autres attributs structuraux jouent également des rôles reconnus.

Ce document se veut un complément d'information qui pourra alimenter la réflexion actuelle concernant la caractérisation de la structure forestière et les approches sylvicoles pouvant contribuer à restaurer une structure complexe en forêt feuillue.

Plus spécifiquement, ce document vise à identifier les principaux attributs structuraux d'importance en forêt feuillue, après avoir fait un bref rappel de la dynamique des perturbations naturelles dans ce type de

forêt, puisque celle-ci joue un rôle important dans le développement des caractéristiques structurales des peuplements.

Nous présentons également des définitions de la structure et de la complexité structurale et discutons des raisons pour lesquelles on note un intérêt croissant à vouloir caractériser la structure des peuplements forestiers.

Nous présentons ensuite un large éventail de variables et d'indices permettant de quantifier différents aspects de la structure et de la complexité structurale des peuplements forestiers. La caractérisation de certaines de ces variables requiert des données qui ne sont pas nécessairement disponibles à partir des inventaires forestiers conventionnels. Ces variables sont quand même présentées ici, car ce document se veut aussi une référence pour les chercheurs s'intéressant à la caractérisation de la complexité structurale des peuplements forestiers.

Ce document donne aussi un aperçu de l'influence de l'aménagement sur ces attributs tout en traitant de l'impact que ces modifications structurales peuvent avoir sur certaines espèces végétales ou animales. Le rapport suggère aussi des mesures susceptibles de contribuer au maintien et à la restauration de ces attributs en forêt aménagée.

Finalement, nous présentons quelques exemples d'études qui ont évalué, par une expérimentation sur le terrain ou par modélisation, différents traitements sylvicoles visant à rehausser la complexité structurale des peuplements. Nous présentons également des mesures de mitigation qui pourraient s'insérer dans un plan de restauration en permettant de minimiser les écarts de structure entre les forêts aménagées et les vieux peuplements.

Précisons ici que dans ce document, l'accent est mis sur l'échelle du peuplement, que ce soit en regard des variables présentées pour la caractérisation de la structure, de l'analyse d'écart entre peuplements vieux et aménagés, ou quant aux mesures de mitigation suggérées. Les enjeux à l'échelle du paysage (ex. : la connectivité, la représentativité de la composition et de la structure des forêts feuillues préindustrielle, les enjeux relatifs à la propriété privée dans le sud du Québec) sont importants à considérer, mais leur prise en compte dépasse le cadre du présent document.

En dernier lieu, notons que ce document se concentre principalement sur les enjeux propres aux forêts feuillues à dominance de feuillus tolérants. Toutefois, de nombreux constats et suggestions pourraient également s'appliquer aux forêts mixtes à dominance feuillue (ex. : les bétulaies jaunes à sapin) et aux forêts de résineux (ex. : les pinèdes, les prucheraies) des domaines bioclimatiques de l'érablière au Québec.

Chapitre premier

Dynamique naturelle des forêts feuillues

Dans le contexte actuel d'implantation de l'aménagement écosystémique au Québec, plusieurs publications gouvernementales ont décrit la dynamique naturelle et les caractéristiques des forêts feuillues préindustrielles (Guillemette et McCullough 2011, Jetté *et al.* 2013a), notamment dans le cadre de l'élaboration régionale des portraits de la forêt préindustrielle (ex. : Laliberté *et al.* 2010). D'autres documents parus précédemment traitent également de ce sujet (ex. : Doyon et Sougavinski 2002, Grondin et Majcen 2003). De plus, une littérature importante existe pour la région plus étendue du nord-est américain (ex. : Frelich 2002). L'objectif de la présente section est donc de rappeler brièvement les principaux points concernant la dynamique naturelle des forêts feuillues en lien avec les caractéristiques structurales traitées dans les sections suivantes du document.

Plusieurs types de perturbations naturelles affectent les forêts feuillues, y compris le verglas, les épidémies d'insectes (ex. : la livrée des forêts), les chablis et les feux (Doyon et Sougavinski 2002). Toutefois, dans les forêts feuillues tempérées, les perturbations naturelles graves sont rares, et le régime de perturbations est plutôt caractérisé par la formation de trouées résultant de la mort d'un ou de quelques arbres. La majorité de ces trouées (aussi appelées microtrouées) a une superficie inférieure à 400 m² (voir la revue de littérature dans Grondin et Majcen 2003). On estime qu'annuellement environ 1 à 2 % du couvert forestier est ouvert par ce régime de microtrouées (Runkle 1982, Krasny et Whitmore 1992). Dans les peuplements non aménagés, mais soumis à cette dynamique des microtrouées, le pourcentage d'ouverture ne dépasse habituellement pas 10 % du couvert forestier (Runkle 1985 et 1990, Krasny et Whitmore 1992, Angers *et al.* 2005), ce qui correspond à la classe d'ouverture « A » (c.-à-d. couverture > 80 %) de la stratification écoforestière (MRNF 2008). La prévalence de cette dynamique fait en sorte qu'à un temps donné, on retrouvera plusieurs groupes d'arbres d'âge différent au sein du peuplement, ce qui crée ainsi une hétérogénéité dans le recouvrement horizontal et l'étagement vertical du feuillage. Le recrutement et la croissance des tiges qui varient spatialement et temporellement en fonction des ressources disponibles, crée généralement une structure d'âge des arbres inéquienne.

De par la faible quantité de lumière disponible en sous-étage (ex. : Beaudet *et al.* 1999, 2007a), la composition des vieux peuplements feuillus est généralement caractérisée par une dominance d'espèces tolérantes et longévives (principalement l'érable à sucre, le hêtre à grande feuilles et la pruche du Canada). Par ailleurs, l'abondance relative des espèces semi-tolérantes à l'ombre (ex. : le bouleau jaune, le tilleul d'Amérique, le frêne d'Amérique) tend généralement à diminuer avec le temps (Villeneuve et Brisson 2003). À ce sujet, notons toutefois que dans certains contextes comme celui de plusieurs forêts

feuillues de la région des Grands Lacs (Burton *et al.* 2009), la présence du bouleau jaune peut être associée au stade de vieille forêt. L'occurrence de perturbations plus graves affectant de plus grandes superficies du territoire (ex. : les feux), peut favoriser localement la présence d'espèces intolérantes à l'ombre (ex. : le bouleau blanc, le peuplier faux-tremble, les chênes et les pins). Les différentes caractéristiques physiologiques et architecturales des espèces contribuent également à la diversité fonctionnelle et à l'hétérogénéité structurale des peuplements.

En l'absence d'intervention humaine, les arbres ont le potentiel d'atteindre leur taille maximale. Il en résulte une distribution diamétrale où toutes les tailles sont représentées, avec une majorité de petits arbres, mais une abondance relativement importante d'arbres de forte taille¹. Les surfaces terrières observées sont également fortes (Burrascano *et al.* 2013). À titre indicatif, Roy *et al.* (2009) ont estimé que près de 47 % du paysage préindustriel laurentien était occupé par des peuplements ayant des surfaces terrières de 28 m²·ha⁻¹ et plus.

Les arbres développent parfois des cavités, formées à la suite de blessures, de l'expansion de la carie de cœur ou de l'excavation par des animaux. Ces cavités sont particulièrement fréquentes chez les arbres âgés et de fortes dimensions.

De plus, la répartition de la mortalité des arbres dans le temps, réduit le recrutement annuel, mais stabilise l'abondance du bois mort. Comme la densité des arbres de fort diamètre est plus importante et que ces arbres finissent éventuellement par mourir, on note également la présence de bois mort de gros calibre, soit sous la forme de chicots (arbres morts debout) ou de débris ligneux au sol (voir Angers 2009 pour les quantités de bois mort observées dans des forêts feuillues anciennes du Québec). Ce recrutement relativement continu en bois mort engendre la présence de débris ligneux à tous les stades de décomposition.

Pour les forêts tempérées décidues du Québec, Villeneuve et Brisson (2003) ont identifié plusieurs variables qui peuvent servir d'indicateurs du stade de vieille forêt. Ces caractéristiques de structure et de composition peuvent être regroupées en quatre catégories, soit *i*) l'abondance et la dimension des arbres morts et des débris ligneux, *ii*) les fortes dimensions et l'âge important des arbres vivants dominants, *iii*) la densité et la surface terrière du peuplement, et *iv*) l'importance relative des espèces de fin de succession.

En somme, il apparaît que les vieux peuplements feuillus, en l'absence de perturbations anthropiques ou de perturbations naturelles graves relativement récentes, présentent les caractéristiques structurales suivantes (Runkle 1991, Lorimer et Frelich 1994, Crow *et al.* 2002, Keeton 2006) : une grande surface terrière, une abondance de gros arbres, une abondance d'arbres à cavité et de bois mort (chicots et

¹ La distribution diamétrale de type sigmoïde inversée a été proposée pour représenter ce patron (Keeton 2006).

débris ligneux au sol) de gros calibre à tous les stades de décomposition, un couvert forestier relativement fermé, mais comportant occasionnellement de petites trouées, de l'hétérogénéité dans l'étagement vertical du feuillage et une composition dominée par les espèces tolérantes à l'ombre.

Certains de ces éléments structuraux se recoupent. Ainsi, une forte surface terrière est souvent associée à la présence de gros arbres et corrélée à un couvert forestier relativement fermé. Afin d'éviter la répétition, nous traiterons de la surface terrière et de la présence de gros arbres ensemble dans les pages qui suivent, après avoir précisé certains concepts.

Chapitre deux

Structure et complexité structurale : définition des termes

2.1 Qu'est-ce que la structure et pourquoi vouloir la caractériser?

La structure des peuplements forestiers dépend de l'abondance, des caractéristiques et de l'agencement spatial des composantes végétales vivantes ou mortes d'un peuplement (adapté de Jetté *et al.* 2013a). La structure d'un peuplement peut être évaluée à un temps donné mais varie généralement en fonction du développement du peuplement et des perturbations naturelles ou anthropiques qui peuvent survenir.

Outre leur structure, les écosystèmes forestiers sont également caractérisés par leurs fonctions et leur composition. Les fonctions d'un écosystème réfèrent à la nature et au rythme des différents processus écologiques impliqués dans sa dynamique (ex. : décomposition de la matière organique) (McElhinny *et al.* 2005). La composition, quant à elle, dépend de l'identité et de la variété des composantes d'un écosystème, comme par exemple la richesse en espèces (McElhinny *et al.* 2005). Ces caractéristiques de structure, de fonction et de composition d'un écosystème forestier sont toutes interreliées.

Les forestiers et les écologistes s'intéressent de plus en plus à décrire et à mesurer les différentes composantes de la structure des peuplements forestiers, notamment parce que la structure et la biodiversité sont intimement liées. En effet, la structure des peuplements influence les conditions microclimatiques qui y prévalent et détermine la nature et la diversité des habitats disponibles (Jetté *et al.* 2013a). Chaque type de structure est donc associé à des communautés et à une biodiversité qui lui sont propres. On estime généralement qu'en préservant la diversité structurale des forêts, on préservera celle des habitats et ainsi, celle des espèces (voir l'approche du filtre brut, Noss 1990), sauf si ce système est perturbé par l'arrivée de nouvelles espèces envahissantes.

Les caractéristiques structurales d'un peuplement forestier peuvent être évaluées à partir d'éléments plus tangibles et généralement plus facilement mesurables que les caractéristiques fonctionnelles (qui impliquent des processus) et que la diversité de composition (qui peut demander l'échantillonnage et l'identification de multiples espèces végétales et animales). Puisque les caractéristiques fonctionnelles et la composition sont intimement reliées aux caractéristiques structurales, on peut obtenir de l'information sur les premières à partir de mesures de la structure. Pour ces raisons, les attributs structuraux reçoivent un intérêt croissant puisqu'ils sont souvent considérés comme des indicateurs de biodiversité (McElhinny *et al.* 2005).

L'intérêt à évaluer la structure peut être motivé par une variété d'objectifs. Par exemple, un certain nombre d'indices décrits dans McElhinny *et al.* (2005) pour caractériser la complexité structurale des peuplements visaient à l'origine à synthétiser l'information quant à plusieurs caractéristiques environnementales importantes pour certaines espèces ou certains groupes d'espèces (ex. : Barnett *et al.* 1978 ont développé un indice de complexité structurale, qui visait en fait à caractériser la qualité d'habitat pour les petits mammifères). Dans de tels cas, les indices de complexité structurale sont analogues à des indices de qualité d'habitat (IQH).

Un certain nombre d'études ont également permis d'identifier des attributs structuraux comme l'abondance, les caractéristiques et la répartition pour distinguer entre différents stades de succession. Des fourchettes de valeurs caractérisant la variabilité de ces attributs dans de vieux peuplements ont aussi été définies, et servent comme point de repère pour juger du degré de complexité des peuplements étudiés. Au sens où la complexité structurale est le plus couramment définie, une forêt de structure complexe serait donc une forêt où les valeurs de chacune des composantes structurales se situent dans la fourchette de variabilité observée pour l'écosystème de référence. Ainsi, il arrive que le développement d'indices de complexité structurale recoupe celui d'indices permettant de caractériser le statut de forêt ancienne (ex. : Acker *et al.* 1998 et leur indice d'ancienneté [*Index of old-growth*]).

Finalement, un intérêt récent se développe pour les liens possibles entre la complexité structurale et certains aspects fonctionnels des peuplements dont il faut tenir compte, notamment dans le contexte des changements climatiques. Par exemple, des auteurs ont tenté d'établir les liens entre la complexité structurale, la productivité primaire nette et la capacité des peuplements à séquestrer le carbone (D'Amato *et al.* 2011, Hardiman *et al.* 2011).

2.2 Attributs structuraux, diversité structurale et complexité structurale

McElhinny *et al.* (2005) mentionnent que les attributs structuraux peuvent inclure des mesures de l'abondance, de l'abondance relative, de la richesse, de la variabilité dans les tailles et de l'hétérogénéité dans la distribution spatiale des composantes d'un peuplement. Un attribut structural correspond donc soit à un élément en particulier, soit à l'une de ses caractéristiques (ex. : patron de distribution spatiale).

Selon ces mêmes auteurs, la complexité structurale est une mesure du nombre et de l'abondance relative de plusieurs composantes structurales différentes. La mesure du caractère complexe repose donc sur une prise en compte de plusieurs attributs. On notera toutefois que la définition de la complexité de McElhinny *et al.* (2005) ne correspond pas entièrement à celle utilisée lorsque l'on parle de « systèmes complexes ». La complexité structurale, telle que définie dans l'étude des systèmes complexes, doit également prendre en compte l'ensemble des interactions entre les différentes composantes d'un système. En fait, un système complexe est constitué d'un réseau de plusieurs composantes dont le comportement est à la fois le résultat et la cause de patrons dynamiques et

présents à plusieurs échelles. Ces patrons ne peuvent pas être expliqués si l'on ne considère qu'une étroite fenêtre de résolution spatiale et temporelle (Parrott et Kok 2000).

Le terme « diversité structurale » est couramment utilisé dans la littérature portant sur le sujet. McElhinny *et al.* (2005) distinguent le terme « complexité structurale » de « diversité structurale » en mentionnant que la diversité peut être quantifiée pour un seul attribut structural. Par exemple, des indices de diversité (ex. : indice de Shannon-Weiner), peuvent être utilisés pour caractériser la variabilité dans le diamètre des arbres (donc un patron de variation dans les valeurs d'une seule variable). La complexité, en contraste, devrait référer à la caractérisation simultanée de plusieurs attributs structuraux.

Pour résumer sous forme d'une seule valeur l'information relative à plusieurs attributs structuraux, une approche utilisée consiste à calculer un indice (ex. : Zenner et Hibbs 2000). Comme le mentionnent McElhinny *et al.* (2005), développer un indice de complexité structurale n'est pas une tâche simple; cela demande d'identifier les attributs à inclure dans le calcul, la forme mathématique et la pondération à utiliser pour combiner les valeurs des différents attributs. McElhinny *et al.* (2006) présentent d'ailleurs une méthodologie pour développer un tel indice (dans leur cas, appliquée à des forêts en Australie). Les choix effectués dans le développement d'un indice de complexité structurale doivent permettre de cibler le type de biodiversité associée à l'écosystème.

Puisque la complexité devrait être évaluée en tenant compte de plusieurs attributs structuraux, une autre approche utilisée pour la décrire est celle des analyses multivariées (ex. : Saunders et Wagner 2008, Gronewold *et al.* 2010, Silver *et al.* 2013).

Dans la section suivante, nous présentons tout d'abord des variables qui peuvent être mesurées pour caractériser différents attributs structuraux. Des indices sont aussi, à l'occasion, présentés. Bien que le terme « indice » soit parfois devenu commun dans les usages, il ne faudra pas confondre ces indices (basés la caractérisation d'un seul attribut structural) avec les indices de complexité structurale qui seront présentés dans la section suivante. Ces derniers, comme nous l'avons expliqué précédemment, prennent en compte simultanément plusieurs attributs structuraux.

Chapitre trois

Caractérisation de la structure des peuplements

Plusieurs variables et indices ont été présentés dans la littérature pour mesurer l'abondance et les caractéristiques de différents attributs structuraux des peuplements forestiers, ainsi que pour évaluer le degré de complexité structurale des forêts.

Comme le mentionne l'introduction, certaines des variables qui seront présentées ci-dessous ne sont actuellement pas mesurées ni calculables à partir des données recueillies lors des inventaires forestiers tels qu'ils sont présentement effectués en territoire québécois. Nous les présentons tout de même ici, puisqu'elles pourraient être pertinentes à mesurer dans le futur, dans des contextes particuliers comme dans des dispositifs expérimentaux ou dans des réseaux de suivi.

Quant aux indices qui sont présentés ensuite, la plupart sont assez récents; bien qu'ils aient été utilisés dans certains écosystèmes, ils n'ont généralement pas encore été appliqués dans les forêts feuillues tempérées de l'est de l'Amérique du nord. Les données nécessaires à leur calcul sont généralement très coûteuses à obtenir, notamment lorsqu'une composante spatiale est en jeu. Bien que la plupart de ces indices ne puissent pas être calculés avec les données des inventaires forestiers, nous les présentons tout de même comme des outils potentiels pour des dispositifs expérimentaux ou des travaux de modélisation.

On notera que les formules de calcul pour certains de ces indices ne sont pas présentées, car les explications les accompagnant auraient trop alourdi le texte. Nous invitons le lecteur à se référer directement aux publications citées pour obtenir plus de détails.

3.1 Attributs structuraux

3.1.1 Dimension des arbres

3.1.1.1 Dimension des arbres : tendance moyenne et variabilité

Le plus souvent, la variable mesurée à l'échelle de l'arbre individuel est le diamètre à hauteur de poitrine (dhp), mais d'autres variables comme la hauteur² des arbres sont aussi très utiles. À l'échelle du peuplement, une statistique résumant la tendance moyenne, comme la moyenne arithmétique ou quadratique du dhp, peut être utilisée.

La diversité observée dans les dimensions des arbres (ex. : dhp, hauteur) peut être quantifiée de plusieurs façons, outre l'écart type et le coefficient de variation. Des indices de diversité (ex. : indice de diversité H de Shannon-Weiner, Wittaker 1975), initialement développés pour caractériser la diversité en espèces, peuvent être adaptés à cette fin (ex. : D'Amato *et al.* 2011).

Le degré d'inégalité de la taille des arbres peut également être quantifié à l'aide du coefficient de Gini, dont la formule est présentée dans Silver *et al.* (2013) et dont on trouve des exemples d'utilisation dans Bradford et Kastendick (2010) et dans D'Amato *et al.* (2011).

Finalement, la variabilité observée peut être exprimée sous forme d'un rapport des variances. En effet, Staudhammer et LeMay (2001) ont proposé un indice structural basé sur les variances du peuplement cible (*Structural index based on variance*, STVI) pour des variables comme la hauteur ou le dhp, exprimées relativement à la variance d'un peuplement théorique de distribution uniforme. Contrairement à plusieurs autres méthodes, celle-ci ne requiert pas de prédéfinir des classes de dhp ou de hauteur arbitraires, mais nécessite plutôt l'utilisation d'une même méthodologie d'inventaire, y compris le recours à un même type et à une même taille de placettes.

Le dhp moyen sert surtout à caractériser le gradient de la forêt jeune à la forêt mature dans les peuplements équiennes. Toutefois, cette variable s'est avérée un piètre indicateur de la complexité structurale dans de vieux peuplements de sapin Douglas qui présentaient une structure irrégulière (Acker *et al.* 1998, Zenner 2004). Il en serait probablement de même dans les forêts feuillues québécoises de structure irrégulière.

² McElhinny *et al.* (2005) mentionnent que, comme le diamètre et la hauteur des arbres sont reliés, les informations relatives au diamètre peuvent renseigner indirectement sur la hauteur ou le patron de distribution. Toutefois, il faut être très prudent à cet égard puisque la relation entre diamètre et hauteur est non linéaire et dépend aussi des caractéristiques du site et du peuplement.

La diversité des dhp permet de documenter l'amplitude de la variabilité observée parmi les dhp des arbres d'un peuplement. Ce type de mesure peut servir à caractériser grossièrement la structure diamétrale d'un peuplement en permettant, par exemple, de distinguer des peuplements de structure régulière ou irrégulière parmi des peuplements présentant un même dhp moyen (voir la section 3.1.1.3 pour une discussion des méthodes plus fines de caractérisation de la structure diamétrale). Toutefois, pour des peuplements feuillus où les traitements visent à conserver une structure irrégulière ou équilibrée, cet indice présente peu d'intérêt. Par contre, dans le cas de peuplements de seconde venue ou de peuplements présentant une structure plutôt régulière que l'on chercherait à diversifier par l'application de coupes partielles, cet indice pourrait permettre d'évaluer l'efficacité du traitement. Dans de vieux peuplements de sapin Douglas, la variabilité des dhp était fortement liée à la complexité structurale (Acker *et al.* 1998, Zenner 2004) et aux caractéristiques structurales des vieilles forêts (Spies et Franklin 1991). McElhinny *et al.* (2005) notent par contre que cette observation ne fait pas l'unanimité dans la littérature, et que c'est l'arrangement spatial des tiges au dhp variable qui est responsable de la complexité structurale. Un autre point important à noter est que la mesure de la variabilité dans les dhp peut être grandement influencée par la superficie échantillonnée (Guillemette *et al.* 2012).

Les données nécessaires à la caractérisation de cet attribut structural sont disponibles à partir des inventaires forestiers standards, mais doivent être interprétées prudemment si elles ne proviennent que d'une seule ou de quelques placettes d'inventaire (Guillemette *et al.* 2012).

3.1.1.2 Abondance des arbres de fortes dimensions

L'abondance des arbres de fortes dimensions peut être quantifiée de façon absolue ou relative, et exprimée en densité ($\text{nb} \cdot \text{ha}^{-1}$, %) ou en surface terrière ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$, %).

Les arbres de fortes dimensions (le plus fréquemment, de fort diamètre) doivent être définis en fonction d'un seuil de taille (par exemple, un dhp minimal [$\text{dhp}_{\min}$]), qui peut varier selon les usages locaux et les caractéristiques forestières régionales (ex. : $\text{dhp}_{\min}$ de 40 cm associé à la terminologie de « gros bois » et de 50 cm pour les « très gros bois »). Par exemple, un $\text{dhp}_{\min}$ de 100 cm a été utilisé dans des forêts anciennes de sapin Douglas en Oregon (Spies et Franklin 1991), une valeur très grande qui ne serait évidemment pas adéquate pour les forêts feuillues québécoises. Dans une revue de la littérature des principales caractéristiques structurales de forêts anciennes tempérées, Burrascano *et al.* (2013) utilisent un seuil de 50 cm pour définir les arbres de fortes dimensions. Un seuil de 40 cm est utilisé pour définir les arbres de fortes dimensions dans D'Amato *et al.* (2011) pour des forêts de feuillus nordiques ayant subi différents traitements sylvicoles. Choi *et al.* (2007) rapportent que pour des peuplements de feuillus nordiques au Michigan et au Wisconsin, les forêts anciennes sont caractérisées par plus de 50 % de surface terrière totale provenant des arbres de $\text{dhp} \geq 46$ cm. Finalement, dans certains contextes, il

pourrait être pertinent d'utiliser des dhp_{min} différents selon l'espèce (ex. : dhp_{min} plus gros pour le bouleau jaune que pour le sapin baumier).

Dans de vieux peuplements de sapin Douglas, la densité de gros arbres était fortement liée à la complexité structurale (Acker *et al.* 1998, Zenner 2004) et aux caractéristiques structurales des vieilles forêts (Spies et Franklin 1991). C'est aussi l'une des principales variables retenues pour caractériser et comparer la structure de forêts anciennes tempérées, dans une vaste revue de littérature (Burrascano *et al.*, 2013). D'Amato *et al.* (2011) ont aussi observé que la densité des arbres au $dhp \geq 40$ cm tend clairement à augmenter avec l'âge du peuplement, pour des forêts dominées par l'érable à sucre.

