

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DYNAMIQUE DES TROUÉES DANS LES  
PEUPELEMENTS D'ÉPINETTES NOIRES DU NORD-OUEST QUÉBÉCOIS

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
ANNICK ST-DENIS

JUILLET 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

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

## REMERCIEMENTS

Tant de personnes, que je tiens à remercier, ont facilité la réalisation de ce projet de maîtrise. D'abord mes directeurs Daniel Kneeshaw et Yves Bergeron qui m'ont accueilli les bras ouverts. Dan, je te remercie pour ta générosité, ta patience, ta disponibilité et ta passion que tu nous transmets si facilement. Yves, père d'une grande cohorte d'étudiants, ton efficacité et ton dévouement sont des exemples à suivre. Et tous les membres de la famille de la Chaire AFD et du GREFi, devenu le CEF, ce fut un plaisir de vous côtoyer pendant ces trois années. Merci spécialement aux membres professionnels dont Luc Lauzon, Daniel Lesieur et Danielle Charron qui ont répondu à mes nombreuses questions.

Je tiens également à remercier Nicole Fenton qui a été la première à me faire découvrir les mystères de la ceinture d'argile et qui m'a généreusement aidée avec la section bryophytes de ma maîtrise. Merci à Catherine Boudreault, Virginie-Arielle Angers, Mathieu Bouchard et André de Römer qui m'ont guidé dès le début de ma maîtrise; à Gerardo Reyes et Dominic Sénécal pour leurs conseils et à tous les membres du laboratoire Kneeshaw que j'ai eu la chance de connaître. Je salue les membres du LYM et du LYR avec qui j'ai traversé maintes fois le parc de la Vérendrye et plusieurs tempêtes de neige !

Je remercie le CRSNG, la Chaire AFD, TEMBEC et le Service Canadien des Forêts pour leur appui financier. Merci également à Louis Degrandpré pour ses commentaires. Merci à mes aides de terrain et de laboratoire Julie P. Barakatt, Benoît G. Berthiaume et Myriam Jourdain. Julie, tu as su mettre de la joie et de l'émerveillement dans chacune de nos longues journées abitibiennes.

Enfin, je ne pourrais terminer sans remercier mes amis et ma famille pour leurs encouragements, leur aide et leur soutien. Un grand merci à mon amoureux Ludovik pour m'avoir montré le chemin de la persévérance, pour avoir répondu si souvent à mes questions d'ordre informatique et linguistique et pour avoir été mon premier public.

Je dédie ce mémoire à ma mère. Son départ a marqué le début de ma maîtrise.

## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
RÉSUMÉ .....	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Historique et terminologie.....	1
Particularités de la région à l'étude .....	2
Mortalité.....	3
Régénération .....	4
Objectifs .....	6
CHAPITRE I	
THE ROLE OF GAPS IN BLACK SPRUCE STAND DYNAMICS ALONG A CHRONOSEQUENCE IN NORTHWESTERN QUEBEC .....	8
1.1 Abstract / Résumé .....	9
1.2 Introduction .....	10
1.3 Methods.....	13
1.3.1 Study area .....	13
1.3.2 Data collection .....	14
1.3.3 Dendrochronolgy .....	18
1.3.4 Data analysis.....	19
1.4 Results .....	20
1.4.1 Gap and stand characteristics.....	20
1.4.2 Gap makers .....	24
1.4.3 Gap maker – gap filler comparisons .....	27
1.4.4 Gap fillers .....	30
1.5 Discussion .....	34
1.5.1 Gap characteristics.....	34
1.5.2 Gap makers .....	36
1.5.3 Tree regeneration .....	38

1.6 Conclusion (Management implication).....	40
1.7 Acknowledgements.....	41
1.8 References.....	41
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	49
APPENDICE A.....	54
APPENDICE B.....	69
RÉFÉRENCES.....	72