Toutefois, la densité et la surface terrière des gros arbres (en valeur absolue ou relative) ne devraient pas être les seules variables utilisées pour juger de la structure d'un peuplement. Par exemple, un peuplement peut comporter une surface terrière de gros arbres dont la valeur est jugée représentative d'un vieux peuplement, tout en ayant une très faible surface terrière totale, ce qui n'est pas une caractéristique représentative des vieux peuplements. Pour contourner ce problème potentiel, Jetté *et al.* (2013b) ont décidé d'utiliser 4 variables différentes pour juger de la représentativité des vieux peuplements feuillus, dont la combinaison de la surface terrière du gros bois et de la surface terrière totale.

McElhinny *et al.* (2005) notent que les seuils qui définissent ce qu'est un « gros arbre » sont fixés arbitrairement alors qu'ils gagneraient à être justifiés sur une base écologique, en considérant aussi l'aspect pratique et la précision statistique. Ainsi, si l'on élève le seuil de dhp (ex. : 50 cm pour des forêts de feuillus nordiques), il faut être conscient que l'occurrence d'arbres dont le dhp dépasse ce seuil sera plus sporadique, et donc, que l'évaluation de la densité des arbres au $dhp \geq 50$ cm sera moins précise qu'avec un seuil plus bas (ex. : 40 cm) (du moins, lorsqu'on utilise des parcelles à rayon fixe). Notons aussi que ce type de variable (ex. : surface terrière des arbres de $dhp > 40$ cm) se caractérise bien avec un échantillonnage au prisme, puisque dans de telles placettes à rayon variable selon le dhp des tiges, la superficie échantillonnée augmente avec le dhp des tiges.

L'abondance des arbres de fort diamètre s'obtient facilement à partir des données d'inventaire conventionnelles. Rappelons toutefois qu'il faut être prudent dans l'interprétation de données qui ne proviendraient que d'une seule ou de quelques placettes d'inventaire (Guillemette *et al.* 2012).

3.1.1.3 Distribution diamétrale

L'utilisation de la distribution de fréquence des dhp est répandue en foresterie. La répartition des dhp peut être décrite à l'aide du coefficient d'asymétrie (*skewness*) ou à l'aide d'un indice de diversité comme l'indice de Shannon-Weiner (ex. : Buongiorno *et al.* 1994). La distribution diamétrale peut également être décrite en y ajustant une fonction mathématique (ex. : exponentielle négative, sigmoïde inversée,

Weibull) (Leak 1996, Zhang *et al.* 2001, Schwartz *et al.* 2005). Dans de tels cas, les valeurs des paramètres de la fonction peuvent être utilisées pour résumer en une ou quelques valeurs le patron de distribution des arbres parmi les classes de dhp. Le coefficient de Liocourt (q) est un exemple d'un tel paramètre associé aux distributions exponentielles négatives (Leak 1963). Finalement, on peut également utiliser conjointement plusieurs variables pour distinguer et comparer des types de structures diamétrales. Boucher *et al.* (2003) ont utilisé des fonctions de classification pour développer des méthodes d'analyse discriminante afin de distinguer des structures régulière, irrégulière et en « J » inversé dans des peuplements résineux de la Côte-Nord, au Québec.

Buongiorno *et al.* (1994) ont utilisé une approche de modélisation pour déterminer la valeur maximale de diversité des dhp (caractérisée à l'aide de l'indice de Shannon-Weiner) qui pourrait être maintenue à l'équilibre dans un peuplement non aménagé. Ils ont ensuite simulé l'effet de différentes intensités de prélèvement et durées de rotation sur la diversité diamétrale et les retours financiers. Ils ont conclu que tous les types de prélèvement diminuaient la diversité diamétrale, mais que le fait de vouloir maintenir une grande diversité diamétrale (ex. : en allongeant la période de rotation) n'entraînait pas nécessairement une baisse des bénéfices financiers.

La distribution diamétrale des tiges d'un peuplement a souvent été comparée à une distribution théorique pour évaluer l'efficacité des travaux de jardinage. Keeton (2006) a ainsi comparé la distribution obtenue dans un peuplement avec une distribution sigmoïde inversée, pour évaluer l'efficacité de traitements sylvicoles visant à augmenter la complexité structurale.

Les données nécessaires à la caractérisation de cet attribut structural sont disponibles à partir des inventaires forestiers standards. Toutefois, l'utilisation de données provenant de placettes individuelles est à proscrire, car la superficie échantillonnée est relativement faible, ce qui peut avoir une influence majeure sur la distribution observée dans le cas des forêts dont la structure est irrégulière (Guillemette *et al.* 2012). Il est préférable d'utiliser les données obtenues à partir d'un ensemble de placettes, en respectant le plan d'échantillonnage.

3.1.2 Abondance et caractéristiques des arbres à cavité, chicots et débris ligneux

3.1.2.1 Arbres à cavité

L'abondance des arbres à cavité peut être quantifiée et exprimée en densité ($\text{nb} \cdot \text{ha}^{-1}$) ou en surface terrière ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$). Toutefois, pour ce faire, il faut bien définir les caractéristiques recherchées et les identifier lors des prises de mesure en forêt.

Au Québec, la classification MSCR permet de juger de la présence de défauts indicateurs du risque de mortalité ou de dégradation d'une tige. Ces défauts sont très variés et n'impliquent pas nécessairement la

présence de cavités. Il s'agit par conséquent d'un indicateur très grossier, qui ne mesure pas directement la présence de cavités. La consignation des trous de plus de 10 cm lors des inventaires forestiers peut aussi servir d'indicateur. Cependant, ces trous peuvent être d'origines diverses et ne constituent pas nécessairement des cavités utilisables pour la faune (MRNF 2006).

En Ontario, lors des inventaires du réseau des placettes-échantillons permanentes, les techniciens doivent identifier les cavités et noter s'il s'agit de cavités de nidification, de repos ou d'alimentation (Hayden *et al.* 1995). De plus, puisque les guides sylvicoles ontariens prévoient la rétention d'arbres à cavité, les marteleurs sont formés pour reconnaître les cavités.

Au Québec, les données présentement récoltées lors des inventaires forestiers permettent une évaluation grossière des cavités. Toutefois, la classification MSCR des tiges et la consignation des trous de plus de 10 cm ne sont pas les indicateurs les mieux adaptés à des enjeux de biodiversité.

3.1.1.4 Chicots

L'abondance des chicots peut être quantifiée par la densité ($\text{nb} \cdot \text{ha}^{-1}$) ou la surface terrière ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$). Au point de vue opérationnel, l'utilisation de la surface terrière laisse plus de flexibilité que celle de la densité.

On peut également s'intéresser plus spécifiquement aux chicots de fortes dimensions. Tout comme pour les arbres de fortes dimensions, ceux-ci doivent être définis en fonction d'une taille minimale généralement exprimée sous la forme d'un diamètre minimal (dhp_{min}). McElhinny *et al.* (2005) notent que les seuils qui définissent les « gros chicots » sont souvent fixés arbitrairement, alors qu'ils gagneraient à être justifiés sur une base écologique. De plus, comme le potentiel de production de gros arbres est susceptible d'être fonction de la qualité de site, la densité potentielle de gros chicots des peuplements devrait être estimée en tenant compte de ce qui est observé pour les gros arbres.

Finalement, il peut aussi être utile de déterminer l'abondance des chicots en état avancé de décomposition. L'identification de l'état de décomposition se fait alors à l'aide de classes de décomposition bien définies ou d'un système de classification bien documenté, visant à définir les différents états de décomposition des chicots. Ceux-ci sont très diversifiés et présentent souvent des critères de classification qui rendent difficiles les comparaisons.

Il est possible d'évaluer l'abondance des chicots ainsi que celle des chicots de fortes dimensions à partir des données d'inventaire, puisque les arbres morts sont inventoriés et que leur dhp est mesuré (tant qu'il est possible de l'évaluer) (MRNF 2006). Il n'est toutefois pas possible, à l'heure actuelle, d'évaluer l'abondance des chicots en état avancé de décomposition. En effet, dans les inventaires forestiers québécois, la classification des arbres morts n'est pas assez fine, avec seulement deux classes, soit les

arbres morts sur pied (arbres morts très peu dégradés, dont l'état est évalué en fonction de critères relatifs à la présence des branches primaires, chez les feuillus, et au diamètre de bris chez les résineux) et les chicots (tous les autres degrés de dégradation) (MRNF 2006).

3.1.2.2 Débris ligneux

L'abondance des débris ligneux peut être quantifiée de différentes façons, notamment en densité ($\text{nb} \cdot \text{ha}^{-1}$) ou en volume ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$). Lors d'un dénombrement des débris ligneux, il peut être pertinent de spécifier le nombre de débris issus de souches différentes, ou d'évaluer l'abondance des « gros » débris ligneux en spécifiant des dimensions minimales à rencontrer. À ce sujet, comme dans le cas des seuils de taille définissant les arbres vivants ou les chicots de fortes dimensions, les seuils qui définissent un « gros débris ligneux » sont souvent déterminés arbitrairement, alors qu'ils gagneraient à être justifiés sur une base écologique (McElhinny *et al.* 2005). Finalement, l'évaluation de l'abondance des débris ligneux par classe de décomposition est également utile dans certains contextes. Comme pour les chicots, on devra alors définir les classes de décomposition ou référer à un système de classification bien documenté.

Les différentes variables mentionnées ne sont pas nécessairement équivalentes. Par exemple, le volume de débris ligneux, bien qu'il donne une indication de la biomasse disponible, ne renseigne pas sur la taille des débris. La variable devra être sélectionnée en fonction de l'usage envisagé. L'évaluation de plusieurs variables complémentaires (ex. : densité et volume) peut fournir un portrait plus complet.

Les inventaires de débris ligneux se font souvent sur de petites superficies, avec peu ou pas de répétitions. Comme la distribution spatiale du bois mort peut être très hétérogène (ex. : en fonction des perturbations à l'origine de la mortalité), on doit se montrer vigilant avec l'utilisation de ces données.

La densité des débris ligneux peut être évaluée à partir des données du 4^e inventaire décennal, dans lequel les débris de plus de 9 cm de diamètre au gros bout et d'une longueur supérieure à 1,5 m ont été dénombrés (MRNF 2006). De plus, 3 classes distinctes de décomposition permettent de ventiler l'abondance des débris par classe de décomposition. Par contre, il n'est pas possible d'évaluer l'abondance des débris ligneux de fortes dimensions puisque, outre les dimensions minimales spécifiées plus haut, on ne mesure pas la dimension des débris. Pour cette même raison, le volume de débris ligneux ne peut pas être estimé.

3.1.3 Trouées, ouverture du couvert et répartition du feuillage

3.1.3.1 Proportion de la superficie en trouées et caractéristiques des trouées

Les trouées constituent un attribut structural important des forêts. En effet, la proportion de la superficie d'un peuplement occupée par les trouées, la taille moyenne et la distribution de fréquence de celles-ci par classe de taille varient selon le stade de succession (Tyrrell et Crow 1994) et en fonction des interventions sylvicoles (Angers *et al.* 2005).

La proportion de la superficie d'un peuplement occupée par les trouées peut être évaluée de diverses façons. Un échantillonnage peut être effectué le long de transects (Runkle 1992, Battles *et al.* 1996). Si l'on mesure également les dimensions des trouées individuelles, on peut évaluer la taille moyenne des trouées (Angers *et al.* 2005) ainsi que leur distribution de fréquence par classe de taille (Pham *et al.* 2004). La définition et la méthodologie utilisée pour délimiter les trouées sont toutefois importantes à spécifier (Runkle 1990, 1992). Par exemple, il faut savoir si le pourtour des trouées est délimité par la projection au sol des cimes des arbres de bordure ou par le tronc de ces arbres.

Angers *et al.* (2005) mentionnent que la délimitation des trouées est difficile sur le terrain dans des peuplements feuillus ayant été jardinés. Le fait que les trouées forment un réseau d'ouvertures interreliées dans le couvert rend difficile la délimitation de trouées individuelles. Pour cette raison, Beaudet et Messier (2002) ont préféré caractériser plus globalement l'ouverture du couvert à l'aide de photographies hémisphériques (voir section suivante) dans des peuplements jardinés et témoins, plutôt que mesurer des trouées individuelles.

Des photographies aériennes (Yamamoto *et al.* 2011, Torimaru *et al.* 2012) et le Lidar peuvent également servir à détecter et à caractériser les trouées (Vepakomma *et al.* 2008, 2010). Ces approches ont l'avantage de permettre l'échantillonnage de plus grandes superficies (ex. : plusieurs km² dans Vepakomma *et al.* 2010). De plus, on peut assez facilement évaluer la répartition spatiale des trouées et suivre l'évolution temporelle de l'ouverture du couvert en comparant des images obtenues à différents moments (Vepakomma *et al.* 2008, 2010, Yamamoto *et al.* 2011, Torimaru *et al.* 2012).

Les différentes méthodes de définition et de délimitation des trouées peuvent rendre les comparaisons entre études difficiles. Toutefois, au sein d'une même étude, on observe une bonne corrélation entre les résultats obtenus avec différentes méthodes utilisées simultanément (Yamamoto *et al.* (2011).

Les trouées et leurs caractéristiques ne sont pas échantillonnées lors des inventaires forestiers conventionnels.

3.1.3.2 Densité et ouverture du couvert

La densité du couvert peut être évaluée de multiples façons. La classe de densité, définie comme le pourcentage de couverture résultant de la projection au sol des houppiers, est évaluée lors des inventaires forestiers pour les peuplements naturels et les plantations de 4 m et plus de hauteur (MRNF 2008). Les tiges considérées pour évaluer la densité dépendent de la structure et de la classe de hauteur du peuplement³. Quatre classes de couverture sont actuellement utilisées, soit A (couvert de plus de 80 %), B (60 à 80 %), C (40 à 60 %) et D (25 à 40 %) (MRNF 2008).

De plus, l'ouverture du couvert peut être évaluée en échantillonnant plusieurs points dans un peuplement et en évaluant le pourcentage d'ouverture du couvert, à l'aide d'une estimation visuelle ou en utilisant des appareils simples comme un tube d'observation (*sighting tube*), un densiomètre (Ganey et Block 1994) ou une grille de plexiglas tendue au-dessus de la tête de l'observateur. Des photographies hémisphériques ont également été utilisées pour évaluer l'ouverture du couvert (*canopy openness*) en plusieurs points de peuplements témoins et jardinés (Beaudet et Messier 2002).

Lorsque le degré d'ouverture du couvert est évalué avec de telles méthodes, il faut être conscient que ces mesures donnent une indication du degré d'ouverture perceptible à la hauteur où est placé l'observateur, son instrument de mesure, ou les deux. Cela ne traduit pas nécessairement le degré d'ouverture du couvert forestier principal. Ainsi, lorsqu'une dense strate de feuillage est présente en sous-étage, l'évaluation de l'ouverture du couvert effectuée à la hauteur de l'observateur peut ne pas traduire adéquatement l'ouverture du couvert dans le couvert principal (ex. : présence de trouées).

La classe de couverture est disponible à partir de la cartographie écoforestière, mais les autres méthodologies décrites plus haut ne sont pas utilisées lors des inventaires forestiers.

3.1.3.3 Répartition verticale et horizontale du feuillage

La répartition verticale et horizontale du feuillage peut être illustrée par des schémas à l'échelle montrant une vue en coupe de la canopée (ex. : Crow *et al.* 2002). Bien que qualitative et descriptive, cette approche a permis d'identifier des différences structurales entre forêts aménagées et vieilles forêts (Crow *et al.* 2002). Elle peut compléter les approches quantitatives décrites plus bas.

³ Pour les peuplements dont la hauteur moyenne varie de 4 à 7 m, on évaluera la classe de densité à partir de la projection au sol des tiges de 2 à 7 m de hauteur. Pour les peuplement de 7 m et plus de hauteur et de structure régulière (peuplement inéquien) ou irrégulière, on tiendra compte de l'ensemble des tiges de 7 m et plus. Dans les peuplements réguliers et équiens, on tiendra compte des arbres dominants et codominants, alors que dans les peuplements de structure étagée, on tiendra compte des tiges de l'étage qui occupe le plus fort pourcentage de la surface terrière (MRNF 2008).

La répartition verticale du feuillage entre différentes strates de végétation peut être quantifiée à l'aide du même type d'indices de diversité que ceux qui décrivent la diversité en espèces. Un exemple très connu est celui de l'indice de diversité de la hauteur du feuillage (IDHF, *Foliage height diversity index*), développé par MacArthur et MacArthur (1961), qui est une adaptation de l'indice de Shannon, dans laquelle les espèces sont remplacées par des classes de hauteur. D'autres exemples d'utilisation et d'adaptation de l'indice de diversité de Shannon sont présentés dans Staudhammer et LeMay (2001).

Neumann et Starlinger (2001), quant à eux, ont développé un indice d'uniformité verticale (*Vertical evenness*). Le calcul de cet indice requiert l'identification des strates de végétation. Neumann et Starlinger (2001) utilisent quatre strates définies en fonction de la hauteur relative à la hauteur maximale observée dans une placette. Par la suite, ils évaluent le recouvrement de chacune des strates, puis calculent et standardisent la répartition du recouvrement entre les strates.

Outre la répartition verticale du feuillage parmi les différentes strates de végétation, on peut être intéressé à caractériser l'hétérogénéité horizontale dans la répartition du feuillage. Ainsi Angers *et al.* (2005) ont calculé un indice d'hétérogénéité horizontale du recouvrement du feuillage dans un peuplement, qui requiert une évaluation en plusieurs points le long d'une grille, et qui permet de calculer une valeur indicée basée sur des comparaisons entre chaque point et les points voisins sur la grille.

Comme le recouvrement de feuillage dans chaque strate de végétation est parfois évalué visuellement, sans outil de mesure, l'observateur peut induire un biais important dans les mesures (van Hees et Mead 2000, Wilson 2011). Outre la prise de données par le même observateur, plusieurs méthodes ont été proposées pour réduire ce biais, comme par exemple le fait de demander à deux observateurs de prendre des mesures, puis d'en faire la moyenne (Jobes *et al.* 2004), ou le fait d'utiliser des catégories de recouvrement avec une échelle variable afin de réduire les erreurs associées à la précision variable des estimations visuelles à différentes échelles (Smith *et al.* 2008). La définition de classes de hauteur est elle aussi subjective et devrait être basée sur le phénomène écologique que l'on cherche à décrire (réponse de la régénération, réponse des strates utilisées par certaines espèces pour la nidification, etc.). Wilson (2011) a publié une revue des méthodologies qui peuvent être employées. Notons de plus qu'au cours des dernières années, le LiDAR portable terrestre a été utilisé pour caractériser la complexité structurale de la canopée (Hardiman *et al.* 2011). Cette méthode a l'avantage de permettre une évaluation objective de la répartition du feuillage.

A priori, la prise de mesures dans les inventaires forestiers ne permet pas de quantifier directement ce type de caractéristique structurale. D'une part, la dimension des placettes individuelles est relativement petite et l'intensité d'échantillonnage (nombre de placettes par hectare) pourrait suffire pour capturer la variabilité existant dans cet aspect de la structure des peuplements. D'autre part, les mesures effectuées de façon standard n'ont pas été conçues pour caractériser cet attribut structural. Par contre, on pourrait tirer profit des classes d'étagement établies pour les arbres échantillonnés dans les placettes

d'échantillonnage⁴, ainsi que la considération des strates ligneuses dans les points d'observation écologiques⁵ (Saucier *et al.* 1994). De même, la méthode par points d'observations, telle qu'utilisée pour prescrire la coupe avec protection des petites tiges marchandes sur la Côte-Nord, permettrait de qualifier l'obstruction latérale du feuillage à hauteur d'homme.

3.1.4 *Patrons de distribution spatiale des éléments structuraux*

L'organisation spatiale des composantes structurales d'un peuplement forestier (ex. : arbres, gros arbres, arbres d'une espèce en particulier, chicots, bois mort, etc.) peut varier selon le stade de succession, être influencée par l'historique d'aménagement et avoir des répercussions sur la qualité d'habitat pour diverses espèces végétales et animales.

Il existe plusieurs façons de caractériser le patron de distribution spatiale des éléments d'un peuplement forestier. Un certain nombre d'indices d'agrégation développés à cette fin se basent sur les distances entre un arbre et son plus proche voisin, par exemple l'indice d'agrégation de Clark et Evans (1954), l'indice de Cox (Upton et Fingleton 1985) et la statistique E de Eberhardt (Upton et Fingleton 1985).

L'indice d'agrégation de Clark et Evans (1954) (dont on trouve la formule et un exemple d'utilisation dans Saunders et Wagner 2008) est calculé comme le rapport de la distance moyenne entre un arbre et son plus proche voisin sur la distance moyenne attendue si la répartition des arbres dans l'espace était aléatoire⁶. Saunders et Wagner (2008) ont utilisé cet indice pour caractériser les patrons de distribution observés après différents traitements sylvicoles. Leurs résultats indiquaient généralement une distribution agrégée lorsque les gaules et les arbres adultes étaient considérés ensemble, mais un patron plus aléatoire lorsque seuls les arbres adultes étaient pris en compte. L'indice de Cox, quant à lui, évalue le degré d'agrégation des tiges en quantifiant le rapport de la variance sur la moyenne du nombre d'arbres répertoriés par placette (en comparant des placettes de taille identique). L'indice E d'Eberhardt (Upton et Fingleton 1985) a été utilisé par Angers *et al.* (2005) en forêt feuillue, en Outaouais, mais n'a pas permis de différencier le patron de distribution des arbres entre les vieilles forêts et les forêts aménagées.

Les indices d'agrégation décrits ci-dessus ne permettent pas d'inclure une 3^e dimension (par exemple, la taille). On ne sait donc pas si, en plus du patron de distribution spatial, on est aussi en présence d'une

⁴ Étagement des arbres en 5 classes : moins de ½ de la hauteur dominante (HD), ½-⅔ HD, ⅔-1 HD, dominants et vétérans.

⁵ Strates ligneuses divisées en 4 classes : 0-1 m, 1-4 m, 4 m à ⅔ HD, ⅔ de la HD et plus.

⁶ Par exemple, dans ce cas, une valeur d'indice inférieure à 1 traduirait une distribution agrégée, une valeur de 1 traduirait une distribution aléatoire alors qu'une valeur supérieure à 1 indiquerait une répartition régulière des arbres.

diversité de tailles (Zenner et Hibbs 2000). Les sections 3.2.1 et 3.2.8, portent respectivement sur un indice de complexité structurale et sur un indice de différenciation qui combinent l'information concernant la taille des arbres et leur patron de distribution spatiale.

Les indices d'agrégation des tiges dont le calcul requiert des mesures de distance entre les arbres ne pourraient pas être évalués à partir des données de l'inventaire forestier traditionnel tel que pratiqué au Québec, puisque les tiges ne sont pas positionnées.

Le K de Ripley (Ripley 1977) permet de déterminer si l'arrangement spatial des éléments à l'étude (ex. : arbres, gros arbres, arbres d'une espèce en particulier, chicots, bois mort, etc.) suit un patron de dispersion aléatoire, régulier ou agrégé. Contrairement aux méthodes basées sur les plus proches voisins qui s'appuient sur la moyenne des distances, cette analyse est plutôt basée sur la variance des distances entre les individus (Haase 1995). Elle a l'avantage de décrire la structure spatiale à plusieurs échelles simultanément (Ripley 1977, Goreaud 2000). À partir de la cartographie des individus à l'étude, une série de rayons concentriques successifs (par exemple de 1 à 20 m) centrés sur chaque individu est tracée, et le nombre de points pour chaque rayon est dénombré. La fonction produite, $K(t)$, représente le nombre attendu de points présents dans le rayon donné d'un point choisi au hasard.

La caractérisation du patron spatial de distribution à l'aide du K de Ripley requiert toutefois une cartographie complète des éléments à l'étude sur une grande superficie. Par exemple, 1,2 ha étaient cartographiés dans le cas de peuplements de sapin Douglas échantillonnés par Zenner (2004). Selon cet auteur, le K de Ripley est utile pour étudier les processus (ex. : mortalité) qui ont mené à l'obtention d'un patron spatial, mais il ne permettrait pas de juger du degré de complexité structurale, puisqu'il ne discrimine pas entre les peuplements jeunes, matures ou vieux.

3.1.5 Composition en espèces

Bien que la composition en espèces d'un peuplement ne soit pas nécessairement une caractéristique structurale, celle-ci influence généralement beaucoup la structure du peuplement. Par exemple, le pin blanc peut atteindre des hauteurs beaucoup plus importantes que les feuillus, ce qui contribue à complexifier la structure d'un peuplement. On retrouve donc souvent des mentions relatives à la composition en espèces dans les études et revues de littérature portant sur la structure (ex. : McElhinny *et al.* 2005).

3.1.5.1 Abondance par espèce ou groupe d'espèces

L'abondance d'une espèce ou de certains groupes d'espèces (ex. : feuillus intolérants, espèces longévives, etc.) peut être exprimée de façon absolue ou relative par la densité ($n \cdot \text{ha}^{-1}$, %) ou la surface terrière ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$, %). La valeur d'importance (*Importance value*) permet aussi de quantifier l'importance

relative d'une espèce au sein d'une communauté. Celle-ci se calcule en tenant compte à la fois de la densité relative et de la surface terrière relative d'une espèce (Silver *et al.* 2013).

La mesure de l'abondance ou de l'abondance relative de certaines espèces ou groupes d'espèces peut permettre d'identifier les espèces rares ou peu abondantes, dans le but de préserver leur représentation ou de favoriser l'augmentation de leur abondance, par exemple dans le cas d'espèces s'étant raréfiées depuis la période préindustrielle. L'abondance absolue ou relative de certains groupes d'espèces peut aussi servir à distinguer des peuplements avec différents historiques de perturbation et de stades de succession. Par exemple, on peut s'attendre à retrouver une plus grande proportion d'espèces tolérantes à l'ombre dans les vieux peuplements feuillus n'ayant pas subi beaucoup de perturbations graves.

La composition (abondance d'espèces ou de groupes d'espèces) peut être évaluée à partir des données de l'inventaire forestier.

3.1.5.2 Indices de diversité ou de richesse des espèces

Les indices de diversité (ex. : Shannon, Simpson, etc.) développés pour caractériser la diversité et la richesse des communautés d'espèces peuvent être modifiés pour caractériser la diversité d'autres attributs structuraux (ex. : dhp, hauteur, répartition du feuillage par strate).

Lorsqu'on l'utilise pour caractériser la diversité des espèces, l'indice de Shannon est très sensible aux différences d'abondances d'un petit nombre d'espèces, communes ou rares. Son utilisation a souvent été remise en question pour cette raison (Magurran 1988). L'indice de Simpson est une autre option similaire (Neumann et Starlinger 2001). L'équitabilité (*Evenness*) est un indice basé sur l'indice de Shannon, qui a été standardisé par le nombre total d'espèces observées (Neumann et Starlinger 2001).

Dans le contexte présenté ici, l'utilisation de ces indices peut donner des indications, mais il faut être vigilant quant aux conclusions tirées. En effet, la composition en espèces (herbacées, arborescentes) dans les vieux peuplements feuillus est souvent moins diversifiée que celle des peuplements perturbés ou aménagés, du fait de la présence d'espèces généralistes ou associées à un couvert plus ouvert après une perturbation. L'objectif de restaurer les caractéristiques propres aux vieux peuplements ne consisterait donc pas à maximiser la diversité en espèces, mais davantage à maximiser l'abondance d'espèces associées à de vieux peuplements (ex. : Smith *et al.* 2008).

3.2 Indices de complexité structurale

3.2.1 *Indice de complexité structurale* (Structural complexity index⁷)

L'indice de complexité structurale (ICS) a été développé par Zenner et Hibbs (2000). Il intègre de l'information quant à deux attributs structuraux, soit la répartition spatiale des tiges (coordonnées x,y) et une dimension des arbres (ex. : hauteur des arbres, coordonnée z). Pour calculer cet indice, des triangles sont formés en reliant l'apex des tiges pour chaque groupe de 3 tiges. Un rapport est ensuite calculé en divisant la somme de la superficie de tous les triangles ainsi formés par la superficie (horizontale) du secteur étudié. Ainsi, plus il y aura de variabilité dans les hauteurs d'arbres voisins par unité de surface du peuplement, plus ce rapport sera élevé, et donc, plus la parcelle présente une structure complexe.

Cet indice est particulièrement efficace pour discriminer entre les forêts à structure régulière, irrégulière (Zenner 2004) ou équilibrée. Dans les forêts feuillues, l'ICS risque d'être assez élevé peu importe l'historique de traitement sylvicole, tant qu'une structure relativement équilibrée est préservée. Cet indice pourrait cependant s'avérer utile dans des peuplements issus de fortes coupes à diamètre limite, ou pour vérifier si la complexité structurale est réduite après des traitements de CJT ou de CPI-TA par rapport aux CJPG ou à la dynamique naturelle de trouées des vieux peuplements. Il faut toutefois tenir compte du fait que, comme le mentionnent McElhinny *et al.* (2005) et Saunders et Wagner (2008), cet indice ne tient peut-être pas compte adéquatement de la présence de trouées, puisque celles-ci tendent à faire diminuer sa valeur (alors qu'on considère généralement qu'elles contribuent à générer de la complexité structurale).

Saunders et Wagner (2008), dans la forêt acadienne du Maine, ont décelé ce qui peut être considéré comme une lacune de l'ICS, c'est-à-dire que celui-ci est influencé par la densité des arbres lorsque les conditions initiales sont très différentes de celles qui prévalent par la suite (ex. : forêts au stade de régénération vs matures). Afin de remédier à ce problème potentiel, ces auteurs ont proposé une version de l'ICS pondérée par la densité des tiges.

Puisque le calcul de cet indice requiert l'emplacement de toutes les tiges situées à l'intérieur d'une parcelle, en plus de la mesure de la variable à l'étude (dhp, hauteur), il ne pourrait pas être calculé à partir des données d'inventaire conventionnel.

⁷ À noter qu'un autre indice, développé par Barnett *et al.* (1978), porte exactement le même nom mais sert à caractériser la qualité d'habitat des petits mammifères en Australie, ce qui est tout autre chose. L'indice de complexité structurale de Barnett est calculé à partir des pourcentages de recouvrements de la végétation de sous-bois, de la strate arbustive, des débris ligneux et de la litière.

3.2.2 *Typologie structurale locale (Patch type)*

Cet indice correspond au *Patch type* calculé en lien avec l'indice de complexité structurale de Zenner et Hibbs (2000). Il permet d'évaluer la diversité structurale à une échelle très locale (voisinage de l'arbre) pour une variable structurale donnée (ex. : le dhp ou la hauteur des arbres). Chaque type de pochette (*patch*) est défini par la différence maximale, par exemple de hauteur, entre un arbre et ses deux plus proches voisins, ainsi que par la position de cet arbre dans la canopée (régénération, sous-étage, etc.). Cet indice permet de juger si les arbres voisins appartiennent généralement à la même strate ou à des strates différentes. Outre le fait qu'il est calculé à l'échelle du voisinage, cet indice n'intègre pas de composante spatiale explicite (par exemple, la distance entre les arbres). Il est souvent utilisé en complément à l'ICS (Zenner et Hibbs 2000).

Cet indice pourrait être utile pour évaluer l'hétérogénéité à petite échelle, et ainsi vérifier si des traitements tels que les CJT ou les CPI-TA réduisent véritablement la complexité structurale à une échelle très locale, par rapport aux CJPG ou à la dynamique naturelle des trouées en forêt ancienne. Il pourrait également servir à évaluer l'influence des patrons spatiaux de coupe sur la réponse de l'étagement de la végétation (gaules et arbres).

Bien que la position exacte des arbres n'entre pas dans le calcul de cet indice, il est nécessaire de connaître, pour chaque arbre-sujet, l'identité de ses plus proches voisins. Cela sous-entend de connaître le positionnement des tiges, ce qui peut limiter l'usage de ce type d'indice aux dispositifs expérimentaux dans lesquels les tiges sont cartographiées.

3.2.3 *Indice de changement structural (Index of structural change)*

L'indice de changement structural présenté dans Rüger *et al.* (2007) vise à comparer la distribution des tiges par classe de dhp entre des peuplements aménagés et non aménagés. Il est obtenu en calculant, pour chaque classe de dhp, la différence de densité moyenne de tiges entre un peuplement aménagé et un peuplement non aménagé, puis divisant celle-ci par la densité moyenne dans le peuplement non aménagé. La moyenne de ces quotients est ensuite calculée pour l'ensemble des classes de dhp. Rüger *et al.* (2007) n'ont considéré que 3 classes de dhp, ce qui ne donne qu'un aperçu grossier de la structure de diamètre d'un peuplement. Toutefois, le même indice pourrait être calculé avec un plus grand nombre de classes de dhp (ex. : des classes de 10 cm de dhp). Plus la valeur de l'indice est élevée, plus le changement est important.

Cet indice de changement structural est particulièrement utile lorsqu'on veut comparer des peuplements d'origine équiennne qui en sont à différents stades de succession. Comme les peuplements feuillus présentent le plus souvent une structure irrégulière ou équilibrée, et que les dhp présentent beaucoup de variabilité quel que soit le traitement, il est peu probable que cet indice soit utile pour discriminer entre

ces traitements. De plus, comme cet indice procure une valeur pour chaque doublet « traitement-témoin », plusieurs simulations ou échantillonnages de dispositifs différents seraient nécessaires pour détecter de la variabilité.

3.2.4 *Indice de changement compositionnel* (Index of compositional change)

L'indice de changement compositionnel, présenté par Rüger *et al.* (2007), est calculé de la même façon que l'indice de changement structural développé par ces mêmes auteurs (section 3.2.3), mais en considérant les valeurs d'importance (*importance value*) des espèces plutôt que les densités par classe de dhp. On se rappellera que les valeurs d'importance sont elles-mêmes basées sur la surface terrière relative et sur la densité relative de chacune des principales espèces présentes dans l'écosystème à l'étude. La valeur de l'indice varie de 0 à 1; plus la valeur de l'indice est élevée, plus l'écart de composition est important entre le peuplement aménagé et le peuplement de référence.

Cet indice a été utilisé dans des forêts tempérées du sud du Chili où dominaient quatre espèces d'arbres (Rüger *et al.* 2007), et pourrait être utilisé dans les forêts feuillues tempérées. Cependant, il ne fournit qu'une indication très générale de la présence d'un écart de composition, puisqu'il ne quantifie que de façon relativement simple l'ampleur d'un changement. Il faut ensuite examiner les abondances relatives des espèces individuelles pour identifier les espèces responsables des changements observés.

3.2.5 *Indice écologique* (Ecological index)

Présenté dans Rüger *et al.* (2007), l'indice écologique intègre, par une moyenne pondérée, plusieurs autres indices et variables : l'indice de changement structural (qui synthétise de l'information quant à la distribution des tiges par classe de dhp; voir la section 3.2.3), l'indice de changement compositionnel (qui est basé sur des valeurs d'abondance relative des espèces, voir la section 3.2.4), l'indice de surface foliaire (*Leaf Area Index*, LAI) et le nombre de gros arbres répertoriés dans l'aire d'étude. L'indice écologique a pour objectif d'évaluer, de façon très globale, l'effet de différents traitements sylvicoles sur les caractéristiques de structure et de composition des forêts traitées par rapport à des forêts non aménagées.

Dans l'étude de Rüger *et al.* (2007), le même poids était accordé aux quatre composantes de l'indice. Il serait possible d'adapter cet indice en incluant une pondération, comme le suggèrent (de façon générale et non pas spécifiquement pour cet indice) McElhinny *et al.* (2006).

Toujours dans Rüger *et al.* (2007), les indices et variables sélectionnés étaient adaptés au contexte des forêts naturelles chiliennes. Le principe de cet indice écologique pourrait être adapté au contexte des forêts feuillues, en intégrant des attributs structuraux qui caractérisent les vieilles forêts (ex. : surface

terrière totale, surface terrière en gros bois, surface terrière en espèces longévives, densité du couvert forestier, surface terrière en gros chicots, volume de bois mort au sol).

Les valeurs obtenues grâce au calcul de l'indice écologique donnent une idée générale des effets de différents traitements sylvicoles et permettent de procéder à un premier classement, mais ne permettent pas d'identifier les variables qui causent les changements observés.

3.2.6 *Indice d'ancienneté (Index of old-growth)*

L'indice d'ancienneté a été développé par Acker *et al.* (1998) pour les forêts de sapin Douglas en Oregon, puis repris par Zenner (2004). Il intègre de l'information quant à quatre attributs structuraux qui avaient été identifiés par Spies et Franklin (1991) comme étant importants pour distinguer les stades de développement des peuplements de sapin Douglas : la densité des arbres ($dhp > 5$ cm), la densité des gros arbres ($dhp > 100$ cm) de sapin Douglas, ainsi que le dhp moyen et l'écart type du dhp de l'ensemble des tiges du peuplement. Une valeur de référence de cet indice est calculée à partir des valeurs moyennes des attributs observés dans des forêts anciennes, puis ce même indice est calculé pour les peuplements qu'on désire situer dans le gradient d'ancienneté et de développement de la structure (c.-à-d. les différents stades de succession et niveaux d'aménagement).

Le principe de la différence entre des valeurs observées et une valeur de référence caractéristique de forêts anciennes nécessite que celle-ci soit établie à l'avance. Dans le contexte de la réflexion en cours pour les forêts feuillues, la valeur de référence pourrait être établie sur la base d'observations faites dans les vieux peuplements feuillus, puisque l'objectif est de restaurer la complexité structurale observée dans ces écosystèmes.

Les attributs retenus par Acker *et al.* (1998) pour développer l'indice d'ancienneté ont été choisis parmi 84 attributs structuraux étudiés en profondeur par Spies et Franklin (1991) dans des peuplements de sapin Douglas. Bien que l'on puisse s'inspirer des études en question, le choix des attributs structuraux à prendre en compte dans un autre type d'écosystème (ex. : forêts feuillues du Québec) devra être révisé et adapté.

3.2.7 *Indice de densité relative (Relative density index)*

L'indice de densité relative a été développé par Curtis (1982) pour des peuplements de sapin Douglas. Cet indice est calculé à partir de la surface terrière (ou la densité des tiges, voir Smith *et al.* 2008) et du dhp moyen quadratique. En intégrant deux variables, cet indice procure indirectement de l'information sur l'occupation de l'espace et la taille des arbres. Il a été utilisé dans Smith *et al.* (2008) pour des peuplements feuillus de l'État de New York (dispositif d'expérimentation de traitements visant à augmenter la complexité structurale, comme le décrit Keeton 2006). Toutefois, les résultats bruts ne sont

pas présentés dans l'article. L'indice de densité relative a plutôt été utilisé comme plusieurs autres pour distinguer les sites à l'aide d'une analyse multivariée. Il serait approprié tant pour les peuplements équiens qu'inéquiens.

3.2.8 *Indice de différenciation (Differentiation index)*

L'indice de différenciation est présenté ici, dans la section des indices de complexité, car il combine de l'information quant à deux attributs, soit la taille des arbres et leur patron de distribution spatiale. En fait, il permet d'examiner le patron de distribution spatiale de points (les arbres) auxquels sont associés une valeur de variable continue (ex. : hauteur ou dhp). Cet indice, décrit dans von Gadow et Hui (1999) et dont on trouve la formule et un exemple d'utilisation dans Saunders et Wagner (2008), permet d'évaluer le patron d'entremêlement de la hauteur ou du dhp des arbres à une échelle très locale (le voisinage d'un arbre). L'indice est calculé en tenant compte de l'arbre sujet et de ses 3 plus proches voisins. Sa valeur varie de 0 à 1. Des valeurs près de 0 indiquent une faible diversité dans la taille des arbres au sein des groupes d'arbres voisins et, conséquemment, une structure de couvert relativement uniforme et potentiellement régulière (Saunders et Wagner 2008).

Dans une étude effectuée dans des forêts mélangées au Maine, Saunders et Wagner (2008) n'ont pas observé de différence dans la valeur moyenne de cet indice quand ils ont comparé un gradient de traitements assez étendu, allant de coupes totales à des forêts naturelles. Toutefois, ils ont détecté des différences entre traitements lorsqu'ils ont considéré la distribution de fréquence des valeurs. Conformément aux attentes, une plus grande différenciation locale des hauteurs d'arbres était observée dans les peuplements de structure inéquienne équilibrée que dans les peuplements de structure équienne ou inéquienne irrégulière.

Cet indice pourrait être utile pour vérifier si des traitements tels que les CJT ou les CPI-TA génèrent vraiment des aires uniformes en ce qui a trait à la hauteur et au dhp des arbres, comme on pourrait s'y attendre.

Le calcul de cet indice requiert la taille de l'arbre échantillonné et celle de ses 3 plus proches voisins (et cela, pour plusieurs arbres sujets différents). Les informations requises quant à la position des arbres font en sorte que cet indice serait difficile à calculer à partir des données d'inventaires standards.

3.2.9 *Indice d'entremêlement des espèces (Mingling index)*

Comme le précédent, cet indice est présenté dans la section des indices de complexité, car il combine de l'information quant à deux attributs. Il s'agit cette fois de la composition en espèces et du patron de distribution spatiale. En fait, l'indice d'entremêlement des espèces permet d'examiner le patron de distribution spatiale de points (les arbres) auxquels sont associés une valeur de variable discrète

(l'espèce). Il permet de décrire le patron d'entremêlement des espèces à une échelle très locale (le voisinage d'un arbre), calculé en fonction des trois plus proches voisins de chaque individu (von Gadow et Hui 1999, Kint *et al.* 2003).

L'indice varie de 0 à 1. Des valeurs près de 0 indiquent soit une faible diversité d'espèces qui se traduit par peu de variation entre l'attribut « espèce » au sein des groupes de 4 arbres voisins, soit une distribution spatiale agrégée des espèces, formant de petits groupes distincts dans l'espace. Des valeurs plus près de 1 indiquent que les espèces sont plus diversifiées, plus entremêlées spatialement, même à l'échelle du voisinage immédiat, ou les deux. Il est également possible d'examiner séparément chaque strate (gaules, petites tiges, grosses tiges, tiges d'une espèce en particulier, etc.) pour voir si les patrons diffèrent.

On trouve la formule et un exemple d'utilisation de cet indice en forêt mélangée, au Maine, dans Saunders et Wagner (2008). Ces auteurs, qui ont utilisé l'indice en question pour comparer des peuplements ayant différents historiques d'aménagement, ont constaté que la moyenne de l'indice à l'échelle du peuplement ne se révélait pas tellement utile pour distinguer les traitements, mais que la distribution des valeurs obtenues (c.-à-d. la variabilité) l'était. Ces auteurs rapportent également que les traitements sylvicoles qui ont été appliqués influençaient davantage l'entremêlement des espèces feuillues que celui des conifères. Ils émettent l'hypothèse que ceci serait relié à la reproduction végétative (par rejets de souche ou par drageonnement), plus fréquente parmi les espèces feuillues. Ainsi, de façon plus générale, on pourrait s'attendre à observer des faibles valeurs d'entremêlement associées à des espèces comme le tilleul d'Amérique ou l'érable rouge, qui se reproduisent par rejets de souche⁸, ou le hêtre à grandes feuilles, qui se reproduit de façon végétative, par drageonnement.

Le calcul de l'indice d'entremêlement requiert l'espèce de l'arbre échantillonné et celle de ses trois plus proches voisins (et cela, pour plusieurs arbres sujets différents). La position des arbres doit être connue (à moins que les trois plus proches voisins ne soient à chaque fois identifiés sur le terrain). Les informations requises quant à la position des arbres font en sorte que cet indice serait difficilement calculable à partir des données d'inventaires standards.

3.3 Conclusion concernant la caractérisation de la structure des peuplements

Il existe une multitude de variables et d'indices qui peuvent être pris en considération pour caractériser la structure et la complexité structurale des peuplements forestiers. Le choix des variables et des indices à privilégier dépendra évidemment du contexte, des objectifs poursuivis et des ressources disponibles pour

⁸ La reproduction végétative, notamment par rejets de souche, a été également notée par Saunders et Wagner (2008) comme influençant le patron de distribution spatiale des arbres, en moyenne pour un peuplement (cf. effet sur l'indice d'agrégation de Clark et Evans, section 3.1.4).

obtenir les données. De façon générale, les variables et indices sélectionnés devraient permettre de bien discriminer entre les groupes de peuplements à l'étude (ex. : stades de succession, traitements sylvicoles). De plus, les variables et indices sélectionnés devraient avoir une implication écologique connue ou anticipée, par exemple en ce qui a trait aux qualités d'habitat pour certaines espèces.

Concernant le recours aux indices combinant l'information relative à plusieurs attributs structuraux, notons que leur développement est un processus délicat (voir discussion dans McElhinny *et al.* 2005). Le fait d'obtenir, ultimement, une seule valeur (issue de l'indice calculé) peut donner une fausse illusion de simplicité et de créer un effet de « boîte noire » qui rend incompréhensible le suivi de l'enjeu par les praticiens. Il pourrait être préférable, du moins dans les premières phases d'acquisition des connaissances, de quantifier directement les attributs structuraux d'intérêt et de les analyser, individuellement ou avec une approche multivariée (ex. : Saunders et Wagner 2008, Silver *et al.* 2013). On pourra ainsi vraisemblablement mieux identifier les attributs qui sont corrélés les uns aux autres, ceux qui contribuent davantage à discriminer les conditions de peuplement (ex. : aménagé ou non), et ceux qui sont les plus pertinents à quantifier en regard des objectifs poursuivis.

Dans cette section, nous avons tenté de spécifier, pour chacune des variables et chacun des indices présentés, si les données nécessaires étaient actuellement disponibles à partir des inventaires forestiers standards, tels qu'ils sont pratiqués au Québec. On constate que plusieurs attributs structuraux clés peuvent être quantifiés à l'aide des données d'inventaire actuellement disponibles : la surface terrière totale, la structure de diamètre, l'abondance (absolue et relative) des arbres de fortes dimensions, l'abondance (densité ou surface terrière) de l'ensemble des chicots ou des chicots de fortes dimensions, la densité des débris ligneux de plus de 9 cm de diamètre ventilée entre 3 classes de décomposition, ainsi que l'abondance relative ou absolue d'espèce ou groupes d'espèces possédant des caractéristiques particulières (ex. : espèces tolérantes à l'ombre et longévives associées aux vieux peuplements, espèces en raréfaction).

Les aspects qui semblent actuellement moins bien couverts par les inventaires concernent notamment l'identification plus fine des arbres à cavités (avec détails concernant les types de cavité [ex. : nidification vs alimentation]), la caractérisation plus fine de l'état de décomposition des chicots et l'évaluation de la dimension des débris ligneux (en vue de déterminer la quantité de gros débris ligneux et de calculer les volumes des débris). On note aussi que les informations au sujet des trouées et de la répartition du feuillage ne peuvent être obtenues à partir des données usuelles d'inventaire. Alors que la répartition du feuillage n'a pour l'instant des implications documentées que pour les oiseaux (voir la section suivante), les trouées (leur abondance et leurs caractéristiques) ont, quant à elles, des implications multiples pour les espèces tant animales que végétales (voir la section suivante). On note ici un besoin éventuel d'acquisition de connaissances qui pourrait être comblé dans un contexte de recherche.

Une connaissance plus fine de certains aspects de la structure des peuplements pourrait également être obtenue par le biais de projets de recherche. Notons ici la connaissance des patrons spatiaux de distribution des éléments structuraux (ex. : arbres vivants, chicots, débris ligneux), des patrons de différenciation des hauteurs (ex. : ICS, typologie structurale locale) et d'entremêlement des espèces. L'obtention d'une meilleure connaissance de ces aspects de la structure peut nous renseigner sur les processus impliqués dans la dynamique forestière (ex. : la distribution spatiale des chicots et les processus de mortalité). Toutefois, l'utilité de caractériser ces aspects plus fins de la structure repose sur l'établissement préalable d'hypothèses claires. Globalement, toutefois, l'obtention d'une connaissance plus approfondie des caractéristiques structurales forestières peut être très utile, comme cela a été le cas dans le Nord-Ouest américain. En effet, des études nombreuses et détaillées y ont été effectuées pour caractériser la structure des peuplements de sapin Douglas, et celles-ci ont considérablement fait avancer l'état des connaissances pour ce type d'écosystème. Cela a ensuite permis de développer une stratégie d'aménagement reposant sur des bases bien documentées (Franklin *et al.* 2002). Finalement, il faudra aussi évaluer l'échelle de la planification forestière à laquelle chacune des caractéristiques structurales sera utile : stratégique, tactique ou opérationnelle.

Chapitre quatre

Influence des pratiques forestières sur les attributs structuraux et sur certaines espèces associées

Dans ce chapitre, nous présentons un aperçu des pratiques forestières passées et actuelles, puis nous effectuons une revue de l'influence de l'aménagement forestier sur les attributs structuraux des forêts feuillues. Pour finir, nous présentons les résultats d'études ayant documenté l'effet de ces modifications structurales sur certaines espèces animales ou végétales, ciblés par les auteurs en raison de leurs exigences quant à l'habitats, notamment en ce qui concerne certains attributs structuraux. Les chercheurs ont voulu vérifier si les activités sylvicoles avaient modifié les attributs de structure et changé les effectifs des populations ainsi que les paramètres démographiques des espèces en question.

4.1 Régimes de coupes passés et actuels

4.1.1 Coupes sélectives du 20^e siècle

Les coupes sélectives (coupes à diamètre limite et coupes d'écrémage) qui ont eu cours au Québec avant l'avènement de la coupe de jardinage ont été appliquées de manière très variable (Majcen 1994). Elles ont généralement réduit considérablement l'abondance des gros arbres (Angers *et al.* 2005, Jetté *et al.* 2013a). Cette tendance a également été observée à l'échelle mondiale (Lindenmayer *et al.* 2012). Les caractéristiques structurales des peuplements issus de ces interventions varient beaucoup mais peuvent être regroupées en trois grandes catégories (Angers *et al.* 2005).

Premièrement, lorsque les coupes comportaient une intensité de prélèvement très forte, elles ont donné lieu à des peuplements avec une structure relativement régulière, une forte proportion d'espèces intolérantes ou semi-tolérantes à l'ombre, et une répartition verticale du feuillage comportant souvent un étage très dense de feuillage (correspondant à la hauteur du houppier des jeunes arbres) sous lequel on observe peu de végétation, et au-dessus duquel quelques vétérans subsistent.

Deuxièmement, dans les peuplements issus de véritables coupes à diamètre limite, la structure verticale est maintenant biétagée; l'étage supérieur correspond aux houppiers des arbres laissés sur place (qui étaient de petites tiges à l'époque de la coupe), et l'étage inférieur est constitué des houppiers des arbres nouvellement recrutés.