## LISTE DES FIGURES

Figure 1.1	Gap fraction in black and percentage of canopy openness in grey (including gaps and openings without gap makers) as a function of stand age. ....	22
Figure 1.2	Gap size frequency for stands younger than 140 years. ....	22
Figure 1.3	Gap light transmission as a function of (a) gap area for stands < 140 yrs and (b) of stand age. ....	23
Figure 1.4	Observed type of mortality of gap makers: broken, uprooted, standing dead and broken crown. ....	25
Figure 1.5	Relative frequency (%) of different directions of fallen logs (uprooted trees and trees broken at their base). ....	25
Figure 1.6	Relative frequency of (a) stems by year of death of gap makers and (b) of gap makers grouped by decade; for all stands pooled. ....	26
Figure 1.7	Age at time of death for gap makers (in black) and current age of gap fillers (in gray) (a) in stands younger than 110 years; (b) in stands 110-140 years old; (c) in stands older than 140 years. ....	29
Figure 1.8	Frequencies of gap filler height class (cm). ....	31
Figure 1.9	Principal Component Analysis of the variables regeneration density, stand age, light transmission in the middle of the gap, canopy openness of the stand, percentage of sphagnum cover in the gap, percentage of ericaceous cover in the gap, stand basal area, stand density and gap maker density; axes 1 and 2. ....	33
Figure 1.10	Sphagnum cover in the gap as a function of stand age class. ....	34
Figure 1.11	Light transmission in dense even-aged forest vs in open uneven-aged forest. ....	36
Figure A.	Zone de sous-échantillonnage de la régénération arborescente dans une trouée de superficie > 7m <sup>2</sup> . ....	57
Figure B.	Analyse des correspondances du pourcentage de recouvrement des bryophytes et des lichens selon leur localisation dans la trouée. ....	60

Figure C.	Analyse canonique des correspondances du pourcentage de recouvrement des bryophytes et des lichens selon leur localisation dans la trouée.....	61
Figure D.	Analyse des redondances des données d'abondances des espèces de sous-bois vasculaires transformées par la Distance de Hellinger et des variables environnementales.....	63
Figure E.	Analyse des redondances des données d'abondances d'épinettes noires séparées par classes de hauteur transformées par la Distance de Hellinger avec les variables environnementales.....	65
Figure F.	Pourcentages de recouvrement (a) des espèces de mousses hypnacées et (b) des principales espèces de sphaignes, selon leur localisation dans la trouée.....	70

## LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1	Characteristics of the nine sampled stands: site name, dendrochronological stand age, age class, mean and standard deviation of species density.....	16
Table 1.2	Stand characteristics: tree density, mean, standard deviation, maximum and minimum basal area by stand age.....	20
Table 1.3	Densities of gap makers, saplings, dead saplings and regeneration by stand age.....	28
Table 1.4	Proportions of tree species by living trees, gap makers and gap fillers. The 14% of gap makers which were not identified to species were not included in the proportion to provide an easier comparison between stand, gap maker and gap filler species.....	28
Table 1.5	Spearman correlation coefficients ( $r_s$ ) between regeneration density and stand age, light transmission in the middle of the gap, canopy openness of the stand, percentage of sphagnum cover in the gap, percentage of ericaceous cover in the gap, stand basal area, stand density and gap maker density .....	32
Table A.	Régression multiple de la variable Pourcentage de recouvrement de la sphaigne dans les trouées par cinq variables environnementales .....	62
Table B.	Comparaison des moyennes des pourcentages de recouvrement des mousses et des sphaignes selon leur localisation dans la trouée .....	71



## RÉSUMÉ

Dans la région de la ceinture d'argile du nord-ouest québécois, l'absence de feu prolongée (>100 ans) favorise l'ouverture des peuplements. Après un feu sévère qui expose le sol minéral, les peuplements d'épinettes noires sont denses et équiens. Puis, les arbres matures commencent à mourir entraînant une dynamique de trouées et le bris de peuplement. Avec le temps, les forêts de la ceinture d'argile sont sujettes à la paludification caractérisée par une accumulation de la couche organique, un mauvais drainage et une invasion des sphaignes. Devenues improductives, les forêts de la ceinture d'argile s'ouvrent et adoptent une structure inéquienne.

L'objectif général consistait à étudier la transition entre peuplements denses et peuplements ouverts sous l'angle de la dynamique des trouées. Plus spécifiquement, il s'agissait : 1) de déterminer si la proportion de forêt en trouée augmente et si les trouées s'agrandissent avec le temps; 2) d'évaluer si la mort des arbres est reliée à des facteurs exogènes ou endogènes et si l'ouverture des forêts se produit de façon subite ou graduelle; 3) d'établir si l'ouverture des forêts est due à un manque de régénération, à une croissance limitée de la régénération ou à ces deux contraintes. Dans le contexte de l'aménagement forestier, nous nous sommes demandés quel type de coupe serait le mieux adapté aux forêts étudiées et si la dynamique des trouées pourrait servir de base au régime sylvicole de la région.

Neuf peuplements d'épinettes noires âgés entre 50 et 250 ans ont été choisis pour représenter la période du bris de peuplement. Des transects établis dans chaque site ont permis de mesurer les caractéristiques des trouées et de prendre des données sur les arbres morts et la régénération dans les trouées. Les proportions de forêt en trouée augmentent de 18 à 77% proportionnellement avec l'âge des peuplements. Les plus petites trouées mesurées (moyenne de 12 m<sup>2</sup>) se retrouvent davantage dans les jeunes peuplements (50-80 ans) et les plus grandes (moyenne de 33 m<sup>2</sup>), dans les peuplements surmatures (110-140 ans). Cependant, les trouées n'ont pu être délimitées dans les peuplements plus vieux que 140 ans. La faible densité de ces forêts et leur structure inéquienne font en sorte que les trouées sont interconnectées. Ainsi, la transmission lumineuse dans les trouées augmente en fonction de l'âge du peuplement plutôt qu'en fonction de l'aire des trouées.

Les trouées compte en moyenne 4 à 5 arbres morts avec 87% des trouées ayant plus d'un arbre mort. Ces arbres créateurs de trouée sont souvent cassés (69%), sans orientation dominante pour les troncs au sol. L'année de mortalité des échantillons datés varie de 1951 à 2004, mais 75% des individus sont morts entre 1980 et 1999. Le vent aurait un impact faible sur la mortalité, alors que la présence de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) a pu se faire ressentir lors de la dernière épidémie. Malgré l'ouverture des peuplements, la présence de sphaignes et d'éricacées, les trouées ont une densité de régénération moyenne assez élevée (1,7 tiges/m<sup>2</sup>). Par contre, la régénération est en majorité (89%) de taille inférieure à 105 cm et dominée à 95% par des marcottes d'épinettes noires. Peu de gaules (15%) ont montré une reprise de croissance significative dans les trouées.

La régénération dans les trouées est abondante mais sa croissance est limitée en raison des sols organiques froids et humides de la ceinture d'argile. Afin de favoriser des conditions propices à la croissance et à la germination, les coupes partielles devraient être effectuées seulement sur les sites productifs et non paludifiés alors qu'une technique qui perturbe davantage le sol devrait être privilégiée pour les sites improductifs.

MOTS-CLÉS : épinette noire, trouée, mortalité, régénération, transmission lumineuse.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Alors qu'en forêts tropicale et tempérée l'importance de la dynamique des trouées a été intensément étudiée et bien démontrée (Brokaw 1985; Denslow 1987; Runkle 1982, 1991; Canham 1989), les perturbations de petites échelles de la forêt boréale ont reçu jusqu'à récemment peu d'attention (Kuuluvainen 1994). Cette lacune s'explique par le fait que les scientifiques ont été longtemps préoccupés par les perturbations de grande échelle comme le feu (McCarthy 2001) qui est un élément important de la dynamique de la forêt boréale. Cependant, on sait maintenant que la fréquence des feux de forêt ainsi que les superficies incendiées ont passablement diminué depuis la fin du Petit âge glaciaire dans la forêt boréale de l'est canadien (Bergeron 1998; Bergeron et al. 2001). Il n'est donc pas rare que le cycle de feu surpasse en temps la longévité des espèces arborescentes, ce qui favorise la formation de trouées (Oliver et Larson 1990).