Finalement, lorsque le prélèvement des coupes sélectives était relativement faible, les peuplements ont conservé une structure relativement équilibrée.

Même si la récolte des arbres lors de ces coupes sélectives était théoriquement basée sur leur dhp, la pratique a souvent résulté en la sélection des tiges les plus intéressantes pour la transformation, surtout en ce qui concerne l'espèce et la qualité. Les tiges présentant un faible potentiel de transformation ont donc souvent été laissées sur place, dans des peuplements maintenant considérés comme dégradés ou appauvris. Depuis les années 1990, la plupart de ces peuplements ont de nouveau atteint une surface terrière suffisante pour faire l'objet d'une coupe de jardinage.

4.1.2 Coupes partielles actuelles

Dans le *Guide sylvicole du Québec* (MRN 2013), les interventions prévues dans les peuplements feuillus dans lesquels on veut maintenir un couvert et conserver ou développer une structure irrégulière ou équilibrée comprennent plusieurs types de coupes partielles : l'éclaircie jardinatoire (Bédard et Guillemette 2013), la coupe de jardinage par pied d'arbre et groupe d'arbres (CJPG, Guillemette *et al.* 2013), la coupe progressive irrégulière à couvert permanent et la coupe progressive irrégulière par trouées agrandies (CPI-CP et CPI-TA, Raymond *et al.* 2013), ainsi que la coupe de jardinage par trouées (CJT, Pin *et al.* 2013). Ces traitements se distinguent les uns des autres surtout par l'intensité et la répartition spatiale du prélèvement ainsi que par la longueur de l'intervalle entre deux interventions, mais aussi, par l'objectif d'atteindre ou non une structure diamétrale spécifique, de même que la gestion par tiges ou par superficies.

La baisse de la valeur des bois feuillus sur les marchés depuis le milieu de la décennie 2000 a créé une plus grande pression la récolte de grosses tiges de qualité, qui permet d'améliorer, à court terme, la rentabilité financière et économique de l'aménagement des forêts feuillues.

4.2 Influence de l'aménagement

Les pages qui suivent présentent un portrait sommaire des connaissances actuelles au sujet de l'influence de l'aménagement sur les attributs structuraux caractéristiques des vieux peuplements feuillus et sur certaines espèces compagnes.

4.2.1 Abondance d'arbres de fortes dimensions, diversité et distribution des diamètres et présence de grandes surfaces terrières

4.2.1.1 Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux

La raréfaction des peuplements présentant une grande surface terrière est surtout attribuable aux coupes réalisées au cours du 20^e siècle. Tous les traitements de coupes partielles impliquent une réduction de la surface terrière. Alors que la surface terrière observée dans les vieux peuplements feuillus se situe en moyenne autour de 29 m²·ha⁻¹ sur des sites à végétation potentielle d'érablière à bouleau jaune (FE3) (Guillemette et McCullough 2011), elle oscille généralement au cours d'une rotation entre environ 16 à 18 m²·ha⁻¹ (tout de suite après une coupe partielle) et 24 m²·ha⁻¹ (au moment d'intervenir à nouveau) dans les peuplements aménagés (Jetté *et al.* 2013a). La proportion de peuplements des domaines feuillus québécois qui présentent des attributs structuraux similaires à ceux des vieux peuplements a chuté depuis la période préindustrielle. À titre d'exemple, Roy *et al.* (2009) rapportent que les peuplements dont la surface terrière était supérieure à 28 m²·ha⁻¹ représentaient historiquement près de la moitié des aires forestières dans les Laurentides, dans les sous-domaines bioclimatiques de l'érablière à bouleau jaune de l'Est et de l'Ouest (sur la base des intervalles de retour des perturbations naturelles), mais qu'ils ne représentent plus que 4 à 10 % des aires forestières dans cette région.

L'appellation écoforestière « vieil inéquien » (Vin) peut toutefois être trompeuse, car malgré ce qu'elle laisse entendre, les peuplements qualifiés de Vin peuvent avoir fait l'objet de récolte et avoir été appauvris sur le plan structural. Par exemple, Roy *et al.* (2009) estiment que pour les régions nommées ci-dessus, 29 à 58 % des aires forestières est occupée par des peuplements feuillus matures (équiens de plus de 70 ans) ou vieux inéquiens (Vin) et ce, bien que seulement 4 à 10 % des aires forestières soit occupée par des peuplements dont la surface terrière est supérieure à 28 m²·ha⁻¹.

Que la sélection des tiges soit basée sur une structure diamétrale particulière (ex. : ÉJ, CJPG) ou sur une gestion par superficies (ex. : CJT, CPI-TA), l'abondance absolue des arbres de fortes dimensions est diminuée par des coupes partielles. Il en va généralement de même pour l'abondance relative des arbres de fortes dimensions. En effet, certains traitements, comme l'ÉJ, permettent de maintenir ou d'augmenter la proportion des arbres de fortes dimensions. Deux entraves majeures au développement de très gros arbres vivants sont la fixation d'un diamètre optimal de récolte, c'est-à-dire un dhp au-delà duquel on ne laisse pas croître les arbres, ou la récolte de toute l'aire forestière sur une période plus courte que le temps nécessaire au développement et au maintien de gros arbres vivants (ex. : CJT, CPI-TA).

Plusieurs auteurs ont noté une baisse significative de l'abondance des arbres de fortes dimensions dans les forêts jardinées par rapport à des forêts non aménagées, et ce, souvent après une seule intervention

(Hale *et al.* 1999, moins de la moitié de tiges ≥ 50 cm; McGee *et al.* 1999, 82 % moins de tiges ≥ 25 cm; Angers *et al.* 2005, 43 % moins de tiges ≥ 40 cm; Poulin *et al.* 2010, 43 % moins de tiges ≥ 30 cm).

4.2.1.2 Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs

Deux études ont établi un lien direct entre l'abondance des arbres de fortes dimensions et celle de leurs espèces compagnes. Dans des érablières du nord-ouest du Nouveau-Brunswick, Poulin *et al.* (2010) ont observé que la densité des nids et le succès reproducteur chez le grimpereau brun étaient réduits de moitié à la suite de coupes de jardinage par pied d'arbre, par rapport à des forêts ayant fait l'objet de peu d'interventions dans le passé. Les auteurs associent la réduction de ces paramètres démographiques à la diminution de la densité de gros arbres dans les parcelles traitées (réduction de 43 % de la densité des tiges ≥ 30 cm, qui a passé de 136 à 77 tiges-ha⁻¹). Les gros arbres, dont l'écorce est souvent très texturée, supportent de plus grandes densités relatives d'invertébrés et constituent donc des sites d'alimentation optimaux pour le grimpereau. Les résultats de Poulin *et al.* (2008) laissent croire que le maintien d'habitats permettant la reproduction de grimpereau brun nécessite la préservation de zones d'un rayon de 80 à 100 m (~ 3 ha) comprenant une forte densité de gros arbres (densité ≥ 127 tiges-ha⁻¹ des tiges au dhp ≥ 30 cm) au sein de la matrice aménagée.

Toujours dans des érablières du nord-ouest du Nouveau-Brunswick, l'abondance (à l'échelle de l'arbre) de deux espèces de lichens du genre *Lobaria* était positivement corrélée au dhp des arbres inventoriés (Edman *et al.* 2008). Trois explications ont été avancées : tout d'abord, les gros arbres présentent une écorce plus grossière qui facilite l'établissement des propagules; ensuite, les gros arbres sont souvent les plus vieux, ce qui implique une fenêtre de temps plus grande pour la colonisation; finalement, la composition chimique de l'écorce des vieux arbres diffère de celle des arbres plus jeunes et favorise l'établissement des lichens (Gustafsson et Eriksson 1995). Les auteurs ont aussi noté une diminution significative de l'abondance et de la fertilité de lichens, qui serait associée à une surface terrière plus faible et, incidemment, à un couvert forestier plus ouvert dans les forêts jardinées par pied d'arbre, par rapport aux peuplements témoins.

Finalement, la diminution de l'abondance des gros arbres et la réduction des surfaces terrières ont des conséquences sur d'autres caractéristiques structurales, qui touchent à leur tour certains aspects de la biodiversité, et dont il sera question dans les sections suivantes. Par exemple, le recrutement de gros arbres à cavités, de gros chicots et de gros débris ligneux est tributaire de la présence de gros arbres vivants. Également, une grande surface terrière est habituellement corrélée à un couvert forestier relativement fermé (Edman *et al.* 2008).

4.2.2 Présence d'arbres à cavités

4.2.2.1 Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux

Plusieurs traitements sylvicoles (ex. : ÉJ, CJPG, CPI-CP) comportent parmi leurs objectifs celui d'assainir le peuplement et d'améliorer la qualité des tiges résiduelles, par la récolte prioritaire des tiges qui présentent des défauts (Bédard et Guillemette 2013; Guillemette *et al.* 2013; Raymond *et al.* 2013). Par conséquent, l'abondance de tiges présentant des cavités utilisables pour la faune est réduite à la suite de ces traitements (Kenefic et Nyland 2007).

On distingue en général les cavités de nidification, d'alimentation et de repos. La définition de ces catégories varie d'une étude à l'autre, mais dans le cadre de cette section, les études citées réfèrent surtout aux cavités utilisées pour la nidification.

Les résultats de presque toutes les études comparant des forêts aménagées par coupes de jardinage et des vieux peuplements feuillus convergent quant à l'abondance d'arbres à cavités ou des arbres présentant des défauts importants. En effet, on en dénombre généralement deux fois moins dans les peuplements jardinés. Au Michigan et au Wisconsin, Goodburn et Lorimer (1998) rapportent une diminution de moitié des gros arbres vivants ($d_{hp} > 45$ cm) qui présentent des cavités dans les érablières aménagées par jardinage ($5,2$ arbres- ha^{-1} en moyenne) par rapport à de vieux peuplements ($11,4$ arbres- ha^{-1} en moyenne), mais la grande variabilité observée entre les sites fait en sorte que la différence n'est pas significative. Au Minnesota, Hale *et al.* (1999) ont obtenu des résultats similaires, avec environ la moitié moins d'arbres vivants ($d_{hp} \geq 10$ cm) partiellement creux dans des érablières à tilleul jardinées (environ 6 % de tous les arbres) par rapport à de vieux peuplements (environ 12 % de tous les arbres). En Outaouais, Angers *et al.* (2005) ont comparé des forêts anciennes du réseau des écosystèmes forestiers exceptionnels à d'autres ayant subi une rotation de jardinage, et observé que la densité de tiges peu vigoureuses ou présentant des défauts majeurs (arbres visiblement creux, à cime partiellement morte, ou les deux) était plus de deux fois plus faible dans des forêts jardinées que dans les vieux peuplements (7,1 % et 16,4 % des arbres, respectivement). Seule l'étude d'Holloway *et al.* (2007), dans les forêts de feuillus tolérants du centre de l'Ontario rapporte que l'abondance absolue des arbres présentant des cavités de nidification diminue proportionnellement au prélèvement de la coupe de jardinage par pied d'arbre (31 %).

Dans les érablières, Goodburn et Lorimer (1998), Kenefic et Nyland (2007) et Holloway *et al.* (2007) ont tous noté qu'une très forte proportion (> 82 %) des arbres à cavités sont vivants, ce qui souligne la valeur écologique de ces tiges. Ils rapportent aussi que les cavités sont plus susceptibles de se retrouver dans de gros arbres (Goodburn et Lorimer 1998, Kenefic et Nyland 2007, Holloway *et al.* 2007), qui par ailleurs, sont davantage utilisés par la faune cavicole (Straus *et al.* 2011).

4.2.2.2 Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs

À notre connaissance, la seule étude qui ait évalué l'impact de coupes partielles en forêt feuillue sur des espèces associées aux arbres à cavité concernait des espèces excavatrices (cinq espèces de pics et la mésange à tête noire) et a été publiée par Straus *et al.* (2011). Après des coupes de jardinage (par pied d'arbre, par groupe d'arbres, et par trouée) qui prévoyaient la conservation de 6 arbres vivants à cavité par hectare, les auteurs ont observé peu de différences dans la densité et le succès reproducteur de ces oiseaux, par rapport aux observations faites dans des forêts témoins n'ayant pas subi d'aménagement depuis plus de 15 à 50 ans, et ce, malgré des baisses significatives (22 à 51 %) du nombre d'arbres « en déclin » (c.-à-d. de faible vigueur, avec défauts indicateurs de carie interne, ou les deux). Il est à noter que les pics sont des excavateurs primaires de cavités (c.-à-d. qu'ils créent eux-mêmes leurs cavités) qui utilisent aussi les chicots comme lieu de nidification. L'étude de la réponse des utilisateurs secondaires de cavités (oiseaux⁹ et mammifères¹⁰) serait probablement plus instructive, puisque ceux-ci dépendent des cavités naturelles et des cavités creusées par les excavateurs primaires. À notre connaissance, aucune étude n'a encore évalué l'abondance ou le succès reproducteur des utilisateurs secondaires de cavités à la suite de coupes partielles en forêt feuillue.

Les arbres vivants qui présentent des défauts ou des cavités constituent des habitats pour un cortège d'espèces associées à des arbres peu vigoureux ou à du bois en décomposition, notamment des insectes et des champignons saproxyliques (bien que ces espèces ne soient pas des espèces cavicoles à proprement parler) (Boulet 2003). Ces dernières constituent à leur tour des ressources alimentaires importantes pour d'autres espèces, notamment des oiseaux insectivores et des insectes mycophages.

4.2.3 Abondance, taille et degré de dégradation du bois mort

4.2.3.1 Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux

Les coupes partielles ne prévoient pas toujours des modalités relatives à la conservation du bois mort. Or, l'abattage des chicots et le prélèvement prioritaire des arbres défectueux, qui visent à minimiser le taux de mortalité dans le peuplement, influencent aussi la dynamique du bois mort.

Lors des opérations de coupe, particulièrement lorsque l'abattage est manuel, les chicots déjà présents sont souvent abattus, parfois parce que leur bois est encore transformable, mais le plus souvent pour des

⁹ Ex. : Hiboux et chouettes cavicoles, passereaux cavicoles, certains canards, etc. (voir Darveau et Desrochers 2001 pour une liste exhaustive).

¹⁰ Ex. : Chauves-souris, petits mammifères, raton-laveur, martre d'Amérique, etc. (voir Darveau et Desrochers 2001 pour une liste exhaustive).

questions de sécurité. Cette pratique contribue évidemment à réduire l'abondance de chicots, mais elle entrave aussi le processus de dégradation de ceux-ci et, par conséquent, elle réduit l'abondance de chicots en état avancé de dégradation. Le passage de la machinerie peut aussi écraser les débris ligneux en état avancé de dégradation.

Dans tous les types de coupes partielles où les tiges sont sélectionnées sur une base individuelle (sylviculture intensive) et non par gestion de superficies (ex. : ÉJ, CJPG, CPI-CP), l'objectif est de minimiser, à divers degrés, le taux de mortalité des tiges résiduelles. Par exemple, lors des traitements de jardinage par pied d'arbre ou par groupe d'arbres (CJPG), on récolte en priorité les tiges dont on appréhende la mort au cours de la prochaine rotation. Comme celles-ci constituent une source éventuelle de bois mort, une diminution de la quantité de bois mort sur pied et au sol est prévisible à court ou moyen terme. La même logique s'applique aux tiges qui présentent des défauts puisque le risque de mortalité de ces arbres est plus élevé que la moyenne (Fortin *et al.* 2008). Les enjeux liés à la présence de grosses tiges vivantes sont directement associés à la taille du bois mort. En effet, étant donné l'effet négatif des traitements sur l'abondance de grosses tiges, on peut s'attendre à observer une éventuelle diminution des gros débris ligneux.

Les études québécoises qui ont comparé l'abondance de bois mort de vieux peuplements feuillus et de peuplements jardinés ont été réalisées après une seule rotation de jardinage. Dix ans après une coupe de jardinage par pied d'arbre, Doyon *et al.* (1999, 2005) ont rapporté que la densité de chicots était significativement plus faible (40 % de moins) que dans les peuplements peu ou pas aménagés, mais que la densité des chicots au dhp > 25 cm n'avait pas diminué de manière significative, malgré une différence de 25 %. Douze ans après la coupe dans des peuplements jardinés, Angers *et al.* (2005) ont observé des baisses de densité de 11 % pour les chicots $\geq 9,1$ cm et de 82 % pour les chicots $\geq 49,1$ cm, mais ces différences n'étaient pas significatives. Cette absence de différence pourrait en partie être attribuable à une mortalité plus forte que prévue dans les peuplements jardinés (Bédard et Brassard 2002). En Ontario, Holloway *et al.* (2007) ont observé une réduction de la densité de chicots de 63 % après des coupes de jardinage par pied d'arbre.

Concernant le bois mort au sol, Angers *et al.* (2005) n'ont pas observé de différence significative entre les volumes présents dans des coupes de jardinage par pied d'arbre et des forêts anciennes. Doyon *et al.* (2005) ont observé des volumes moyens de débris ligneux 67 % plus grands dans des peuplements jardinés que dans des peuplements non aménagés. Dans tous les cas, les déchets de coupe (souvent de faible diamètre) constituaient une part importante du bois mort au sol.

L'influence cumulative des traitements de jardinage est cependant démontrée par trois études américaines qui ont noté des réductions importantes dans l'abondance de bois mort dans des peuplements de feuillus tolérants jardinés depuis plus d'une rotation, par rapport à de vieux peuplements. La réduction était particulièrement marquée pour le gros bois mort, avec des écarts allant jusqu'à 82 %.

En regard des chicots, Hale *et al.* (1999) rapportent une densité de chicots (dhp ≥ 10 cm) 29 % plus faible dans les forêts jardinées. Pour les plus gros chicots, les travaux de McGee *et al.* (1999) rapportent une diminution de 82 % des chicots au dhp > 25 cm, et Goodburn et Lorimer (1998) font état de baisses de 74 % des chicots au dhp ≥ 45 cm. En regard des débris ligneux, Hale *et al.* (1999) rapportent des volumes de bois mort au sol (diamètre ≥ 15 cm) 27 % plus faibles dans les forêts jardinées. Pour les plus gros débris ligneux, McGee *et al.* (1999) rapportent une réduction de 78 % des débris de diamètre > 25 cm, et Goodburn et Lorimer (1998) observent des baisses de 57 % pour les débris au diamètre ≥ 40 cm.

Chez les chicots en état avancé de dégradation, Goodburn et Lorimer (1998) et Angers *et al.* (données non publiées) ont mesuré des abondances relatives similaires dans des peuplements jardinés et de vieux peuplements, où respectivement 4 et 8 % des chicots étaient en état avancé de dégradation. McGee *et al.* (1999) rapportent des résultats plus préoccupants. Alors que les chicots en état avancé de dégradation comptaient pour 9 % de la surface terrière totale en chicots dans les vieux peuplements, aucun chicot ne correspondait à ce degré de dégradation dans les 6 peuplements jardinés échantillonnés. Holloway *et al.* (2007) rapportent par ailleurs que la coupe de jardinage par pied d'arbre influence particulièrement l'abondance des cavités d'alimentation, puisque ces dernières sont plus communes dans les chicots ayant atteint un stade de dégradation avancé.

L'abondance des débris ligneux en état avancé de dégradation semble être moins influencée par le jardinage. Malgré des volumes de débris ligneux généralement plus faibles (voir ci-dessus), l'abondance relative des débris ligneux en état avancé de dégradation est similaire ou plus grande dans les peuplements jardinés que dans les vieux peuplements. McGee *et al.* (1999) en ont mesuré environ 35 % dans les vieux peuplements comme dans les peuplements jardinés, alors que Hale *et al.* (1999) et Goodburn et Lorimer (1998) en ont mesuré 5 et 7 % plus dans les peuplements jardinés que dans les vieux peuplements, respectivement. Hale *et al.* (1999) suggèrent que les arbres creux, plus abondants dans les vieux peuplements, se décomposent plus rapidement, ce qui expliquerait leur moins forte représentation. Une autre explication potentielle serait que les portions creuses des tiges laissées sur place se retrouvent dans un état avancé de décomposition quelques années après le jardinage, au moment de l'échantillonnage.

4.2.3.2 Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs

Malgré l'influence généralement marquée du jardinage sur l'abondance de bois mort, les études de la biodiversité qui y est associée sont relativement peu nombreuses et ont pour la plupart été réalisées après un seul traitement. Elles montrent peu de différences entre les forêts aménagées et non aménagées.

À Duchesnay, Moore *et al.* (2002) ont comparé l'abondance d'espèces associées au sol et aux débris ligneux (millipèdes, carabes, collemboles, grillons, limaces, escargots, musaraignes, salamandres) après des coupes de jardinage par pied d'arbre de 6 ou 8 ans, par rapport à des peuplements témoins non aménagés, mais n'ont noté aucune baisse dans les peuplements jardinés. McKenny *et al.* (2006) en sont arrivés aux mêmes conclusions pour la salamandre rayée, un an et demi après des coupes de jardinage par pied d'arbre ou par petites trouées effectuées au Vermont. Les deux études attribuent le maintien à court terme des populations à la présence préalable de débris ligneux avant l'intervention, ou au fait que les déchets de coupe ont été laissés sur place lors des opérations. Pour leur part, McKenny *et al.* (2006) ont montré que la présence de salamandres était favorisée par les débris ligneux en état avancé de décomposition, qui constituent des habitats humides où les salamandres peuvent se réhydrater, se reproduire et se nourrir.

Dans des forêts feuillues du Wisconsin et du Michigan, Lindner *et al.* (2006) ont observé que deux espèces de champignons saproxyliques étaient deux fois plus abondantes dans les forêts anciennes que dans des forêts aménagées par coupe de jardinage. Ils suggèrent de considérer la présence de ces espèces comme un indicateur de sites présentant des caractéristiques de vieux peuplements. Le diamètre du bois mort ainsi que l'espèce d'arbre contribuent à expliquer l'occurrence de ces espèces de champignons. En comparaison avec ceux de petite taille, les gros débris ligneux procurent en effet un habitat dont les conditions d'humidité et de température sont plus stables. En contrepartie, l'abondance des salamandres est positivement corrélée à la densité de débris ligneux en état avancé de décomposition (McKenny *et al.* 2006), alors que le volume et la taille de débris ne sont pas de bons indicateurs. Cette étude porte à croire qu'un grand nombre de débris bien décomposés pourrait être plus favorable qu'un grand volume de débris ligneux formés de quelques gros débris. Ces exemples démontrent bien que chaque espèce utilisatrice de bois mort a des besoins particuliers. L'abondance de petits débris ligneux ne semble pas être influencée par l'aménagement, à cause de tous les déchets de coupe qui sont générés lors des opérations. Les aménagistes devront néanmoins demeurer attentifs, entre autres si la récolte de la biomasse ligneuse devenait plus fréquente.

Finalement, les débris ligneux en état avancé de dégradation constituent un substrat d'établissement très prisé par certaines espèces végétales, dont plusieurs espèces d'arbres comme le bouleau jaune (Dunn *et al.* 1983) et l'épinette blanche (Nienstaedt et Zasada 1990). Dans le cas du bouleau jaune, White *et al.* (1985) ont observé que 58 % des bouleaux jaunes de l'aire d'étude s'étaient au départ enracinés sur des débris ligneux (troncs, souches, etc.), alors que ce type de substrat ne couvrait que 12 % de la superficie du parterre. Ces résultats démontrent donc une distribution préférentielle des bouleaux jaunes sur les débris ligneux. On peut donc s'attendre à ce qu'une diminution de la disponibilité des débris ligneux puisse réduire la probabilité d'établissement d'espèces comme le bouleau jaune, pour lesquelles ce substrat est important. Des travaux récents au Québec (Lambert 2013) ont caractérisé les patrons d'établissement du bouleau jaune, en lien avec les lits de germination importants pour cette espèce (bois

mort avec ou sans mousse, sol minéral) dans des érablières à bouleau jaune du sud-ouest du Québec aménagées par coupes de jardinage (6 et 15 ans). Ces travaux ont notamment été motivés par la préoccupation au sujet des effets possibles d'une diminution des débris ligneux après une coupe de jardinage sur les patrons d'établissement du bouleau jaune.

4.2.4 *Trouées et ouverture du couvert*

4.2.4.1 **Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux**

Par définition, tous les types de coupes où des arbres dominants ou codominants sont prélevés engendrent une ouverture du couvert forestier. L'influence à court et moyen termes des coupes partielles sur l'ouverture du couvert forestier est bien documentée. À titre d'exemple, Beaudet et Messier (2002) ont mesuré (à l'aide de photographies hémisphériques prises à 5 m au-dessus du sol) une ouverture du couvert d'environ 12 % dans des coupes de jardinage récentes, comparativement à des peuplements témoins où l'ouverture était de l'ordre de 5 %. Doyon *et al.* (2005) ont mesuré une fermeture du couvert (feuillage à plus de 12 m) de 66 %, environ 10 ans après des coupes de jardinage par pied d'arbre lors desquelles 25 à 35 % de la surface terrière avait été récoltée. Angers *et al.* (2005) sont arrivés à des résultats similaires à ceux de Doyon *et al.* (2005), avec une fermeture de 68 % du couvert (feuillage appartenant à des arbres de $d_{hp} \geq 9,1$ cm), 12 ans après un traitement semblable.

Par contre, des peuplements de seconde venue issus de coupes totales, tels qu'on en rencontre en abondance dans le nord-est de États-Unis, ont tendance à être plus fermés que des vieux peuplements peu perturbés (ex. : 75 ans après la coupe dans Lorimer et Frelich 1994). Plusieurs auteurs ont également observé que les trouées étaient plus petites dans les peuplements de seconde venue que dans les forêts anciennes (Runkle 1991, Dahir et Lorimer 1996), probablement à cause des différences dans la dimension des houppiers, qui sont généralement plus grands dans les forêts anciennes.

À long terme cependant, le temps requis pour que le couvert forestier se referme et retrouve des caractéristiques similaires à celles des vieux peuplements est moins bien documenté. Beaudet et Messier (2002) ont observé la persistance plus grande d'une ouverture du couvert à 5 m de hauteur, dans des peuplements jardinés où la coupe avait été effectuée plus d'une décennie avant, que dans les peuplements témoins. Dans un article traitant de la restauration des caractéristiques structurales des forêts feuillues, Choi *et al.* (2007) estiment qu'il faut attendre de 50 à 70 ans pour que les tiges établies ou libérées lors de la création d'une trouée parviennent au niveau des arbres matures. Ces observations montrent donc que l'intervalle conventionnel entre les interventions de jardinage ne serait pas suffisamment long pour que le couvert forestier retrouve ses conditions originales de fermeture.

Dans le cas de la CJPG, le rapport de la surface terrière récoltée sur la durée d'une rotation (par exemple, prélèvement de 25 % de la surface terrière tous les 25 ans) peut sembler équivaloir à une

ouverture de 1 % par année, similaire au taux de formation des trouées documenté dans de vieux peuplements feuillus dominés par une dynamique des trouées. Cependant, le fait que ce prélèvement ne soit pas réparti dans le temps entraîne une pénétration synchrone de la lumière en sous-étage dans tout le peuplement traité. Les conditions microclimatiques (ex. : température, humidité, etc.) s'en trouvent modifiées, ce qui peut avoir une incidence tant sur la flore que sur la faune.

En plus du degré d'ouverture du couvert, la taille des trouées varie beaucoup selon qu'elles soient créées naturellement ou à la suite des interventions sylvicoles. Au Québec, deux études ont documenté la taille des trouées dans des vieux peuplements feuillus. À la réserve écologique de Tantaré (érablière à bouleau jaune), Payette *et al.* (1990) indiquent que la grandeur moyenne des trouées¹¹ était de 126 m², les trouées individuelles variant de 9 à 385 m² et la plupart mesurant moins de 200 m². En Outaouais, dans un secteur qui chevauche l'érablière à tilleul et l'érablière à bouleau jaune, Angers *et al.* (2005) rapportent que les trouées¹² mesuraient en moyenne 36,5 m² (fourchette de 2 à 154 m²). Les méthodologies différentes des deux études ne permettent pas de comparer directement les résultats. Il est cependant normal que les trouées définies par la canopée (Angers *et al.* 2005) soient plus petites que les trouées étendues (Payette *et al.* 1990).

Dans les forêts aménagées par jardinage, il est très difficile de délimiter les trouées selon la projection verticale des houppiers, puisqu'elles sont le plus souvent interconnectées. Les sentiers de débardage peuvent aussi être associés à d'étroites mais longues trouées, de forme généralement irrégulière, et difficilement mesurables. Selon une étude réalisée par Bédard et DeBlois (2010) dans une érablière à bouleau jaune des Hautes-Laurentides, des trouées de 175 m² (13) sont suffisantes pour que le bouleau jaune se régénère. Webster et Lorimer (2005), en se basant sur des études de tiges, concluent également que des trouées relativement petites (ex. : 200 m²) peuvent suffire pour permettre la régénération et l'accession éventuelle à l'étage dominant de tiges de bouleau jaune.

4.2.4.2 Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs

Les communautés végétales de sous-bois semblent très résilientes aux opérations de coupe, particulièrement aux coupes partielles. Bien que la coupe de jardinage puisse modifier la diversité et la composition de ces communautés, ainsi que l'abondance de certaines espèces, cette pratique semble généralement préserver l'intégrité de la composition en espèces végétales du sous-bois (Fredericksen *et al.* 1999, Falk *et al.* 2008). Trois ans après des coupes de jardinage par pied d'arbre et par groupe

¹¹ Trouées définies en fonction des patrons de croissance de la végétation environnante.

¹² Trouées définies selon la projection verticale des cimes des arbres qui la bordent.

¹³ Trouées définies par les troncs des arbres situés en bordure des trouées.

d'arbres (0,05 ha), Smith *et al.* (2008) ont cependant noté la perte de certaines espèces de plantes vasculaires de sous-bois, particulièrement celles associées aux vieux peuplements. Comme les autres traitements (témoins et traitement visant l'augmentation de la complexité structurale) présentaient aussi des pertes, les causes des pertes d'espèces observées demeurent incertaines (ex. : dynamique de population naturelle, fluctuations annuelles liées au climat, stress causé par les modifications environnementales dues à la coupe). Toutefois, le pourcentage d'espèces perdues était plus grand dans les coupes de jardinage par trouées (14,1 %) et dans les coupes de jardinage par pied d'arbre (7,3 %) que dans les peuplements témoins (4,5 %). Comme le taux de prélèvement était le même dans les deux traitements de jardinage, cette observation porte à croire que la configuration spatiale du prélèvement influencer la réponse des espèces.

Chez les oiseaux, l'ouverture soudaine du couvert forestier entraîne de fortes augmentations chez les espèces associées aux milieux ouverts ou aux lisières. Par exemple, 1 à 5 ans après une coupe de jardinage, Jobes *et al.* (2004) ont observé des abondances de bruant à gorge blanche et de paruline à flancs marron environ 5 fois plus fortes dans les parcelles traitées que dans les parcelles témoins. Holmes *et al.* (2012) rapportent que les espèces associées aux ouvertures sont toujours plus abondantes après 10 à 12 ans dans les parcelles jardinées que dans des parcelles témoins, mais que dans plusieurs cas, leur abondance a diminué par rapport aux observations faites 5 à 7 ans après la coupe. Jobes *et al.* (2004) indiquent que ces espèces tendent à retrouver des niveaux d'abondance similaires aux témoins, 15 à 20 ans après la coupe.

Pour la paruline couronnée, une espèce typiquement associée aux vieux peuplements feuillus au sous-bois dégagé et au couvert forestier fermé, toutes les études consultées concluent que l'espèce est beaucoup moins abondante après une coupe de jardinage, et que l'effet perdure dans le temps. Dans des forêts feuillues du nord-ouest du Nouveau-Brunswick, Bourque et Villard (2001) et Haché et Villard (2010) rapportent respectivement une diminution de l'abondance de la paruline couronnée de 36 et de 41 % par rapport aux témoins, dans les premières années qui ont suivi la coupe de jardinage. Le succès reproducteur des oiseaux était aussi affecté, avec une production de près de 3 fois moins d'oisillons par nid (Bourque et Villard 2001). Dix à 12 ans après jardinage, Holmes *et al.* (2012) rapportent une abondance moyenne 43 % plus faible dans les peuplements traités que dans les peuplements témoins. Finalement, Jobes *et al.* (2004) et Haché et Villard (données non publiées) ont observé que 15 à 20 ans après la coupe, l'espèce était toujours de 50 à 61 % moins abondante.

L'exemple de la paruline couronnée illustre bien que les modifications structurales liées à l'ouverture du couvert lors de coupes de jardinage perdurent, et que les rotations sont vraisemblablement trop courtes pour que ces caractéristiques structurales reviennent à leur état d'origine, davantage similaire à celui des vieux peuplements. Jobes *et al.* (2004) mentionnent qu'avec l'utilisation à grande échelle des traitements de coupes partielles en forêt feuillue, la rareté des forêts présentant un couvert fermé pourrait devenir un

facteur limitant pour certaines espèces associées à un tel type de couvert, et ce, particulièrement après plusieurs rotations.

Bourque et Villard (2001) et Haché et Villard (2010) expliquent le déclin de la paruline couronnée par la diminution de la qualité des habitats pour la nidification et l'alimentation, à la suite de la coupe de jardinage. Les invertébrés du sol, dont l'oiseau s'alimente, seraient moins abondants après la coupe de jardinage, notamment à cause des changements microclimatiques engendrés par la coupe. En effet, l'élimination d'une forte proportion du couvert forestier entraîne une hausse de la température du sol et une baisse de l'humidité de la litière forestière. Ces modifications peuvent à leur tour entraîner une diminution de l'abondance des espèces qui recherchent des conditions microclimatiques de sol frais et humide. Haché et Villard (données non publiées) ont noté que l'abondance d'invertébrés de la litière diminuait d'environ 19 % dans les peuplements traités par rapport aux peuplements témoins. Les gastéropodes et les coléoptères étaient particulièrement affectés, avec des réductions de 29 et de 33 %. En Ontario, Vance et Nol (2003) ont recensé 50 % moins de carabes dans les 3 premières années qui ont suivi des coupes de jardinage.

Aucune baisse de l'abondance de la faune invertébrée du sol n'a cependant été notée après des coupes de jardinage par pied d'arbre dans des forêts de feuillus tolérants de la région des Grands Lacs (Werner et Raffa 2000) et à Duchesnay (Moore *et al.* 2004). Moore *et al.* (2002), quant à eux, ont observé une diminution significative de 32 % de l'abondance des araignées capturées dans les peuplements jardinés que dans les peuplements témoins. Cette sensibilité serait expliquée par le fait que la composition des communautés d'araignées est fortement influencée par l'humidité de la litière (DeBakker *et al.* 2000).

Dans les années qui suivent la création de trouées, l'ouverture entraîne une augmentation de la température du sol et une moins grande capacité de la litière à retenir l'humidité, par rapport à des peuplements non traités (Harpole et Hass 1999). Ces modifications microclimatiques ont été invoquées pour expliquer la diminution importante de l'abondance de salamandres (jusqu'à 7 fois moins) après des coupes de jardinage formant des trouées d'environ 0,17 ha (Harpole et Hass 1999).

Les changements des conditions microclimatiques entraînés par l'ouverture du couvert à la suite de la coupe de jardinage influencent aussi certaines espèces de lichens. Les résultats d'une étude d'Edman *et al.* (2008), menée 5 à 9 ans après une coupe de jardinage par pied d'arbre dans des forêts feuillues du nord-ouest du Nouveau-Brunswick, montrent que *Lobaria quercizans* et de *L. pulmonaria* étaient respectivement 4 et 5 fois moins abondants dans les peuplements jardinés que dans des peuplements qui n'avaient subi qu'une coupe sélective légère, plus de 35 ans plus tôt. La fertilité des lichens survivants était aussi réduite; les lichens fertiles de *L. quercizans* et *L. pulmonaria* étaient, respectivement, 5 et 26 fois plus abondants dans les peuplements non aménagés. À l'échelle du peuplement, la surface terrière et la fermeture du couvert étaient les 2 facteurs affectant le plus l'abondance des lichens. La création de grandes ouvertures entraîne aussi une augmentation importante de la lumière en sous-

couvert, et cette exposition est souvent fatale pour ces organismes sensibles à la dessiccation. Les auteurs s'inquiètent des baisses importantes de l'abondance, et surtout, de la fertilité des lichens qui sont observées après un seul traitement, surtout dans un contexte où les traitements de jardinage sont appelés à être répétés régulièrement.

Poulin *et al.* (2010) invoquent également les modifications microclimatiques aux communautés d'invertébrés vivant dans l'écorce des arbres pour expliquer le déclin de la densité de grimpeaux bruns après la coupe de jardinage. Cette hypothèse reste cependant à tester.

4.2.5 Répartition du feuillage

4.2.5.1 Influence de l'aménagement sur les attributs structuraux

En sous-étage, la manière dont le feuillage est réparti dans l'espace (verticalement et horizontalement) est influencée par l'intensité et la répartition spatiale et temporelle des perturbations (Angers *et al.* 2005). Lors de coupes partielles, les trouées créées par le prélèvement des arbres laissent pénétrer la lumière bien au-delà de la superficie délimitée par la projection verticale de la cime des arbres situés à leur pourtour. À titre d'exemple, Canham (1988) a démontré qu'après la création d'une trouée de 5 m de rayon, l'environnement lumineux était modifié dans un rayon de 10 à 15 m. Avec des prélèvements de tiges sur l'ensemble de la superficie traitée (ex. : les CJ et CJP), l'augmentation de la disponibilité de la lumière résultant de la formation des ouvertures dans le couvert est susceptible d'être aussi perceptible dans une grande proportion du sous-étage. La régénération préétablie des espèces tolérantes à l'ombre pourrait dès lors répondre à cette augmentation indirecte de la luminosité en sous-étage. Ménard *et al.* (2002) ont exploré cette hypothèse à l'aide d'une approche par modélisation. Des résultats empiriques vont également dans le même sens. Par exemple, 12 ans après une coupe de jardinage par pied d'arbre, Angers *et al.* (2005) ont mesuré une densité de gaules d'espèces tolérantes à l'ombre 2 fois plus forte que dans de vieux peuplements. De manière similaire, Holmes *et al.* (2012) ont mesuré des densités de gaules 2 à 7 fois plus fortes qu'initialement, selon les sites, 10 ans après la coupe. Les résultats observés après une coupe partielle avec prélèvement relativement faible et uniforme sont assez similaires aux effets sur le sous-étage à la suite d'une perturbation naturelle comme le verglas (Beaudet *et al.* 2007a,b).

Le développement de cette cohorte de régénération peut entraîner la formation d'une strate de feuillage dense qui intercepte la lumière et qui induit des conditions lumineuses beaucoup plus sombres et plus homogènes en dessous (Beaudet *et al.* 2004, Angers *et al.* 2005, Royo et Carson 2006). Angers *et al.* (2005) ont d'ailleurs observé que le recouvrement du feuillage sous la strate correspondant à la cohorte de régénération libérée par la coupe était plus homogène, c'est-à-dire que la densité de feuillage dans la strate de moins de 2 m présentait moins de variabilité à l'échelle du peuplement. En contrepartie, Doyon (2000) n'a pas observé de différence dans l'hétérogénéité horizontale du feuillage entre des peuplements aménagés par coupe de jardinage par pied d'arbre et des peuplements non aménagés. Ces résultats

pourraient s'expliquer par un prélèvement moins intense dans les sites de l'étude de Doyon (2000) (15 à 30 % de la surface terrière) que dans ceux échantillonnés par Angers *et al.* (2005) (25 à 35 % de la surface terrière).

4.2.5.2 Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs

La formation d'une strate de feuillage dense en sous-étage peut nuire à l'établissement et à la survie de la régénération des espèces peu tolérantes à l'ombre, voire même d'espèces tolérantes, lorsque les conditions lumineuses sont très sombres (Lorimer *et al.* 1994, Beaudet *et al.* 1999, 2004). En effet, Beaudet *et al.* (2004) ont observé qu'après la formation d'un tel sous-étage dans certains secteurs de peuplements jardinés, même les semis d'érable à sucre – une espèce pourtant très tolérante à l'ombre – étaient moins abondants qu'ailleurs dans les peuplements.

L'exemple de la paruline bleue, un passereau associé à une strate arbustive très dense, est très représentatif de l'influence que peut avoir la forte réponse de la végétation souvent associée à l'ouverture du couvert lors de coupes partielles. Bourque et Villard (2001) ont observé que la densité moyenne des populations de l'espèce pouvait presque doubler par rapport à des peuplements témoins, au cours des premières années qui suivent des coupes de jardinage, bien que le succès reproducteur de l'espèce soit demeuré similaire dans les deux traitements. Toutefois, l'augmentation de l'abondance de la paruline bleue semble n'être que temporaire. En effet, dans des coupes de jardinage plus vieilles (de 15 à 20 ans) et dans lesquelles la régénération avait dépassé le stade arbustif, l'abondance de la paruline bleue dans les sites coupés moins que la moitié de celle dans les sites témoins (Jobes *et al.* 2004). L'abondance de cette espèce est donc tributaire du développement de la strate de régénération suite aux coupes de jardinage.

4.2.6 Composition en espèces

4.2.6.1 Influence de l'aménagement sur la composition en espèces de la strate arborescente

Rappelons que pour les domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer, de l'érablière à tilleul et de l'érablière à bouleau jaune, les enjeux potentiels liés à la composition incluent : la raréfaction des peuplements mixtes; la raréfaction de l'épinette blanche, de l'épinette rouge, de la pruche du Canada, du thuya occidental, des pins (notamment le pin blanc), du chêne rouge, des espèces compagnes de l'érablière, ainsi qu'une diminution du bouleau jaune; l'introduction d'espèces exotiques; l'envahissement par les feuillus intolérants, le sapin baumier et le hêtre à grandes feuilles; ainsi que l'enrésinement par voie de plantation (voir le tableau 9 dans Jetté *et al.* 2013a). Ces nombreux enjeux résultent directement ou indirectement de l'historique d'aménagement forestier que ce soit, par exemple, par le biais de la récolte massive de certaines espèces (ex. : pin blanc) ou par l'effet indirect des coupes forestières qui ont

pu créer des conditions excessivement favorables, ou au contraire, défavorables, au développement de certaines espèces.

4.2.6.2 Influence de l'aménagement sur des espèces associées à ces attributs

En plus d'influencer la diversité structurale des peuplements, la composition en espèces des peuplements influence les habitats disponibles pour la faune et la flore des forêts. Les espèces compagnes favorisent la complexité structurale et peuvent jouer un rôle clé pour certaines espèces.

En regard de la biodiversité, on pense souvent d'emblée à l'importance de certaines espèces d'arbres fruitiers comme source d'alimentation pour la faune (Jetté *et al.* 2012b).

Les arbres jouent aussi des rôles clés en tant qu'habitats, notamment en tant que substrat d'établissement, d'alimentation et de nidification. Par exemple, dans les forêts feuillues tempérées, les lichens du genre *Lobaria* se développent particulièrement sur l'écorce de l'érable à sucre (Edman *et al.* 2008). De plus, le type d'écorce peut influencer les communautés d'invertébrés qu'elle abrite. Goodburn et Lorimer (1998) ont aussi noté que les gros chicots de bouleau jaune étaient particulièrement susceptibles de développer des plaques d'écorce qui se décollent de l'arbre et forment des sites de nidification pour les grimpeaux bruns ainsi que des sites de repos pour les chauves-souris. Bien qu'ils ne représentent généralement qu'une faible proportion de la surface terrière, les conifères peuvent jouer un rôle excessivement important. À titre d'exemple, les chicots de sapin dont l'écorce se décolle représentent un substrat de nidification que favorise le grimpeau brun, une espèce associée aux vieux peuplements (Poulin *et al.* 2010). Finalement, les résultats de Lindner *et al.* (2006) donnent à croire que l'espèce d'arbre influence les espèces de champignons qui croissent sur le bois mort. Les auteurs estiment que la raréfaction de certaines espèces due à l'aménagement pourrait modifier l'abondance de leurs espèces compagnes.

4.3 Conclusion concernant l'influence des coupes sur les attributs structuraux et les espèces associées

Aucune étude recensée n'a identifié les coupes partielles pratiquées en forêt feuillue comme la cause de raréfaction d'espèces animales ou végétales à statut précaire associées aux vieux peuplements feuillus. Cependant, très peu d'espèces ont été étudiées, notamment parmi les plantes vasculaires, les insectes et les chauves-souris, et les études ont porté surtout sur la coupe de jardinage, soit celle modifiant le moins les caractéristiques d'habitats.

Davantage d'études ont porté sur l'influence des coupes sur les attributs structuraux des peuplements feuillus. Les attributs structuraux sélectionnés dans le cadre de cette revue couvrent, à notre connaissance, la majorité des éléments d'habitat susceptibles d'être modifiés par les coupes partielles, et

qui peuvent à leur tour influencer les espèces associées aux arbres. De façon générale, l'abondance des attributs typiques des vieux peuplements feuillus peu perturbés diminue de 0 à 80 % dans les peuplements aménagés par la coupe de jardinage. Chez les espèces étudiées aux attributs des vieux peuplements, ces pertes entraînent aussi des réponses très variables, allant du *statu quo*, indiquant une forte résistance, à des diminutions d'abondance de 80 %. Des baisses de succès reproducteur ont été documentées chez 3 espèces, dans des proportions allant du tiers à 96 % dans les peuplements jardinés.

Si aucune espèce n'est directement menacée de disparition par les coupes partielles effectuées en forêt feuillue, la persistance à moyen et à long termes de ces espèces demeure préoccupante. En effet, certaines espèces ont vu leurs effectifs diminuer, de manière temporaire ou parfois prolongée, à la suite de coupes partielles (ex. : paruline couronnée, grimpereau brun, lichens du genre *Lobaria*). Si les traitements n'ont pas pour effet de faire disparaître ces espèces, ils en ont à tout le moins grandement diminué l'abondance. La question du succès reproducteur est aussi particulièrement préoccupante, puisque les résultats indiquent que les forêts jardinées comptent non seulement moins d'individus de ces espèces, mais surtout que ceux-ci se reproduisent moins efficacement, ce qui touche la base de la démographie locale des espèces sur une plus longue période.

Chapitre cinq

Mesures visant le maintien et la restauration de certaines caractéristiques structurales

5.1 Traitements sylvicoles pour maintenir et restaurer la complexité structurale des peuplements

Au cours de la dernière décennie, on a pu noter un intérêt croissant à développer des approches et des interventions sylvicoles permettant de maintenir et de restaurer la complexité structurale des peuplements forestiers (Bauhus *et al.* 2009). Cet intérêt est basé sur l'hypothèse implicite qu'une approche active (c.-à-d. impliquant de poser des actions sylvicoles) serait plus efficace et rapide pour restaurer la complexité structurale qu'une approche passive (c.-à-d. sans aménagement des peuplements). D'après Keeton (2006), cette hypothèse reste encore à vérifier.

De plus, l'intérêt pour une approche active de restauration dépend du contexte écologique et économique (ex. : composition et productivité des forêts), du mode de tenure (ex. : dominance des propriétés privées de faible superficie dans le nord-est des États-Unis vs importance des forêts publiques au Québec), de l'état des marchés, de la proximité des usines et de la demande pour différents produits (ex. : pour la pâte). Ainsi, des propositions d'interventions sylvicoles visant à restaurer la complexité structurale des forêts feuillues qui pourraient être intéressantes dans certains contextes (ex. : Keeton 2006, Hanson *et al.* 2012), peuvent ne pas être réalistes, en pratique, dans le contexte québécois. On note, par exemple, dans un rapport de mission rédigé après une visite des dispositifs décrits dans Keeton (2006), que les sites étudiés étaient très facilement accessibles et que la qualité des tiges étaient grande¹⁴, ce qui rendait rentable la récolte même d'un faible volume; ce pourrait ne pas être le cas dans plusieurs secteurs québécois (MRNF 2011). Dans Hanson *et al.* (2012), on mentionne que pour des sites de feuillus nordiques au Michigan et au Wisconsin (pour lesquels plusieurs variantes d'approches sylvicoles de restauration structurale ont été simulées – voir la section 5.1.3), la surface terrière minimale à récolter pour qu'une coupe soit rentable est de 4,6 m²·ha⁻¹. En forêt feuillue, sur les terres du domaine de l'État au Québec, ce seuil est généralement plus élevé, soit d'environ 7 m²·ha⁻¹. Ces différences sont attribuables à plusieurs facteurs, notamment une qualité de tiges et une productivité des sites qui tendent à être plus

¹⁴ De plus, des tiges de chêne rouge de qualité déroulage étaient présentes dans certains des peuplements, facilitant l'atteinte d'une certaine rentabilité, malgré le faible volume récolté (MRNF 2011).

faibles, et des distances de transport souvent plus grandes. Malgré tout, une variété d'études peuvent aider à cibler des éléments pertinents dans le contexte particulier de l'aménagement des forêts feuillues sur le territoire québécois.

On remarque trois différentes façons d'aborder la question des traitements sylvicoles visant à maintenir et restaurer la complexité structurale : *i*) des propositions plutôt générales et théoriques (ex. : Bauhus *et al.* 2009); *ii*) des essais sur le terrain de nouveaux traitements sylvicoles (ex. : Keeton 2006, Saunders et Wagner 2008) et *iii*) des études de modélisation des effets projetés de différents traitements sylvicoles (ex. : Buongiorno *et al.* 1994, Keeton 2006, Hanson *et al.* 2012). Ces trois approches sont complémentaires et ont tout avantage à être utilisées conjointement (ex. : avec boucles de rétroaction permettant aux résultats de l'une d'alimenter le développement d'une autre). Dans tous les cas, les essais sylvicoles devront être accompagnés d'un suivi afin de vérifier l'atteinte des effets escomptés. L'étape du suivi (pour laquelle les variables et indices proposés dans le présent document pourront être utiles) est également essentielle afin de développer l'état des connaissances et alimenter en données de base les études ayant recours à la modélisation.