De plus en plus de chercheurs s'intéressent aux perturbations de petites échelles comme les épidémies d'insectes (Jardon et al. 2003, D'Aoust et al. 2004, Bouchard et al. 2005; 2006), les chablis (Ruel 1995; Elie et Ruel 2005) et les trouées en forêt nordique ou alpine (Liu et Hytteborn 1991; Leemans 1991; Kneeshaw et Bergeron 1998; Narukawa et Yamamoto 1998). Les dernières années marquent une effervescence dans l'étude des trouées en forêt boréale canadienne que ce soit celles à dominance feuillue (Hill et al. 2005; MacIsaac et al. 2006), mixte (De Römer et al. 2007; Messier et al. 2005) ou en forêt coniférienne (Pham et al. 2004; Périgon 2006; McCarthy et Weetman 2006; Harper et al. 2006).

### **Historique et terminologie**

Les premières études sur les trouées ont été menées avant le milieu du 20<sup>e</sup> siècle. Déjà, en 1936, Sernander formulait une théorie sur les trouées dues aux orages dans les forêts de *Picea abies* en Suède (Liu et Hytteborn 1991). De son côté, Watt (1947) s'intéressa à la dynamique de patchs (McCarthy 2001). Il utilisait le terme « patch » pour désigner des unités de la mosaïque forestière qui étaient à différents stades de développement (White et Pickett 1985). Par exemple, la phase de trouée (« gap phase ») était définie comme étant une partie de la

forêt dominée par une régénération arborescente (McCarthy 2001). Aujourd'hui le terme « patch » réfère surtout aux grandes ouvertures de la canopée causées par des perturbations rapides et de grande envergure comme les feux, les épidémies d'insectes ou les avalanches (McCarthy 2001). Le terme « gap » (trouée) concerne quant à lui les ouvertures beaucoup plus petites causées par la mort d'un arbre mature ou d'un petit groupe d'arbres. Runkle (1982) apporte une définition plus approfondie du concept en faisant la distinction entre la trouée de canopée (« canopy gap ») et la trouée étendue (« expanded gap »). La première est représentée par l'aire directement sous l'ouverture de la canopée, alors que la seconde comprend cette superficie additionnée à l'aire entre les troncs délimitant la trouée. En pessière cependant, la couronne conique et étroite de l'épinette noire fait qu'il y a peu de différences entre la trouée de canopée et la trouée étendue (Pham et al. 2004).

### **Particularités de la région à l'étude**

Les trouées ont un impact direct sur la succession forestière de plusieurs écosystèmes forestiers (Brokaw 1985, Runkle 1989). En mourant, les arbres matures créent des trouées (« gap makers ») et libèrent un espace pour l'établissement et la croissance de nouveaux individus (Oliver et Larson 1990). L'impact des trouées sur la régénération est toutefois moins évident en forêt boréale qu'en forêts tropicale ou tempérée; les trouées n'entraînant pas nécessairement une succession d'espèces ou un relais floristique (Liu et Hytterborn 1991; Hill et al. 2005; De Römer et al. 2007). D'un autre côté, le remplacement des arbres morts par des individus de la même espèce est courant dans les peuplements de conifères (Leemans 1991; Pham et al. 2004). Ainsi, dans les forêts d'épinettes noires du nord-ouest québécois, où notre étude a été menée, la succession forestière est davantage une question d'un changement dans la structure du peuplement que de changement d'espèce. La diversité des espèces arborescentes étant assez limitée, le développement du peuplement se fait d'abord et surtout par des changements dans la structure (Harper et al. 2002). Suite à un feu sévère, un site est caractérisé par l'établissement rapide d'un peuplement dense dominé par de grands arbres qui évolue vers un peuplement ouvert dominé par de petits arbres (Lecomte et al. 2006).

L'ouverture des peuplements est favorisée par les conditions particulières de la ceinture d'argile. La ceinture d'argile est un ensemble physiographique situé à cheval sur le nord-ouest québécois et le nord-est ontarien, composé de sédiments lacustres laissés par le lac proglaciaire Barlow-Objibway, il y a environ 8 000 ans (Richard 1980; Vincent et Hardy 1977; Lefort 2003). Certaines zones de la ceinture d'argile sont propices au phénomène de la paludification qui se traduit par une accumulation de matière organique, une faible productivité et un mauvais drainage (Boudreault et *al.* 2002). L'entourbement des forêts augmente avec le temps depuis le dernier feu (Fenton et *al.* 2005; Simard et *al.* 2007). Ainsi, plusieurs peuplements d'épinette noire de la ceinture d'argile deviendraient peu productifs avec l'âge (Cyr 2001, Harper et *al.* 2005). Les peuplements qui n'ont pas brûlé depuis 200 ans sont habituellement des forêts ouvertes dont la cause et le maintien sont reliés à la paludification (Boudreault et *al.* 2002; Harper et *al.* 2002; Lecomte et *al.* 2006).

### **Mortalité**

Le bris de peuplement (« stand break up ») débute une centaine d'années après feu (Harper et *al.* 2002), lorsque le peuplement a atteint sa pleine maturité. Les peuplements d'âge intermédiaire (100-300 ans) sont plus susceptibles aux perturbations secondaires comme les épidémies d'insectes et le vent qui y a une plus grande importance (Harper et *al.* 2002). Par contre, la tordeuse des bourgeons de l'épinette aurait un impact négligeable sur les pessières du nord-ouest québécois comparativement aux forêts plus au sud et plus à l'est (Gray et *al.* 2000; M. Simard, N. Lecomte et Y. Bergeron, données non publiées ; Lecomte et *al.* 2006). L'impact du vent augmente quant à lui vers 100 ans (Harper et *al.* 2002), lorsque la canopée a atteint une hauteur dominante. Dans la plupart des peuplements, la mortalité des arbres est associée à une hauteur limite de 17 à 21 mètres qui les rend plus susceptibles au chablis (Whynot et Penner 1993; Smith et *al.* 1987; Robichaud et Methven 1993). Une fois amorcée, la dégradation des peuplements de la ceinture d'argile procède en général assez vite, certains pouvant perdre jusqu'à la moitié de leur volume en dix ans (Whynot et Penner 1993; Arnup et *al.* 1988). Par exemple, sur un sol organique très mal drainé, le volume d'épinettes noires atteint un maximum de 220m<sup>3</sup>/ha qui chute abruptement à moins de 150m<sup>3</sup>/ha après l'âge de 125 ans (Whynot et Penner 1993).

Les arbres créateurs de trouées peuvent être morts debout, cassés ou déracinés (McCarthy 2001). Généralement, plus il y a d'arbres morts dans la trouée, plus elle sera grande (Kuuluvainen 1994). Toutefois, la taille de la trouée varie aussi selon les dimensions de l'arbre et de sa couronne, l'âge de la trouée et la méthode employée pour la mesurer (McCarthy 2001). Ainsi, la couronne conique et étroite des conifères fait en sorte que les trouées sont plus petites que celles des forêts mixtes ou feuillues, la majorité ayant une superficie inférieure à 150 m<sup>2</sup> (Liu and Hytteborn 1991; Bartemucci *et al.* 2002; Pham *et al.* 2004; Pérignon 2006). Outre le vent et les insectes, les arbres créateurs de trouées peuvent également mourir de plusieurs façons soit par la foudre (Palik et Pederson 1996), les stress hydriques et les températures extrêmes (Lussier 1997), la neige et la glace, les agents pathogènes, les grands animaux ou par des petits feux de surface (Kuuluvainen 1994). Toutefois, selon la théorie de la spirale de dépérissement forestier de Manion (1981), la mort de l'arbre est provoquée par l'effet cumulatif de plusieurs facteurs (Lussier 1997; Kuuluvainen 1994). Étudier la mortalité des arbres créateurs de trouée, le long d'une chronoséquence, nous aidera à savoir si l'ouverture des forêts est subite ou graduelle et si elle est précipitée par des perturbations naturelles comme le vent et les épidémies d'insectes.