5.1.1 Principes généraux proposés

Une des approches proposées pour restaurer la complexité structurale des peuplements aménagés consiste à allonger les périodes de révolution (*extended rotation forestry*, Silver *et al.* 2013). Cette approche est considérée comme un moyen de favoriser le développement de caractéristiques structurales typiques des vieilles forêts, comme la présence d'arbres de fortes dimensions, l'augmentation du nombre de classes de diamètre représentées et l'atteinte de grandes surfaces terrières. Dans un aménagement avec des coupes partielles (coupe de jardinage ou coupe progressive irrégulière), elle équivaut à allonger la période entre deux coupes dans le peuplement.

La pratique d'une ou de plusieurs éclaircies dans le but d'imiter le processus d'autoéclaircie a aussi été proposée comme moyen d'accélérer le développement de tiges de fortes dimensions¹⁵ (Silver *et al.* 2013). Choi *et al.* (2007) ont aussi utilisé la modélisation pour évaluer l'efficacité de ce type de traitement pour restaurer une structure se rapprochant davantage de celle des forêts anciennes (voir la section 5.1.3).

En forêt feuillue, Keeton (2006) a proposé que l'utilisation d'une distribution diamétrale de type sigmoïde inversée, plutôt que la distribution exponentielle négative, serait un moyen durable (c.-à-d. pouvant être

¹⁵ Projet en cours à la DRF intitulé *Expérimentation de l'éclaircie jardinatoire en forêt feuillue*, F. Guillemette, chercheur principal.

maintenue dans le temps) de favoriser l'accroissement des tiges de fort diamètre et d'accommoder la présence de bonnes densités de petites tiges.

Les autres options sylvicoles envisageables sont de diminuer l'intensité du prélèvement, d'augmenter le diamètre maximal laissé après la coupe (Keeton 2006, Hanson *et al.* 2012), ou de préserver des arbres à perpétuité de façon à leur permettre d'atteindre leur âge et leur taille maximaux (Hanson *et al.* 2012).

5.1.2 Expérimentation sur le terrain

Au Vermont, Keeton (2006) a mis en place un dispositif expérimental pour comparer plusieurs traitements sylvicoles, dans un contexte où le paysage forestier s'était reconstitué après des décennies de pâturages et de coupes totales à la fin du XIX^e siècle, qui avaient pratiquement fait disparaître les vieilles forêts du paysage. L'étude a été réalisée dans des peuplements feuillus (érable à sucre, hêtre et bouleau jaune) avec une composante résineuse de pruche et d'épinette rouge. Avant la coupe, les peuplements atteignaient des surfaces terrières allant de 31,4 à 35,6 m²·ha⁻¹. Différents traitements ont été comparés, soit du jardinage par pied d'arbre, du jardinage par trouées et un traitement d'amélioration de la complexité structurale. Les traitements de jardinage ont été appliqués en utilisant un facteur q de 1,3 et un diamètre maximal de 60 cm, tout en visant une surface terrière résiduelle d'environ 18 m²·ha⁻¹. Le traitement d'amélioration de la complexité structurale était basé sur une distribution de diamètre de type sigmoïde inversée, appliquée en utilisant un facteur q variable selon la dimension des tiges (q de 2,0 pour les plus petites tiges, q de 1,1 pour les moyennes tiges et q de 1,3 pour les tiges de plus fort diamètre). Des interventions de dégagement des tiges sur 2, 3 ou 4 faces ont également été pratiquées de façon à accroître le développement du houppier et la croissance des gros arbres. Certaines tiges ont été annelées afin d'en entraîner la mort et favoriser la création de chicots et la production éventuelle de débris ligneux. De plus, des tiges ont été volontairement renversées de façon à créer des débris ligneux tout en recréant les microsites typiques de buttes de chablis (*tip-up mounds*). Les résultats empiriques présentés dans Keeton (2006) illustrent les effets à court terme des traitements sur différents aspects de la structure des peuplements, notamment la structure diamétrale après la coupe, le pourcentage de fermeture du couvert et le volume de débris ligneux. Keeton (2006) a également modélisé l'effet à plus long terme des traitements à l'étude (voir la section 5.1.3).

Bien que les résultats aient été obtenus dans un tout autre type d'écosystème que la forêt feuillue nordique (c.-à-d. dans des peuplements de *Pinus resinosa* au Minnesota), mentionnons que Silver *et al.* (2013) ont observé qu'un aménagement avec des interventions d'éclaircies contribuait à accélérer le développement de la complexité structurale d'un peuplement par rapport à d'autres de seconde venue qu'on laissait évoluer sans intervenir. Dans cette étude, la complexité structurale a été évaluée à l'aide d'analyses multivariées prenant en compte plusieurs variables structurales. Toutefois, les peuplements soumis à un aménagement avec une révolution allongée et une séquence d'éclaircies ne comportaient

pas autant de débris ligneux et de chicots que les forêts anciennes étudiées en comparaison. En fait, ils en comportaient même moins que les peuplements de seconde venue laissés sans intervention. Les auteurs concluent que les opérations nécessaires aux traitements d'éclaircie pratiqués dans le scénario avec les rotations allongées ont pu contribuer à détruire des débris ligneux et faire tomber des chicots, en plus de récolter prioritairement les arbres défectueux les plus susceptibles de générer des chicots et des débris ligneux. Selon eux, des mesures spéciales seront nécessaires pour restaurer l'abondance des débris ligneux et des chicots dans les peuplements soumis aux traitements de restauration structurale. C'est un bel exemple de cas où une intervention (donc le recours à une approche active) comporte des bénéfices mais entraîne également des effets non désirés, dans un contexte de restauration de la complexité structurale.

Finalement, dans Saunders et Wagner (2008), on trouvera des résultats portant sur plus de 40 ans de suivi après des traitements sylvicoles tels que des coupes à blanc, des coupes à diamètre limite, du jardinage par pied d'arbre effectué sur de très courtes rotations (5 ans) et des coupes progressives appliquées en 3 étapes, le tout comparé à des forêts non aménagées. L'étude a été menée à la forêt expérimentale de Penobscot, dans le Maine, dans des peuplements mélangés. Les traitements sylvicoles étudiés n'ont pas été conçus à l'origine dans un but de restaurer la complexité structurale. Toutefois, les auteurs se sont intéressés aux effets de ces divers traitements sur plusieurs composantes structurales, y compris les patrons spatiaux de répartition des gaules et des arbres adultes, l'entremêlement des espèces (section 3.2.9), la différenciation des hauteurs (section 3.2.8) et la complexité structurale mesurée à l'aide de l'indice de complexité développé par Zenner et Hibbs (2000) (section 3.2.1). De plus, les suivis ont été effectués sur plusieurs décennies, et donc, sur plusieurs rotations dans le cas de certains traitements comme le jardinage. Les résultats pourront aider à élaborer de nouveaux traitements sylvicoles visant à restaurer la complexité structurale des peuplements.

Au Michigan, Gronewold *et al.* (2010) ont fait varier la surface terrière résiduelle après une coupe de jardinage (de 11,5 à 20,7 m²·ha⁻¹), ainsi que la période de rotation (5 à 15 ans), dans des peuplements dominés par l'érable à sucre qui ont été suivis pendant 57 ans. Leurs résultats montrent clairement que la surface terrière résiduelle, et donc l'intensité du prélèvement, avait un effet majeur sur les caractéristiques structurales des peuplements. Conformément aux attentes, moins la coupe était forte et plus ses caractéristiques structurales demeuraient semblables à celles d'un peuplement non aménagé.

5.1.3 Modélisation

En complément aux essais sylvicoles sur le terrain décrits précédemment, Keeton (2006) a eu recours à 2 modèles de simulation (NE-TWIGS et la variante de FVS adaptée pour la région du nord-est des États-Unis) pour projeter sur 50 ans le développement des peuplements résultant de l'application des traitements en question. L'approche par modélisation s'est avérée utile pour déterminer l'évolution

possible de la surface terrière et de la proportion de tiges de fortes dimensions, l'accroissement des tiges individuelles et du peuplement, ainsi que l'évolution de la distribution diamétrale après les différents traitements sylvicoles. Par exemple, les résultats indiquent que 50 ans après la coupe, une surface terrière de $34 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ serait atteinte après un traitement d'amélioration de la complexité structurale, alors que la surface terrière n'atteindrait que $26 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ à la suite des variantes de jardinage. Cette différence était principalement attribuable à la surface terrière résiduelle beaucoup plus grande laissée après le traitement d'amélioration de la complexité structurale. L'accroissement des tiges individuelles ne différait pas entre les 2 types de coupe. Comme prévu, le recrutement de tiges de fort diamètre ($\text{dhp} > 50 \text{ cm}$) était plus important après le traitement d'amélioration de la complexité structurale. Les résultats des simulations ont aussi indiqué que la distribution diamétrale de type sigmoïde inversée pouvait se maintenir dans le temps. Finalement, l'approche de modélisation a permis d'évaluer la sensibilité des résultats obtenus à des variations dans les modalités d'application des traitement (ex. : variation du diamètre maximal laissé après la coupe).

Hanson *et al.* (2012), quant à eux, ont eu recours exclusivement à une approche par modélisation avec le modèle CANOPY de simulation spatialement explicite, par tiges individuelles, étalonné pour des forêts feuillues du nord du Wisconsin. Leur objectif était de comparer le jardinage par pied d'arbre¹⁶ à une vingtaine de variantes de coupes partielles ayant pour objectif de maintenir et de restaurer des caractéristiques de forêt ancienne. Les modalités suivantes ont été testées : augmentation du diamètre maximal retenu de 60 à 70 cm ou 80 cm; recours à des trouées de 250 et 450 m^2 dans le cadre d'une coupe de type CJPG; conserver des arbres en réserve¹⁷ à des densités de 7, 15 ou 22 arbres·ha⁻¹; application des mesures visant à créer des débris ligneux et chicots (ex. : annelage); conservation de tous les bouleaux jaunes et des pruches (espèces en raréfaction dans la région); et recours à différentes variantes de coupes de type « multi-cohortes ». Les simulations ont été faites sur 300 ans et les résultats ont été examinés à 60 et à 300 ans. Toutes les variantes de coupes partielles engendraient une diminution du rendement de l'ordre de 9 à 55 %. Les simulations ont fait ressortir plusieurs points intéressants. D'une part, des modalités de récolte parfois très différentes permettaient souvent d'arriver à des résultats similaires. Par exemple, le fait d'augmenter le diamètre maximal de 60 à 70 cm avait le même effet que le fait de préserver à perpétuité 15 arbres·ha⁻¹. L'augmentation du diamètre maximal à 80 cm avait des effets similaires à ceux du traitement dans lequel 22 arbres·ha⁻¹ étaient préservés. De même, ces traitements avaient des effets similaires à celui dans lequel tous les bouleaux jaunes et toutes les pruches étaient conservés, mis à part le fait que ce dernier traitement générait davantage de débris

¹⁶ Le traitement considéré comme standard était un jardinage par pied d'arbre avec une surface terrière résiduelle de $20 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$, un dhp maximal de 60 cm et un facteur q de 1,3.

¹⁷ Au moment de leur sélection, ces arbres mesuraient de 30 à 50 cm de dhp . Ils sont conservés à perpétuité et sont remplacés par d'autres lorsqu'ils meurent.

ligneux. Les traitements impliquant une hausse du diamètre maximal à 70 ou 80 cm, de même que celui dans lequel les bouleaux jaunes et les pruches étaient conservés, permettaient de générer des structures de diamètre similaires à celles de forêts anciennes de la région¹⁸.

Dans une étude antérieure effectuée avec ce même modèle CANOPY, Choi *et al.* (2007) ont testé l'efficacité de 3 intensités éclaircie pour accélérer le développement de certaines caractéristiques structurales typiques de forêts anciennes, dans des peuplement de feuillus nordiques. Les traitements ont été appliqués à 3 reprises, à des intervalles de 15 ans, dans 2 types de peuplement, soit un peuplement relativement jeune et de structure équienne et un peuplement plus âgé de structure inéquienne¹⁹. Vingt pourcent des tiges coupées ont été laissées sur le parterre forestier pour favoriser la rétention de débris ligneux. Les résultats ont démontré que les traitements d'éclaircie ont effectivement accéléré le développement des caractéristiques structurales typiques de vieilles forêts (ex. : augmentation de la proportion de la surface terrière chez les arbres de fortes dimensions) dans le peuplement plus jeune, mais que les effets étaient plus mitigés dans le peuplement plus vieux.

5.2 Stratégie proposée pour restaurer et accélérer le développement de la complexité structurale des peuplements feuillus au Québec

Récemment, au Québec, une stratégie visant à maintenir, restaurer et accélérer le développement de la complexité structurale des peuplements feuillus a été proposée par le sous-groupe de travail sur l'aménagement écosystémique en forêt feuillue (SGTAEFF 2012), et incorporée dans Jetté *et al.* (2013b). Cette stratégie préconise d'orienter les interventions de façon à favoriser le maintien et le développement de composantes importantes de la structure comme la présence d'arbres de fortes dimensions et une grande surface terrière à l'échelle du peuplement. Pour les forêts s'approchant du stade de vieux peuplement, les traitements sylvicoles les plus appropriés seraient des variantes du jardinage et de la coupe progressive irrégulière, lors desquels on s'assurait de conserver une proportion minimale de surface terrière en grosses tiges. Dans les peuplements jardinés ou irréguliers d'allure jardinée, une variante d'éclaircie jardinatoire (ÉJ) pourrait contribuer au développement de gros et de très gros arbres, tout en favorisant l'évolution de ces peuplements vers un stade de structure plus complexe. Le tout serait effectué en n'ayant recours qu'à un prélèvement relativement faible. Si toutefois le prélèvement devait être plus important, on suggère d'avoir recours à des variantes de coupe de jardinage (CJ) ou de coupe de jardinage par trouées (CJT) ou à des coupes progressives irrégulières à couvert permanent (CPI-CP), avec l'objectif de maintenir la catégorie structurale dans ces peuplements. Des recommandations sont

¹⁸ Selon la classification régionale, les forêts anciennes sont définies, entre autres critères, comme celles dont les tiges au dhp > 46 cm comptent pour plus de ≥ 45 % de la surface terrière totale.

¹⁹ Le dhp des arbres dominants était de 28 et 33 cm, respectivement, dans chacun de ces peuplements.

également formulées pour les peuplements à des stades de développement plus précoce (ex. : stade de régénération ou intermédiaire), notamment au sujet des travaux d'éducation (ex. : nettoyage, dégagement, éclaircie précommerciale). Par ailleurs, on recommande de ne pratiquer les coupes de rajeunissement que dans les peuplements présentant des problèmes importants de composition.

Bien que plusieurs caractéristiques structurales soient généralement associées à la présence de grosses tiges et d'une grande surface terrière (ex. : couvert forestier relativement fermé, étagement du feuillage plus hétérogène), plusieurs attributs structuraux clés ne sont pas directement abordés dans la stratégie de restauration proposée, bien que Jetté *et al.* (2013b) en fassent brièvement mention à la section 6.1.2.5 de leur document. Les indications suivantes complètent l'information au sujet de ces attributs structuraux qui devraient être maintenus en tant que legs biologiques au sein de la matrice forestière aménagée. Ces mesures peuvent en général être appliquées pour tous les types de coupes partielles.

5.3 Mesures complémentaires pour le maintien et la restauration de caractéristiques structurales spécifiques

5.3.1 Arbres moribonds et arbres vivants à cavités

Dans ses *objectifs de protection et de mise en valeur des ressources du milieu forestier* (OPMV), le Ministère proposait de conserver, au sein des parterres aménagés par jardinage, de gros arbres moribonds dont la surface terrière couvrirait au minimum $1 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ (MRNFP 2005), soit l'équivalent d'environ $8 \text{ arbres} \cdot \text{ha}^{-1}$ au dhp $\geq 40 \text{ cm}$.

Cette recommandation est liée à la classification MSCR en vigueur, et pour laquelle les marteleurs sont formés. Or, malgré la valeur écologique des arbres moribonds (c.-à-d. les arbres classés « M » dans la classification MSCR, et de qualité « pâte »), on pourrait tirer davantage profit de cette mesure en remplaçant la notion d'arbres moribonds par celle d'arbres à cavités. Ces derniers peuvent généralement être utilisés par des espèces associées aux arbres moribonds. En effet, les arbres à cavités présentent souvent, eux aussi, des portions de tige affectées par des champignons de carie ayant mené à la création de cavités naturelles ou ayant favorisé l'excavation par des excavateurs primaires. De plus, si les arbres à cavités étaient conservés sur une base permanente, ils permettraient un recrutement éventuel de bois mort.

Présentement, l'identification des arbres à cavités ne fait pas l'objet d'une formation spécifique chez les marteleurs, mais il est probable que plusieurs d'entre eux sachent reconnaître les signes de la présence de cavités utilisables par la faune. Les modalités d'identification et de sélection des arbres à cavités développées en Ontario pourraient servir de document de référence sur la question (OMNR 2010). Dans cette province, le ministère des Richesses naturelles exige la rétention d'un minimum de 10 arbres à

cavités vivants par hectare, préférablement de gros diamètre ($d_{hp} \geq 38$ cm) (OMNR 2010). Les critères de sélection sont basés sur la vigueur et le dhp des tiges, la longévité de l'espèce, le type de cavité, les traces d'utilisation, la répartition spatiale des tiges et la contribution à d'autres bénéfices pour la faune (ressources alimentaires, cime supportant des nids de rapaces, etc., OMNR 2004). Dans les secteurs où la densité d'arbres à cavités n'est pas suffisante, on recommande de sélectionner des tiges qui présentent un fort potentiel de développement de cavités. En analysant des données du réseau ontarien de placettes permanentes, Holloway *et al.* (2007) ont aussi développé une grille de sélection des arbres les plus susceptibles de présenter ou de développer des cavités, sur la base de la taille, de l'espèce et du statut des tiges (vivantes vs mortes; intermédiaire, codominante ou dominante).

Comme les cavités sont plus susceptibles de se retrouver dans de gros arbres, toutes les mesures visant à augmenter la proportion de grosses tiges (ex. : Jetté *et al.* 2013b) peuvent contribuer à réduire les écarts observés entre les peuplements vieux et aménagés.

On peut toutefois se demander si des tiges devraient être identifiées pour être préservées à chaque rotation, ou si elles devraient être sélectionnées sur une base permanente pour permettre, éventuellement, d'en identifier de nouvelles à mesure que les premières mourront. La désignation d'arbres à préserver à perpétuité comporte des avantages. Chez ces tiges, surtout s'il s'agit de tiges vigoureuses (c.-à-d. présentant une couronne saine et un potentiel de survie élevé jusqu'à la prochaine intervention), des cavités pourraient se développer avec le temps, ce qui assurerait localement le maintien des espèces qui leur sont associées, particulièrement celles à potentiel de dispersion limité.

L'objectif de conserver des arbres à cavités peut, au premier abord, sembler incompatible avec ceux d'assainissement des peuplements et d'amélioration de la qualité des tiges qui sont propres aux traitements sylvicoles prévus en forêt feuillue. Dans le cadre d'un aménagement écosystémique, ces objectifs peuvent cependant être complémentaires. Par exemple, on pourrait décider de concentrer la récolte dans l'espace en dégageant prioritairement les tiges d'avenir, tout en conservant des arbres présentant des défauts, idéalement des cavités, dans le reste de la matrice (CERFO 2011; G. Lessard, comm. pers.).

5.3.2 Bois mort (*chicots et débris ligneux*)

D'un point de vue d'aménagement, le bois mort peut être déjà présent sous la forme de chicots et de débris ligneux au sol, ou encore provenir des arbres qui mourront dans le futur.

Le bois mort déjà présent dans les peuplements a une valeur écologique particulièrement grande et devrait faire l'objet d'une attention particulière. En effet, les tiges mortes, debout ou au sol, sont habituellement à divers stades de décomposition, allant jusqu'à un état avancé de dégradation (ce qui ne

se produit qu'après plusieurs années de processus de décomposition). De plus, ces arbres morts et débris sont souvent déjà colonisés par des espèces associées au bois mort.

Les chicots devraient recevoir une attention particulière puisqu'ils supportent des communautés qui ne peuvent pas utiliser le bois mort au sol, et qu'ils sont particulièrement susceptibles d'être abattus lors des opérations.

5.3.2.1 Chicots

En 2005, des mesures relatives au bois mort ont été mises sur pied dans le cadre des objectifs de protection et de mise en valeur des ressources du milieu forestier (MRNFP 2005). Une de ces mesures spécifie que tout chicot ou arbre vivant sans valeur commerciale doit être laissé debout et intact tant que les objectifs d'aménagement et la santé des travailleurs ne sont pas compromis. Comme cette mesure ne constitue pas une exigence et qu'elle ne fait pas l'objet de vérification sur le terrain, son application est laissée à l'opérateur (Angers et al. 2011). Or, les instructions régionales relatives à la sécurité des travailleurs sont appliquées différemment selon les régions, les entreprises responsables de l'aménagement, et le degré d'exposition des travailleurs (A. Malenfant, comm. pers.). La stratégie de rétention des chicots doit donc être choisie par les aménagistes en fonction des pratiques locales.

Lorsque l'abattage est manuel, la *Commission de la santé et de la sécurité au travail* (CSST) recommande que les chicots situés dans les zones d'abattage soient abattus en premier, avant les arbres sains (Picher 1999). Les chicots sont donc parfois systématiquement abattus dans l'ensemble du secteur d'intervention, avant le début des travaux. Dans ce cas, le seul moyen de conserver des chicots consisterait à préserver certains secteurs de toute intervention. Ces secteurs pourraient, par exemple, prendre la forme d'îlots de vieillissement ou de zones délimitées comportant une forte concentration en chicots.

Si les instructions stipulent que seuls les chicots présents dans le rayon d'abattage des tiges à récolter doivent être abattus à titre préventif, il pourrait être possible de conserver des chicots plus dispersés dans tout le peuplement, en martelant positivement ceux qui présentent une grande valeur faunique (ex. : fortes dimensions, espèce sous-représentée parmi les chicots, présence de cavités, de nids, etc.) et en limitant les interventions dans un rayon approprié autour de ces chicots.

Si les travaux sont entièrement mécanisés et que les travailleurs ne sont pas exposés lors des travaux de récolte, il pourrait être possible de laisser sur pied tous les chicots qui ne présentent pas d'obstacle à la circulation de la machinerie (North et Keeton 2008).

Finalement, si les techniques de travail sont mixtes (manuelle et mécanisée), un compromis pourrait être d'étêter les chicots avec une abatteuse à cabine fermée plutôt que de les abattre complètement (North et

Keeton 2008). Cela permettrait de limiter les risques pour les travailleurs forestiers tout en conservant des legs biologiques. La hauteur résiduelle des chicots correspond alors généralement à la portée verticale du bras de l'abatteuse.

5.3.2.2 Présence de bois mort de gros calibre

L'enjeu de raréfaction des gros chicots et des gros débris ligneux au sol découle en grande partie de celui de la présence d'arbres de fortes dimensions. Les causes et les solutions sylvicoles sont aussi semblables (Jetté *et al.* 2013b).

5.3.2.3 Présence de bois mort de tous les stades de décomposition

Les débris ligneux à des stades de dégradation avancés sont particulièrement susceptibles d'être écrasés par la machinerie lors des opérations de récolte (Hibbert 2010). La réalisation des opérations en hiver peut réduire les dommages. Dans les secteurs où l'on a pour objectif de conserver un maximum d'attributs propres aux vieux peuplements, cette approche permettrait également de minimiser les perturbations chez les espèces végétales de sous-bois associées au bois mort. En contrepartie, le fait de minimiser la perturbation du parterre forestier effectuant les opérations l'hiver peut nuire à l'établissement des espèces favorisées par la perturbation du sol (ex. : bouleau jaune).

5.3.2.4 Espèce du bois mort

On peut s'interroger à savoir si le choix de l'aménagiste lors de la conservation de chicots ou de l'identification d'arbres destinés au recrutement éventuel en bois mort devrait être influencé par l'espèce d'arbre. D'après les résultats de Lindner *et al.* (2006), on devrait porter attention à ce que les espèces qui constituent la banque de bois mort soient représentatives de la composition préindustrielle des vieux peuplements feuillus. Ceci dit, il est connu que certaines espèces de chicots ont une « espérance de vie » plus longue que d'autres (Vanderwel *et al.* 2006). Par exemple, les chicots de tilleul sont près de 3 fois moins persistants que ceux de bouleau jaune et de bouleau blanc.

5.3.3 Arbres vétérans

Lorsqu'ils sont présents, les arbres vétérans devraient recevoir une attention particulière. Comme ils ont été épargnés par les perturbations naturelles ou anthropiques antérieures, leur croissance diamétrale et en hauteur s'est souvent poursuivie pendant des dizaines d'années de plus que celles des arbres environnants. Le développement de tiges de cette taille à partir des arbres actuellement présents dans les strates dominantes et codominantes n'est pas envisageable avec les traitements sylvicoles actuels. Les arbres vétérans constituent donc de véritables legs biologiques. En plus de contribuer à la complexité structurale du peuplement, ils présentent généralement une très grande valeur écologique, puisqu'ils sont

plus gros et plus vieux que les autres tiges du peuplement. Ils sont donc plus susceptibles de présenter ou de développer des cavités que les autres arbres, et comportent souvent des parties mortes qui peuvent être utilisées par certaines espèces associées au bois mort.