### **Régénération**

L'épinette noire possède un réservoir de graines dans des cônes semi-sérotineux qui lui permet de se régénérer rapidement et sans délai à la suite d'un feu (Viereck 1983; Fantin et Morin 2002). En l'absence de ce dernier, il se reproduit végétativement par marcottage grâce à une réitération adaptative (Viereck 1983; Bégin et Filion, 1999). Sa grande plasticité lui permet donc de croître comme une espèce de succession rapide, intolérante à l'ombre, mais aussi comme une espèce de succession tardive, tolérante à l'ombre (Lecomte *et al.* 2006). En forêt boréale, un intervalle de feu supérieur à 200 ans est nécessaire pour permettre l'établissement d'une deuxième cohorte (Kneeshaw et Gauthier 2003). Comme les vieilles forêts de la ceinture d'argile présentent une canopée discontinuée (Harper *et al.* 2002), il semble cependant que les arbres morts ne soient pas tous remplacés par les jeunes qui ont de la difficulté à croître et à rejoindre la canopée. De ce fait, les peuplements surannés de cette

région tendent à rester ouverts tant qu'ils ne sont pas rajeunis par un incendie ou un autre mécanisme (Whynot et Penner 1993; Carleton et Maycock 1978).

La régénération des arbres pourrait être restreinte par plusieurs facteurs comme l'épaisseur de la couche de matière organique, l'envahissement par les sphaignes et la présence de certaines éricacées (Boudreault et al. 2002, Mallik 2003). L'ouverture de la canopée modifie la lumière et l'humidité dans l'environnement du sous-bois et par conséquent, l'abondance des bryophytes et des espèces de sous-bois vasculaires (Lecomte et al. 2005). Dès le premier siècle après feu, un remplacement graduel des mousses hypnacées par les sphaignes s'observe (Boudreault et al. 2002; Fenton et al. 2006). Les communautés de sphaignes dominent les forêts de plus de 200 ans où l'épaisseur de matière organique est plus importante (Boudreault et al. 2002, Fenton et al. 2005). Les semis d'épinettes noires peuvent périr par l'envahissement des sphaignes (LeBarron 1945). La paludification aurait aussi un impact négatif sur la productivité des arbres (Harper et al. 2005) en augmentant l'humidité dans les sols, en réduisant leur température et en limitant la disponibilité des nutriments (Simard et al. 2007). En fait, la productivité passe de la canopée au sous-bois, des conifères aux éricacées (Viereck 1983; Mallik 2003).

Au fur et à mesure que la canopée s'ouvre, des éricacées intolérantes à l'ombre comme *Rhododendron groenlandicum* augmentent leur couvert (Lecomte et al. 2005). Les éricacées peuvent inhiber la germination et la croissance des conifères en réduisant la quantité d'azote disponible (Mallik 2003). De son côté, le thé du Labrador (*Rhododendron groenlandicum*) nuirait à l'établissement et la croissance des semis de *Picea mariana* parce qu'il croît plus rapidement (Chapin 1983). Une corrélation négative entre l'épinette noire et le *Rhododendron* a été mesurée sur la ceinture d'argile (Fenton et al. 2005, Lavoie et al. 2007). Cependant, dans une étude sur l'effet du contrôle mécanique du *Rhododendron* sur la croissance de l'épinette noire, il a été observé que le retrait de cette éricacée entraînait une réduction dans la croissance verticale des semis d'épinettes noires plutôt qu'une augmentation (Lavoie et al. 2006). Dans notre étude, nous voulons clarifier le lien entre le couvert de sphaigne et des éricacées, qui augmente avec l'ouverture de la canopée, et la régénération arborescente.