L'espèce à laquelle appartiennent les vétérans diffère parfois de celle du reste du peuplement. Comme chaque espèce présente des caractéristiques architecturales et fonctionnelles particulières, le maintien des vétérans contribue à augmenter la diversité au sein du peuplement. Dans certains cas, les vétérans appartiennent à des espèces qui se sont raréfiées (ex. : pin blanc, épinette blanche, pruche du Canada, chênes) depuis l'époque préindustrielle. La conservation des vétérans de ces espèces plus rares devrait être prioritaire dans les régions où de telles espèces ont été identifiées dans les portraits des forêts préindustrielles. Par ailleurs, ces arbres constituent des semenciers qui favoriseront la reproduction et le maintien de ces espèces au sein des peuplements. À plus ou moins long terme, ces vétérans mourront et seront la source d'un apport majeur en bois mort de gros calibre. Finalement, contrairement à d'autres éléments structuraux, les vétérans sont très faciles à identifier et à localiser sur le terrain, ce qui rend leur conservation plus facile du point de vue opérationnel. La conservation de vétérans pourrait se faire sur la base de tiges individuelles ou, quand leur environnement immédiat présente aussi une structure complexe, ils pourraient servir de centroïdes pour la mise en place de bouquets de structure complexe. En Ontario, lorsqu'ils sont présents, on conserve au moins un arbre vétéran²⁰ par 4 hectares (OMNR 2004, 2010), préférablement au dhp > 60 cm.

5.3.4 Bouquets de structure complexe

Jetté *et al.* (2013b) ont proposé le maintien de bouquets de structure complexe au sein de la matrice forestière aménagée pour augmenter l'efficacité de l'effort de restauration de la complexité structurale des peuplements feuillus. Considérant le temps requis pour restaurer une structure complexe, le maintien de bouquets déjà en place constituerait un énorme gain en temps et en ressources.

L'idée de juxtaposer certains bouquets de structure complexe à des zones inaccessibles ou à des milieux humides, comme le suggèrent Jetté *et al.* (2013b), présente des avantages logistiques, pour autant que les bouquets maintenus soient représentatifs de l'ensemble du site et non pas seulement de secteurs possédant des caractéristiques particulières (ex. : humides, forte pente, etc.).

La taille des bouquets de rétention est un point important à considérer. En effet, l'effet de bordure peut être perceptible jusqu'à une vingtaine de mètres (Ménard *et al.* 2002, Kupfer et Runkle 2003), parfois davantage (c.-à-d. jusqu'à 50 à 100 m), selon le type forestier et les variables considérées (Harper *et al.*

²⁰ Pour faire référence à ce que le MRNF définit comme un « vétéran » (MRNF 2011), on utilise le terme *Supercanopy tree* en Ontario (OMNR 2010). Le terme « veteran » est aussi utilisé, mais il réfère à ce que le MRNF considère comme des arbres dominants qui présentent le potentiel de devenir des vétérans.

2005). Il sera donc important de ne pas prendre pour acquis que les bouquets de rétention permettront nécessairement de conserver intactes, sur toute leur étendue, l'ensemble des caractéristiques de structure et composition du peuplement non aménagé. Bien sûr, si les îlots de rétention sont entourés de forêt n'ayant subi qu'une coupe partielle, le contraste entre les bouquets de rétention et les secteurs aménagés est moindre que lors de coupes totales (Harper *et al.* 2005). Malgré tout, même dans le cas de coupes partielles, des effets de bordure sont prévisibles en ce qui concerne la couverture arbustive (Harper *et al.* 2005), la lumière et la composition en espèces (Ménard *et al.* 2002, Runkle 2013).

Peu d'études ont évalué la contribution écologique de la rétention de superficies non traitées au sein d'une matrice aménagée. Dans leur étude sur la démographie des grimpereaux après des coupes de jardinage, Poulin *et al.* (2008) ont observé que les grimpereaux qui s'établissaient dans les secteurs traités tendaient à établir leur territoire de manière à couvrir aussi, en partie, des zones non aménagées (M.-A. Villard, comm. pers.). De plus, Poulin *et al.* (2008) suggèrent que pour assurer le maintien d'habitats propices à la reproduction du grimpereau brun, des zones d'un rayon de 80 à 100 m (~ 3 ha) comprenant une forte densité de gros arbres (densité de tiges ≥ 30 cm de 127 tiges-ha⁻¹ ou plus) devraient être préservées au sein de la matrice aménagée. La rétention de bouquets de structure complexe pourrait y contribuer.

5.3.5 Composition

Dans un contexte de restauration des caractéristiques structurales des vieux peuplements, l'objectif n'est pas de diversifier la composition mais de tenter de se rapprocher de la composition d'origine. S'il n'est pas toujours possible d'atteindre cet objectif, on doit à tout le moins éviter de perdre des espèces ou de voir leurs effectifs diminuer davantage.

En ce sens, les portraits régionaux de la forêt préindustrielle permettront d'identifier, le cas échéant, les espèces sous-représentées dans les forêts aménagées par rapport à la forêt d'origine. Les espèces ainsi ciblées devraient faire l'objet d'une attention particulière et d'un plus faible prélèvement. Ces mesures devraient permettre d'augmenter l'abondance relative et de favoriser la reproduction de ces espèces après traitement. Cette attention permettrait non seulement de répondre à l'enjeu de composition, mais aussi, en partie, à celui de la structure. L'idée ici n'est pas de viser à complètement rétablir les proportions d'espèces de l'époque préindustrielle, mais plutôt d'assurer le maintien des espèces en raréfaction aux échelles locale et régionale. De plus, le maintien (ou le rétablissement) de ces espèces devrait augmenter la résilience des écosystèmes face à d'éventuelles perturbations (ex. : changements climatiques, insectes et agents pathogènes exotiques, etc.). Finalement, on devra s'interroger sur l'abondance minimale d'individus requise pour constituer des populations viables, et mettre davantage d'efforts sur les espèces les plus à risque.

Plus spécifiquement, au sujet des mesures possibles pour maintenir ou restaurer la composition en espèces des peuplements, notons le fait de préserver une certaine proportion de conifères, lorsqu'ils sont présents, puisqu'ils contribuent à la complexité structurale des peuplements (Jetté *et al.* 2013b). Les conifères visés sont plus particulièrement ceux qui ont connu des baisses importante d'abondance dans les forêts feuillues depuis la colonisation (ex. : pin blanc, pruche du Canada, épinettes; Roy *et al.* 2009, Laliberté *et al.* 2010). En Ontario, lorsque cela est possible, on maintient au moins 10 conifères dispersés par hectare (OMNR 2004, 2010).

Les arbres fruitiers et les arbres à noix (*mast trees*) (ex. : chênes, hêtre, tilleul, cerisier, noyer, caryer et ostryer de Virginie) sont une source importante de nourriture pour la faune (Jetté *et al.* 2013b). Le maintien de ces sources de nourriture au sein des peuplements devrait être pris en compte. En Ontario, lorsque cela est possible, on maintient d'ailleurs au moins 10 arbres fruitiers par hectare, préférablement de gros diamètre (dhp $\geq$ 38 cm; OMNR 2004, 2010).

Pour l'aménagiste, l'objectif est de profiter des acquis déjà présents dans la matrice, de manière à optimiser l'effort de restauration. On visera donc à favoriser le maintien et le rétablissement des espèces rares et de celles devenues moins abondantes depuis l'époque préindustrielle.

Conclusion

Cette revue de la littérature a permis d'identifier les principaux attributs structuraux naturels des vieux peuplements feuillus. Elle décrit aussi comment ces attributs sont influencés par la dynamique des perturbations naturelles dominée par un régime de microtrouées. Ainsi, ces vieux peuplements sont caractérisés par une grande surface terrière et une abondance d'arbres de fortes dimensions. De même, ces peuplements comptent typiquement de nombreux arbres à cavités et du bois mort de gros calibre, sur pied et au sol, dans tous les stades de décomposition. Ils ont aussi un couvert forestier relativement fermé mais comportant d'occasionnelles petites et moyennes trouées, et possèdent une certaine d'hétérogénéité dans l'étagement vertical du feuillage. Leur composition est dominée par des essences relativement longévives et tolérantes à l'ombre.

Les concepts de structure et de complexité structurale des peuplements forestiers ont également été clarifiés. La structure dépend de l'abondance, des caractéristiques et de l'agencement spatial des composantes végétales, vivantes ou mortes, d'un peuplement. La complexité structurale, quant à elle, se caractérise en tenant compte simultanément, de plusieurs attributs structuraux.

Un large éventail de variables et d'indices permet de caractériser la structure et la complexité structurale des peuplements. Plusieurs attributs structuraux clés peuvent être quantifiés à l'aide des données d'inventaire standards, comme par exemple la surface terrière totale, la structure de diamètre, l'abondance des arbres de fortes dimensions, l'abondance de l'ensemble des chicots ou des chicots de fortes dimensions, la densité des débris ligneux ventilée entre trois classes de décomposition, ainsi que l'abondance d'espèces ou groupes d'espèces possédant des caractéristiques particulières (ex. : espèces tolérantes à l'ombre et longévives associées aux vieux peuplements, espèces en raréfaction). Les données d'inventaire déjà disponibles pourraient être mises à profit pour mieux caractériser ces aspects de la structure forestière. Une mise en relation de ces données avec l'historique sylvicole procurerait des informations de base pertinentes au sujet des caractéristiques structurales des peuplements pour différents sous-domaines bioclimatiques, régions écologiques et végétations potentielles (par exemple).

Les aspects qui semblent actuellement moins bien couverts par les inventaires concernent notamment l'identification plus fine des arbres à cavités, la définition de l'état de décomposition des chicots et l'évaluation de la dimension des débris ligneux (permettant de déterminer la quantité de gros débris ligneux et de calculer les volumes de débris). On note aussi que les informations au sujet des trouées et de la répartition du feuillage ne peuvent être obtenues à partir des données usuelles d'inventaire. La répartition du feuillage semble avoir des implications plus spécifiques pour les oiseaux, mais les trouées (ex. : leur abondance et leurs caractéristiques) ont des conséquences multiples pour les espèces tant

animales que végétales. Soulignons à ce sujet un besoin d'acquisition de connaissances qui pourrait être comblé dans un contexte de recherche. De plus, l'utilisation du Lidar pourrait aider à mieux caractériser et suivre la structure verticale et horizontale de nos forêts.

Une connaissance plus fine de certains aspects de la structure pourrait également être obtenue par le biais de projets de recherche, particulièrement en ce qui concerne les patrons spatiaux de distribution des éléments structuraux (ex. : arbres vivants, chicots, débris ligneux), ainsi que les patrons de différenciation des hauteurs (ex. : ICS, typologie structurale locale) et d'entremêlement des essences. Ces patrons, pour être caractérisés, requièrent pour la plupart un positionnement des arbres dans les placettes, donc une prise de données qui engage davantage de ressources que celles nécessaires à l'inventaire forestier standard. Toutefois, l'utilité de caractériser plus finement ces aspects de la structure repose sur l'établissement préalable d'hypothèses claires permettant de relier les patrons en question aux effets anticipés des traitements de même qu'aux répercussions possibles sur la qualité des habitats pour les espèces animales et végétales. Globalement, toutefois, une connaissance plus approfondie des caractéristiques structurales forestières peut sous-tendre le développement d'une stratégie d'aménagement reposant sur une base de connaissances bien établies (Franklin *et al.* 2002).

Ce rapport présente également une revue de plusieurs études des effets des coupes forestières sur les attributs structuraux des peuplements, de même que sur l'effet de ces modifications structurales sur certaines espèces animales et végétales. Les principaux effets des coupes (les cas documentés étant majoritairement des coupes de jardinage) sont de diminuer la surface terrière, l'abondance des arbres de fortes dimensions²¹ ainsi que celle des arbres à cavités et des chicots. L'ampleur de ces effets est variable, mais correspond généralement à une diminution allant de ~ 30 à 80 %. Les effets sur le bois mort sont moins clairs, car plusieurs études n'observent pas de différences significatives entre les peuplements traités et témoins. Toutefois, l'absence de différence significative est souvent associée à une très forte variabilité. De plus, un apport en bois mort peu décomposé et de petit calibre est commun après la coupe (ex. : débris de coupe) et peut se confondre avec une diminution possible des débris de plus fortes dimensions et davantage décomposés. Finalement, les coupes partielles ont toutes pour effet immédiat de créer des ouvertures (trouées) dont les dimensions varient selon le traitement et ses modalités d'application. Toutefois, cette création synchrone d'ouvertures entraîne souvent une dynamique particulière, différente de celle observée en forêt naturelle, en ce qu'elle implique un recrutement important de la régénération préétablie et le développement d'un dense sous-étage.

²¹ Cet effet est intimement lié à l'utilisation d'un diamètre optimal de récolte. D'autre part, notons que certains traitements (ex. : ÉJ) peuvent avoir pour objectif de favoriser le développement de tiges de forte dimension.

Comme on peut s'y attendre, ces modifications structurales influencent la qualité d'habitat perçue par plusieurs espèces animales, ainsi que sur les conditions d'établissement et de croissance des espèces végétales. Encore une fois, la réponse est très variable, allant d'abondances inchangées à des diminutions de 80 %. Le succès reproducteur de certaines espèces animales et végétales peut aussi diminuer.

Étant donné les caractéristiques structurales des vieux peuplements feuillus (ex. : grande surface terrière, présence d'arbres vivants et de chicots de fortes dimensions, etc.) et le fait que certaines espèces animales ou végétales puissent être influencées par des petits changements structuraux (ex. : un jardinage par pied d'arbre), on comprendra que le maintien de la complexité structurale originale des peuplements soit un objectif difficile à concilier avec celui de la récolte de bois.

Malgré tout, plusieurs études ont testé, sur le terrain ou par le biais de simulations, des approches sylvicoles visant à minimiser les effets négatifs de la récolte de bois sur la structure, et à restaurer en partie celle-ci par rapport à la situation que l'on retrouve dans des forêts naturelles. Plusieurs des approches proposées se sont avérées efficaces à augmenter certains aspects de la complexité structurale, mais le contexte économique détermine souvent si celles-ci sont réalisables de façon opérationnelle. Ainsi, par exemple, la productivité plus faible des peuplements et les distances de transport généralement plus longues en territoire québécois par rapport à d'autres régions du nord-est américain rendent l'application à grande échelle de certaines des approches proposées plus difficilement envisageable.

Parmi les mesures minimales qui peuvent restaurer la complexité structurale des peuplements dans les portions du territoire aménagé où l'on tentera de s'inspirer de la dynamique des microtrouées, on peut retenir les suivantes : des coupes partielles par pied d'arbre ne comportant pas de grandes trouées, la conservation de quelques gros arbres (y compris des vétérans et des arbres à cavités), la conservation de bouquets au sein des peuplements ou d'îlots de vieillissement entre les chantiers, l'allongement des rotations et un abattage minimal de chicots. Avec un effort accru, on pourrait réduire au minimum les prélèvements, surtout chez les arbres de fortes dimensions, et intervenir pour créer des chicots. Dans tous les cas, toutefois, une baisse du rendement forestier sera prévisible.

La restauration de peuplements feuillus à structure complexe est souhaitable pour assurer une meilleure protection de la biodiversité propre à la forêt feuillue et pour favoriser la résilience de cet écosystème. Toutefois, la restauration active au moyen d'actions sylvicoles réalisées à grande échelle est difficilement envisageable dans le contexte économique actuel. Les efforts de restauration écologique à grande échelle ne pourront se justifier que s'ils sont conjugués à la restauration de la valeur de transformation des bois produits (stock de gros bois). D'ici là, le maintien d'attributs structuraux clés au sein de la matrice aménagée offre une option sécuritaire et relativement simple d'application. Par ailleurs, l'analyse financière et économique des investissements sylvicoles potentiels pourrait conduire à concentrer les

efforts sylvicoles à des endroits où la rentabilité peut être maximisée. Cela pourrait offrir un espace pour une restauration progressive de portions de territoire laissées en libre évolution, ou aménagées en vue de reconstituer des superficies de peuplements éventuellement aptes à remplir à la fois des fonctions écologiques et économiques.

Références

- Acker, S.A., T.E. Sabin, L.M. Ganio et W.A. McKee, 1998. *Development of old-growth structure and timber volume growth trends in maturing Douglas-fir stands*. For. Ecol. Manage. 104: 265-280.
- Angers, V.-A., 2009. *L'enjeu écologique du bois mort. Complément au Guide pour la description des principaux enjeux écologiques dans les plans régionaux de développement intégré des ressources et du territoire*. Gouvernement du Québec. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts. 45 p.
[\[http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/amenagement/enjeu-bois-mort.pdf\]](http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/amenagement/enjeu-bois-mort.pdf).
- Angers, V.-A., C. Messier, M. Beaudet et A. Leduc, 2005. *Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec*. For. Ecol. Manage. 217: 275-293.
- Angers, V.-A., H. Varady-Szabo, A. Malenfant et M. Bosquet, 2011. *Mesure des écarts des attributs de bois mort entre la forêt naturelle et la forêt aménagée en Gaspésie*. Consortium en foresterie Gaspésie-Les-Îles. Gaspé, Qc. 51 p.
[\[http://www.mieuxconnaitrelaforet.ca/fichiers/consortium/Rapports/rapports_2011/Rapport_BoisMortfinal.pdf\]](http://www.mieuxconnaitrelaforet.ca/fichiers/consortium/Rapports/rapports_2011/Rapport_BoisMortfinal.pdf).
- Arseneault, J.E., M.R. Saunders, R.S. Seymour et R.G. Wagner, 2011. *First decadal response to treatment in a disturbance-based silviculture experiment in Maine*. For. Ecol. Manage. 262: 404-412.
- Barnett, J.I., R.A. How et W.F. Humphreys, 1978. *The use of habitat components by small mammals in Australia*. Aust. J. Ecol. 3: 277-285.
- Battles, J.J., J.G. Dushoff et T.J. Fahey, 1996. *Line intersect sampling of forest canopy gaps*. For. Sci. 42: 131-138.
- Bauhus, J., K. Puettmann et C. Messier, 2009. *Silviculture for old-growth attributes*. For. Ecol. Manage. 258: 525-537.
- Beaudet, M., C. Messier, D. Paré, J. Brisson et Y. Bergeron, 1999. *Possible mechanisms of sugar maple regeneration failure and replacement by beech in the Boisé-des-Muir old-growth forest, Quebec*. Écoscience 6: 264-271.
- Beaudet, M. et C. Messier, 2002. *Variation in canopy openness and light transmission following selection cutting in northern hardwood stands: an assessment based on hemispherical photographs*. Agric. For. Meteorol. 110: 217-228.

- Beaudet, M., C. Messier et A. Leduc, 2004. *Understory light profiles in northern hardwood stands: recovery process following selection cutting*. J. Ecol. 92: 328-338.
- Beaudet, M., J. Brisson, C. Messier et D. Gravel, 2007a. *Effect of a major ice storm on understory light conditions in an old-growth Acer – Fagus forest: pattern of recovery over seven years*. For. Ecol. Manage. 242: 553-557.
- Beaudet, M., J. Brisson, D. Gravel et C. Messier, 2007b. *Effect of a major canopy disturbance on the coexistence of Acer saccharum and Fagus grandifolia in the understory of an old-growth forest*. J. Ecol. 95: 458-467.
- Bédard, S. et J. DeBlois, 2010. *Effets de trouées sylvicoles sur l'établissement de la régénération d'une érablière à bouleau jaune après 5 ans*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière. Mémoire de recherche forestière n° 159. 28 p. [<http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/recherche/Bedard-Steve/Memoire159.pdf>].
- Bédard, S. et F. Brassard, 2002. *Les effets réels des coupes de jardinage dans les forêts publiques du Québec en 1995 et 1996*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles. 25 p. [<http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/recherche/Bedard-Steve/Rapport-effets-reels-mrn.pdf>].
- Bédard, S. et F. Guillemette, 2013. « Chapitre 22 – L'éclaircie jardinatoire ». Dans : Ministère des Ressources naturelles (éd.). *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture*, ouvrage collectif sous la supervision de C. Larouche, F. Guillemette, P. Raymond et J.-P. Saucier. Les Publications du Québec. Québec, QC. p. 548-565.
- Boucher, D., L. De Grandpré et S. Gauthier, 2003. *Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec*. For. Chron. 79: 318-328.
- Boulet, B., 2003. *Les champignons des arbres de l'est de l'Amérique du Nord*. Les Publications du Québec. Québec, QC. 748 p.
- Bourque, J. et M.-A. Villard, 2001. *Effects of selection cutting and landscape-scale harvesting on the reproductive success of two neotropical migrant bird species*. Conserv. Biol. 15: 184-195.
- Bradford, J.B. et D.N. Kastendick, 2010. *Age-related patterns of forest complexity and carbon storage in pine and aspen-birch ecosystems of northern Minnesota, USA*. Can. J. For. Res. 40: 401-409.
- Buongiorno, J., S.E. Dahir, H.-C. Lu et C.-R. Lin, 1994. *Tree size diversity and economic returns in uneven-aged forest stands*. For. Sci. 40: 83-103.

- Burrascano, S., W.S. Keeton, F.M. Sabatini et C. Blasi, 2013. *Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review*. For. Ecol. Manage. 291: 458-479.
- Burton, J.I., E.K. Zenner, L.E. Frelich et M.W. Cornett, 2009. *Patterns of plant community structure within and among primary and second-growth northern hardwood forest stands*. For. Ecol. Manage. 258: 2556-2568.
- Canham, C.D., 1988. *An index for understory light levels in and around canopy gaps*. Ecology 69: 1634-1638.
- CERFO [Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc.], 2011. *La coupe progressive irrégulière en réponse à plusieurs enjeux de biodiversité*. Note technique 2011-01. 6 p.
- Choi, J., C.G. Lorimer et J.M. Vanderwerker, 2007. *A simulation of the development and restoration of old-growth structural features in northern hardwoods*. For. Ecol. Manage. 249: 204-220.
- Clark, P.J. et F.C. Evans, 1954. *Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations*. Ecology 35: 445-453.
- Crow, T.R., D.S. Buckley, E.A. Nauertz et J.C. Zasada, 2002. *Effects of management on the composition and structure of northern hardwood forests in Upper Michigan*. For. Sci. 48: 129-145.
- Curtis, R.O., 1982. *A simple index of stand density for Douglas-fir*. For. Sci. 28: 92-94.
- Dahir, S.E. et C.G. Lorimer, 1996. *Variation in canopy gap formation among developmental stages of northern hardwood stands*. Can. J. For. Res. 26: 1875-1892.
- D'Amato, A.W., J.B. Bradford, S. Fraver et B.J. Palik, 2011. *Forest management for mitigation and adaptation to climate change: Insights from long-term silviculture experiments*. For. Ecol. Manage. 262: 803-816.
- Darveau, M. et A. Desrochers, 2001. *Le bois mort et la faune vertébrée : État des connaissances au Québec*. Rapport préparé pour le ministère des Ressources naturelles. Université Laval, Centre de recherche en biologie forestière. Québec, QC. 37 p.
[\[http://www2.sbf.ulaval.ca/darveaum/Selection%20rapports%20PDF/rap-chicots%20MRN-DEF-0199.pdf\]](http://www2.sbf.ulaval.ca/darveaum/Selection%20rapports%20PDF/rap-chicots%20MRN-DEF-0199.pdf).
- DeBakker, D., J.-P. Maelfait, F. Hendrickx, D. Van Waesberghe, B. De Vos, S. Thys et L. De Bruyn, 2000. *A first analysis on the relationship between forest soil quality and spider (Araneae) communities of Flemish forest stands*. Ekológia (Bratislava) 19(supplement 3): 45-58.

- Doyon, F., 2000. *Effets de différents types de récolte forestière sur les oiseaux en forêt feuillue à l'échelle de l'habitat et du paysage*. Thèse de doctorat en sciences de l'environnement, Université du Québec à Montréal. Montréal, QC. 171 p.
- Doyon, F. et S. Sougavinski, 2002. *Caractérisation du régime de perturbations naturelles de la forêt feuillue du nord-est de l'Amérique du nord*. Rapport remis à la Direction de l'environnement forestier du ministère des Ressources naturelles du Québec. Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue. 123 p.
[\[http://isfort.uqo.ca/sites/isfort.uqo.ca/files/fichiers/publications_ISFORT/caracterisation_du_regime_des_perturbations_naturelles_de_la_foret_feuillue.pdf\]](http://isfort.uqo.ca/sites/isfort.uqo.ca/files/fichiers/publications_ISFORT/caracterisation_du_regime_des_perturbations_naturelles_de_la_foret_feuillue.pdf).
- Doyon, F., J.-P.L. Savard, D. Gagnon et J.-F. Giroux, 1999. *Snag characteristics and use as woodpecker drilling sites in harvested and non-harvested northern hardwood forests*. Dans : Diamond, A.W. et D.N. Nettleship (éds). *Biology and conservation of forest birds*. Society of Canadian ornithologists. Fredericton, NB. Special publication No. 1. p. 103-114.
- Doyon, F., D. Gagnon et J.-F. Giroux, 2005. *Effects of strip and single-tree selection cutting on birds and their habitat in a southwestern Quebec northern hardwood forest*. *For. Ecol. Manage.* 209: 101-115.
- Dunn, C.P., G.R. Guntenspergen et J.R. Dorney, 1983. *Catastrophic wind disturbance in an old-growth hemlock-hardwood forest, Wisconsin*. *Can. J. Bot.* 61: 211-217.
- Edman, M., A.-M. Eriksson et M.-A. Villard, 2008. *Effects of selection cutting on the abundance and fertility of indicator lichens Lobaria pulmonaria and L. quercizans*. *J. Appl. Ecol.* 45: 26-33.
- Falk, K.J., D.M. Burke, K.A. Elliott et S.B. Holmes, 2008. *Effects of single-tree and group selection harvesting on the diversity and abundance of spring forest herbs in deciduous forests in southwestern Ontario*. *For. Ecol. Manage.* 255: 2486-2494.
- Fortin, M., S. Bédard et F. Guillemette, 2008. *Estimation par simulation Monte Carlo de la probabilité de mortalité quinquennale de l'érable à sucre, du bouleau jaune et du hêtre à grandes feuilles en peuplements de feuillus en fonction de la classification MSCR*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière. Avis technique. 8 p. [\[http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/recherche/Fortin-Mathieu/AvisTechniqueMonteCarlo.pdf\]](http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/recherche/Fortin-Mathieu/AvisTechniqueMonteCarlo.pdf).
- Franklin, J.F., T.A. Spies, R. Van Pelt, A.B. Carey, D.A. Thornburgh, D.R. Berg, D.B. Lindenmayer, M.E. Harmon, W.S. Keeton, D.C. Shaw, K. Bible et J. Chen, 2002. *Disturbances and structural development of naturel forest ecosystems with sivicultural implications, using Douglas-fir forests as an example*. *For. Ecol. Manage.* 155: 399-423.

- Fredericksen, T.S., B.D. Ross, W. Hoffman, M.L. Morrison, J. Beyea, B.N. Johnson, M.B. Lester et E. Ross, 1999. *Short-term understory plant community responses to timber-harvesting intensity on nonindustrial private forestlands in Pennsylvania*. For. Ecol. Manage. 116: 129-139.
- Frelich, L.E., 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes – Studies from temperate evergreen-deciduous forests*. Cambridge University Press. Cambridge (Royaume-Uni). 266 p.
- Ganey, J.L. et W.M. Block, 1994. *A comparison of two techniques for measuring canopy closure*. West. J. Appl. For. 9: 21-23.
- Goodburn, J.M. et C.G. Lorimer, 1998. *Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan*. Can. J. For. Res. 28: 427-438.
- Goreaud, F., 2000. *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes*. Thèse de doctorat en sciences forestières, ENGREF, Centre de Nancy. Nancy (France). 362 p.
[\[http://tel.archives-ouvertes.fr/docs/00/04/66/91/PDF/tel-00005747.pdf\]](http://tel.archives-ouvertes.fr/docs/00/04/66/91/PDF/tel-00005747.pdf).
- Gronquin, P. et Z. Majcen, 2003. *Quelques éléments des régimes de perturbations naturelles des forêts feuillues et mixtes dominées ou sous-dominées par le bouleau jaune*. Annexe 3. Dans : Comité consultatif scientifique du Manuel d'aménagement forestier (éd.). *Aménagement de peuplements de structure inéquienne pour la production du bouleau jaune – Avis scientifique*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière. Québec, QC. p. 69-132.
[\[ftp://ftp.mrn.gouv.qc.ca/public/Bibliointer/Mono/2012/01/1088047.pdf\]](ftp://ftp.mrn.gouv.qc.ca/public/Bibliointer/Mono/2012/01/1088047.pdf).
- Gronewold, C.A., A.W. D'Amato et B.J. Palik, 2010. *The influence of cutting cycle and stocking level on the structure and composition of managed old-growth northern hardwoods*. For. Ecol. Manage. 259: 1151-1160.
- Guillemette, F. et V. McCullough, 2011. *Caractéristiques dendrométriques de vieux peuplements feuillus*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière. Avis technique SSRF-4.12 p.
[\[http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/recherche/Guillemette-Francois/Avis-technique-SSRF4.pdf\]](http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/recherche/Guillemette-Francois/Avis-technique-SSRF4.pdf).
- Guillemette, F., M.-C. Lambert et S. Bédard, 2012. *Sampling design and precision of basal area growth and stand structure in uneven-aged northern hardwoods*. For. Chron. 88: 30-39.

- Guillemette, F., S. Bédard, D. Pin et D. Dumais, 2013. « Chapitre 23 – *Les coupes de jardinage avec gestion par arbres* ». Dans : Ministère des Ressources naturelles (éd.). *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture*, ouvrage collectif sous la supervision de C. Larouche, F. Guillemette, P. Raymond et J.-P. Saucier. Les Publications du Québec. Québec, QC. p. 566-603.
- Gustafsson, L. et I. Eriksson, 1995. *Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen Populus tremula with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry*. J. Appl. Ecol. 32: 412-424.
- Haase, P., 1995. *Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction*. J. Veg. Sci. 6: 575-582.
- Haché, S. et M.-A. Villard, 2010. *Age-specific response of a migratory bird to an experimental alteration of its habitat*. J. Anim. Ecol. 79: 897-905.
- Hale, C.M., J. Pastor et K.A. Rusterholz, 1999. *Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed hardwood forests of Minnesota, U.S.A.* Can. J. For. Res. 29: 1479-1489.
- Hanson, J.J., C.G. Lorimer, C.R. Halpin et B.J. Palik, 2012. *Ecological forestry in an uneven-aged, late-successional forest: Simulated effects of contrasting treatments on structure and yield*. For. Ecol. Manage. 270: 94-107.
- Hardiman, B.S., G. Bohrer, C.M. Gough, C.S. Vogel et P.S. Curtis, 2011. *The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest*. Ecology 92: 1818-1827.
- Harper, K.A., S.E. Macdonald, P.J. Burton, J. Chen, K.D. Brososke, S.C. Saunders, E.S. Euskirchen, D. Roberts, M.S. Jaiteh et P.A. Esseen, 2005. *Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes*. Conserv. Biol. 19: 768-782.
- Harpole, D.N. et C.A. Haas, 1999. *Effects of seven silvicultural treatments on terrestrial salamanders*. For. Ecol. Manage. 114: 349-356.
- Hayden, J., J. Kerley, D. Carr, T. Kenedi et J. Hallarn, 1995. *Field manual for establishing and measuring permanent sample plots*. Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute. Sault Ste. Marie, ON. 146 p.
- Hibbert, A., 2010. *Importance of fallen coarse woody debris to the diversity of saproxylic Diptera in the boreal mixedwood forests of eastern North America*. Mémoire de Maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal. Montréal, QC. 87 p.
- Holloway, G.L., J.P. Caspersen, M.C. Vanderwel et B.J. Naylor, 2007. *Cavity tree occurrence in hardwood forests of central Ontario*. For. Ecol. Manage. 239: 191-199.

- Holmes, S.B., D.G. Pitt, K.A. McIlwrick et M.K. Hoepting, 2012. *Response of bird communities to single-tree selection system harvesting in northern hardwoods: 10-12 years post-harvest*. For. Ecol. Manage. 271: 132-139.
- Jetté, J.-P., M. Leblanc, M. Bouchard, S. Déry et N. Villeneuve, 2013a. *Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré. Partie I - Analyse des enjeux*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers. 150 p.
[<http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/amenagement/analyse-enjeux.pdf>].
- Jetté, J.-P., M. Leblanc, M. Bouchard, S. Déry et N. Villeneuve, 2013b. *Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré. Partie II – Élaboration de solutions aux enjeux*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers. 159 p.
[<http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/amenagement/solutions-enjeux.pdf>]
- Jobes, A.P., E. Nol et D.R. Voigt, 2004. *Effects of selection cutting on bird communities in contiguous eastern hardwood forests*. J. Wildl. Manage. 68: 51-60.
- Keeton, W.S., 2006. *Managing for late-successional/old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests*. For. Ecol. Manage. 235: 129-142.
- Kenefic, L.S. et R.D. Nyland, 2007. *Cavity trees, snags, and selection cutting: A northern hardwood case study*. North. J. Appl. For. 24: 192-196.
- Kern, C.C., A.W. D'Amato et T.F. Strong, 2013. *Diversifying the composition and structure of managed, late-successional forests with harvest gaps: What is the optimal gap size?* For. Ecol. Manage. 304: 110-120.
- Kint, V., M.V. Meirvenne, L. Nachtergale, G. Geudens et N. Lust, 2003. *Spatial methods for quantifying forest stand structure development: A comparison between nearest-neighbor indices and variogram analysis*. For. Sci. 49: 36-49.
- Krasny, M.E. et M.C. Whitmore, 1992. *Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forests*. Can. J. For. Res. 22: 139-143.
- Kupfer, J.A. et J.R. Runkle, 2003. *Edge-mediated effects on stand dynamic processes in forest interiors: A coupled field and simulation approach*. Oikos 101: 135-146.
- Laliberté, F., J. Gauthier, J.-F. Boileau et B. Chauvette, 2010. *Portrait de la forêt naturelle et des enjeux écologiques de l'Estrie*. Rapport présenté par le Groupe OptiVert Inc. à la Commission régionale sur les ressources naturelles et le territoire, dans le cadre du Plan régional de développement intégré des ressources naturelles et du territoire (PRDIRT). 106 p. [http://creestrie.qc.ca/wp-content/uploads/2010/01/RapportEstrie_Final.pdf].

- Lambert, J.-B., 2013. *La régénération du bouleau jaune (Betula alleghaniensis) dans les forêts feuillues aménagées de l'est de l'Amérique du Nord : Importance du bois mort*. Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal, Département de biologie. Montréal, QC. 98 p.
[<http://www.archipel.uqam.ca/5461/>].
- Leak, W.B., 1963. *Calculation of "q" by the Least Squares Method*. J. For. 61: 227-228.
- Leak, W.B., 1996. *Long-term structural change in uneven-aged northern hardwoods*. For. Sci. 42: 160-165.
- Lindenmayer, D.B., W.F. Laurance et J.F. Franklin, 2012. *Global decline in large old trees*. Science 338: 1305-1306.
- Lindner, D.L., H.H.Jr. Burdsall et G.R. Stanosz, 2006. *Species diversity of polyporoid and corticioid fungi in northern hardwood forests with differing management histories*. Mycologia 98: 195-217.
- Lorimer, C.G. et L.E. Frelich, 1994. *Natural disturbance regimes in old-growth northern hardwoods: implications for restoration efforts*. J. For. 92: 33-38.
- Lorimer, C.G., J.W. Chapman et W.D. Lambert, 1994. *Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands*. J. Ecol. 82: 227-237.
- MacArthur, R.H. et J.W. MacArthur, 1961. *On bird species diversity*. Ecology 42: 594-598.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, NJ (États-Unis). 192 p.
- Majcen, Z., 1994. *Historique des coupes de jardinage dans les forêts inéquiennes au Québec*. Rev. For. Fr. 46: 375-384.
- McElhinny, C., P. Gibbons, C. Brack et J. Bauhus, 2005. *Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement*. For. Ecol. Manage. 218: 1-24.
- McElhinny, C., P. Gibbons et C. Brack, 2006. *An objective and quantitative methodology for constructing an index of stand structural complexity*. For. Ecol. Manage. 235: 54-71.
- McGee, G.G., D.J. Leopold et R.D. Nyland, 1999. *Structural characteristics of old-growth, maturing, and partially cut northern hardwood forests*. Ecol. Appl. 9: 1316-1329.
- McKenny, H.C., W.S. Keeton et T.M. Donovan, 2006. *Effects of structural complexity enhancement on eastern red-backed salamander (Plethodon cinereus) populations in northern hardwood forests*. For. Ecol. Manage. 230: 186-196.
- Ménard, A., P. Dubé, A. Bouchard et D.J. Marceau, 2002. *Release episodes at the periphery of gaps: a modeling assessment of gap impact extent*. Can. J. For. Res. 32: 1651-1661.

- Messier, C., R. Tittler, D.D. Kneeshaw, N. Gélinas, A. Paquette, K. Berninger, H. Rheault, P. Meek et N. Beaulieu, 2009. *TRIAD zoning in Quebec: Experiences and results after 5 years*. For. Chron, 85: 885-896.
- Moore, J.-D., R. Ouimet, C. Camiré et D. Houle, 2002. *Effects of two silvicultural practices on soil fauna abundance in a northern hardwood forest, Québec, Canada*. Can. J. Soil Sci. 82: 105-113.
- Moore, J.-D., R. Ouimet, D. Houle et C. Camiré, 2004. *Effects of two silvicultural practices on ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a northern hardwood forest, Quebec, Canada*. Can. J. For. Res. 34: 959-968.
- MRN [Ministère des Ressources naturelles], 2013. *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture*, ouvrage collectif sous la supervision de C. Larouche, F. Guillemette, P. Raymond et J.-P. Saucier. Les Publications du Québec. Québec, QC. 752 p.
- MRNF [Ministère des Ressources naturelles et de la Faune], 2006. *Normes d'inventaire forestier, placettes-échantillons permanentes, Version provisoire*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction des inventaires forestiers. 246 p.
- MRNF [Ministère des Ressources naturelles et de la Faune], 2008. *Norme de stratification écoforestière – Quatrième inventaire écoforestier*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction des inventaires forestiers. 52 p.
- MRNF [Ministère des Ressources naturelles et de la Faune], 2011. *Rapport de mission « Aménagement écosystémique » - Voyage dans les États de New York et du Vermont*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts. 13 p.
- MRNFP [Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs], 2005. *Objectifs de protection et de mise en valeur des ressources du milieu forestier, Plans généraux d'aménagement forestier 2007-2012. Document de mise en œuvre*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs. 48 p.
[\[www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/consultation/document-oeuvre.pdf\]](http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/consultation/document-oeuvre.pdf).
- Neumann, M. et F. Starlinger, 2001. *The significance of different indices for stand structure and diversity in forests*. For. Ecol. Manage. 145: 91-106.
- Nienstaedt, H. et J.C. Zasada, 1990. *Picea glauca*. Dans : Burns, R.M. et B.H. Honkala (technical coordinators). *Silvics of North America. Vol. 1. Conifers*. U.S.D.A. Forest Service. Washington, DC (États-Unis). Agricultural Handbook n° 654.
[\[http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/volume_1/silvics_vol1.pdf\]](http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/volume_1/silvics_vol1.pdf).

- North, M. et W.S. Keeton, 2008. Chapitre 17 – *Emulating natural disturbance regimes: an emerging approach for sustainable forest management*. Dans : Laforzezza, R., J. Chen, G. Sanesi et T. Crow (éds). *Patterns and processes in forest landscapes*, Springer-Verlag Press. Pays-Bas. p. 341-372.
- Noss, R.F., 1990. *Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach*. *Conserv. Biol.* 4: 355-364.
- OMNR [Ontario Ministry of Natural Resources], 2004. *Ontario tree marking guide. Version 1.1*. Queen's Printer for Ontario, Toronto, ON. Technical series. 252 p.
- OMNR [Ontario Ministry of Natural Resources], 2010. *Forest management guide for conserving biodiversity at the stand and site scales*. Queen's Printer for Ontario. Toronto, ON. 211 p.
- Parrott, L. et R. Kok, 2000. *Use of an object-based model to represent complex features of ecosystems*. Proceedings of the Third International Conference on Complex Systems, New England Complex System Institute. Nashua, NH. May 21-26, 2000.
- Payette, S., L. Filion et A. Delwaide, 1990. *Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from ring patterns: The Tantaré ecological reserve, Quebec*. *Can. J. For. Res.* 20: 1228-1241.
- Pham, A.T., L. De Grandpré, S. Gauthier et Y. Bergeron, 2004. *Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec*. *Can. J. For. Res.* 34: 353-364.
- Picher, R., 1999. *Chicots de feuillus*. Commission de la santé et de la sécurité du travail du Québec, Direction de la prévention-inspection. 53 p. [http://www.csst.qc.ca/NR/rdonlyres/D1D661B6-B813-4BFC-9969-579BE2A789B4/2986/dc_200_1521_2.pdf].
- Pin, D., G. Lessard et F. Guillemette, 2013. « Chapitre 24 – *Les coupes de jardinage avec cohortes juxtaposées* ». Dans: Ministère des Ressources naturelles (éd.). *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture*, ouvrage collectif sous la supervision de C. Larouche, F. Guillemette, P. Raymond et J.-P. Saucier. Les Publications du Québec. Québec, QC. p. 604-627.
- Poulin, J.-F., M.-A. Villard, M. Edman, P.J. Goulet et A.-M. Eriksson, 2008. *Thresholds in nesting habitat requirements of an old forest specialist, the Brown Creeper (Certhia americana), as conservation targets*. *Biol. Cons.* 141: 1129-1137.
- Poulin, J.-F., M.-A. Villard et S. Haché, 2010. *Short-term demographic response of an old forest specialist to experimental selection harvesting*. *Écoscience* 17: 20-27.

- Raymond, P., C. Larouche, S. Bédard et S. Tremblay, 2013. « Chapitre 20 – La coupe progressive irrégulière ». Dans : Ministère des Ressources naturelles (éd.). *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture*, ouvrage collectif sous la supervision de C. Larouche, F. Guillemette, P. Raymond et J.-P. Saucier. Les Publications du Québec. Québec, QC. p. 456-515.
- Ripley, B.D., 1977. *Modelling spatial patterns*. J. R. Statist. Soc. B. 39: 172-212.
- Roy, M.-È., V. McCullough, É. Forget et F. Doyon, 2009. *La détermination des enjeux écologiques régionaux liés à la mise en œuvre de l'aménagement écosystémique sur le territoire des unités d'aménagement forestier 064-52 et 061-51*. Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue et M.C. Forêt Inc., Rapport technique. 38 p. et annexes.
[http://isfort.uqo.ca/sites/isfort.uqo.ca/files/fichiers/publications_ISFORT/enjeux_ecologiques_sud_laurentides.pdf].
- Royo, A.A. et W.P. Carson, 2006. *On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession*. Can. J. For. Res. 36: 1345-1362.
- Rüger, N., A.G. Gutiérrez, W.D. Kissling, J.J. Armesto et A. Huth, 2007. *Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile—A simulation experiment*. For. Ecol. Manage. 252: 52-66.
- Runkle, J.R., 1982. *Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America*. Ecology 63: 1533-1546.
- Runkle, J.R., 1985. *Disturbance regimes in temperate forests*. Dans : Pickett, S.T.A. et P.S. White (éds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. New York, NY (États-Unis). p. 17-33.
- Runkle, J.R., 1990. *Gap dynamics in an Ohio Acer–Fagus forest and speculations on the geography of disturbance*. Can. J. For. Res. 20: 632-641.
- Runkle, J.R., 1991. *Gap dynamics of old-growth eastern forests: management implications*. Nat. Areas J. 11: 19-25.
- Runkle, J.R., 1992. *Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps*. U.S.D.A. Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, OR (États-Unis). Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-283. 44 p. [<http://www.treearch.fs.fed.us/pubs/9009>].
- Runkle, J.R., 2013. *Thirty-two years of change in an old-growth Ohio beech–maple forest*. Ecology 94: 1165-1175.

- Saucier, J.-P., J.-P. Berger, H. D'Avignon et P. Racine, 1994. *Le point d'observation écologique. Normes techniques*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de la gestion des stocks forestiers, Service des inventaires forestiers. 116 p.
[<http://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/le-point-observation-ecologique-normes-tech-34.pdf>].
- Saunders, M.R. et R.G. Wagner, 2008. *Long-term spatial and structural dynamics in Acadian mixedwood stands managed under various silvicultural systems*. Can. J. For. Res. 38: 498-517.
- Schwartz, J.W., L.M. Nagel et C.R. Webster, 2005. *Effects of uneven-aged management on diameter distribution and species composition of northern hardwoods in Upper Michigan*. For. Ecol. Manage. 211: 356-370.
- SGTAEFF [Sous-groupe de travail sur l'aménagement écosystémique en forêt feuillue], 2012. *L'enjeu de structure interne des peuplements feuillus et mixtes à dominance feuillue : la raréfaction et la restauration des vieux peuplements à structure complexe. Version 1.0*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers. 34 p.
- Silver, E.J., A.W. D'Amato, S. Fraver, B.J. Palik et J.B. Bradford, 2013. *Structure and development of old-growth, unmanaged second-growth, and extended rotation Pinus resinosa forests in Minnesota, USA*. For. Ecol. Manage. 291: 110-118.
- Smith, K.J., W.S. Keeton, M.J. Twery et D.R. Tobi, 2008. *Understory plant responses to uneven-aged forestry alternatives in northern hardwood-conifer forests*. Can. J. For. Res. 38: 1303-1318.
- Spies, T.A. et J.F. Franklin, 1991. *The structure of natural young, mature, and old-growth Douglas-fir forests in Oregon and Washington*. Dans : Ruggiero, L.F., K.B. Aubry, A.B. Carey, M.H. Huff (coordonnateurs techniques). *Wildlife and vegetation of unmanaged Douglas-fir forests*. U.S.D.A. Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, OR (États-Unis). General Technical Report PNW-GTR-285. p. 91-109 [http://www.fs.fed.us/pnw/publications/pnw_gtr285/].
- Staudhammer, C.L. et V.M. LeMay, 2001. *Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity*. Can. J. For. Res. 31: 1105-1115.
- Straus, M.A., K. Bavrlic, E. Nol, D.M. Burke et K.A. Elliott, 2011. *Reproductive success of cavity-nesting birds in partially harvested woodlots*. Can. J. For. Res. 41: 1004-1017.
- Torimaru, T., A. Itaya et S.-I. Yamamoto, 2012. *Quantification of repeated gap formation events and their spatial patterns in three types of old-growth forests: Analysis of long-term canopy dynamics using aerial photographs and digital surface models*. For. Ecol. Manage. 284: 1-11.
- Tyrrell, L.E. et T.R. Crow, 1994. *Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age*. Ecology 75: 370-386.

- Upton, G. et B. Fingleton, 1985. *Spatial data analysis by example. Vol. 1. Point pattern and quantitative data*. John Wiley & Sons. Toronto, ON. 410 p.
- van Hees, W.W.S. et B.R. Mead, 2000. *Ocular estimates of understory vegetation structure in a closed Picea glauca/Betula papyrifera forest*. J. Veg. Sci. 11: 195-200.
- Vance, C.C. et E. Nol, 2003. *Temporal effects of selection logging on ground beetle communities in northern hardwood forests of eastern Canada*. Écoscience 10: 49-56.
- Vanderwel, M.C., J.P. Caspersen et M.E. Woods, 2006. *Snag dynamics in partially harvested and unmanaged northern hardwood forests*. Can. J. For. Res. 36: 2769-2779.
- Vepakomma, U., B. St-Onge et D. Kneeshaw, 2008. *Spatially explicit characterization of boreal forest gap dynamics using multi-temporal lidar data*. Remote Sens. Environ. 112: 2326-2340.
- Vepakomma, U., D. Kneeshaw et B. St-Onge, 2010. *Interactions of multiple disturbances in shaping boreal forest dynamics: A spatially explicit analysis using multi-temporal lidar data and high-resolution imagery*. J. Ecol. 98: 526-539.
- Villeneuve, N. et J. Brisson, 2003. *Old-growth forests in the temperate deciduous zone of Quebec: Identification and evaluation for conservation and research purposes*. For. Chron. 79: 559-569.
- von Gadow, K. et G. Hui, 1999. *Modelling forest development*. Kluwer Academic publishers. Dordrecht (Pays-Bas). 213 p.
- Webster, C.R. et C.G. Lorimer, 2005. *Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: a retrospective approach*. Ecol. Appl. 15: 1245-1262.
- Werner, S.M. et K.F. Raffa, 2000. *Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region*. For. Ecol. Manage. 139: 135-155.
- White, P.S., M.D. MacKenzie et R.T. Busing, 1985. *Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce–fir forests*. Can. J. For. Res. 15: 233-240.
- Wilson, J.B., 2011. *Cover plus: Ways of measuring plant canopies and the terms used for them*. J. Veg. Sci. 22: 197-206.
- Wittaker, R.H., 1975. *Communities and ecosystems*. Macmillan. New York, NY (États-Unis). 385 p.
- Yamamoto, S.I., N. Nishimura, T. Torimaru, T. Manabe, A. Itaya et K. Becek, 2011. *A comparison of different survey methods for assessing gap parameters in old-growth forests*. For. Ecol. Manage. 262: 886-893.
- Zenner, E.K., 2004. *Does old-growth condition imply high live-tree structural complexity?* For. Ecol. Manage. 195: 243-258.

- Zenner, E.K. et D.E. Hibbs, 2000. *A new method for modeling the heterogeneity of forest structure*. For. Ecol. Manage. 129: 75-87.
- Zhang, L., J.H. Gove, C. Liu et W.B. Leak, 2001. A finite mixture of two Weibull distributions for modeling the diameter distributions of rotated-sigmoid, uneven-aged stands. Can. J. For. Res. 31: 1654-1659.



La Direction de la recherche forestière a pour mandat de participer activement à l'orientation de la recherche et à l'amélioration de la pratique forestière au Québec, dans un contexte d'aménagement forestier durable, en réalisant des travaux de recherche scientifique appliquée. Elle développe de nouvelles connaissances, du savoir-faire et du matériel biologique et contribue à leur diffusion ou leur intégration au domaine de la pratique. Elle subventionne aussi des recherches en milieu universitaire, le plus souvent dans des créneaux complémentaires à ses propres travaux.

**Forêts, Faune
et Parcs**

Québec