Une autre relation à éclaircir est celle entre la lumière et son influence sur la régénération. En haute latitude, l'angle du soleil et les ouvertures fréquentes entre les couronnes coniques et étroites des conifères offrent une meilleure pénétration de la lumière dans le sous-bois qu'en forêts tropicale et tempérée du sud (Bartemucci et al. 2002; Canham et al. 1990). Ainsi, Bartemucci et al. (2002) ont trouvé des niveaux de lumière similaires à l'intérieur et à l'extérieur des trouées des vieilles forêts nordiques de la Colombie-Britannique. De leur côté, Ban et al. (1998) suggèrent qu'au 52° parallèle, les niveaux de lumière sont plus élevés dans le sous-bois au nord de la trouée que dans la trouée elle-même. Kneeshaw et Bergeron (1998; 1999) ont quant à eux montré que la lumière directe rejoint le sol de la forêt boréale au nord des grandes trouées lorsque le diamètre de la trouée est 1.124 fois plus grand que la hauteur de la canopée. Au cours de cette étude, nous comparerons la transmission lumineuse ainsi que la densité de régénération sous couvert vs en trouée et nous établirons dans les trouées un transect nord-sud pour voir s'il y a plus de régénération au nord.

### **Objectifs**

Nous avons étudié la transition entre les peuplements denses et les peuplements ouverts sous l'angle de la dynamique des trouées. Les objectifs étaient : 1) de déterminer si la proportion de forêt en trouée augmente et si les trouées s'agrandissent avec le temps; 2) d'évaluer si la mort des arbres est reliée à des facteurs exogènes ou endogènes et si l'ouverture des forêts se produit de façon subite ou graduelle; 3) d'établir si l'ouverture des forêts est due à un manque de régénération, à une croissance limitée de la régénération ou à ces deux contraintes. Les taux de transmission lumineuse et l'abondance de la sphaigne et des éricacées ont été considérés pour l'étude de la régénération dans les trouées.

Comme les vieilles forêts de la ceinture d'argile sont souvent ouvertes, nous nous attendons à ce que la taille des trouées ainsi que la proportion de la forêt en trouée augmentent proportionnellement avec l'âge du peuplement. Nous croyons que la formation des trouées s'échelonne dans le temps puisque la mort des arbres créateurs de trouée serait asynchrone, lente et graduelle plutôt que précipitée par des perturbations naturelles sporadiques comme une épidémie d'insectes ou un chablis.



La structure inéquienne des vieilles forêts ouvertes nous porte à croire que les trouées sont peu régénérées, c'est-à-dire que le nombre de gaules (individus  $> 1$  mètre,  $<$  que les 2/3 des arbres dominants et DHP  $< 5$  cm) ne compenserait pas le nombre d'arbres morts dans la trouée. De plus, la croissance de la régénération devrait être faible en raison de la paludification qui s'accroît avec le temps. Finalement, l'ouverture de la canopée n'aurait pas d'influence sur la régénération préétablie. Il n'y aurait donc pas de reprise de croissance associée à la création d'une trouée.

Le pourcentage de transmission lumineuse au sol augmenterait proportionnellement à la taille des trouées et à l'âge des peuplements. En effet, à mesure que la superficie d'une trouée augmente, la moyenne et l'étendue des niveaux de lumière s'accroissent (Canham et *al.* 1990). Bien qu'un apport accru de lumière devrait être bénéfique à la régénération des arbres, la présence de la sphaigne et de certaines éricacées héliophiles pourrait être néfaste pour la germination et la croissance de la régénération.

Notre recherche complètera les études précédentes en étant axée sur un stade de développement moins étudié dans la région de la ceinture d'argile, celui de la transition entre la forêt mature et la forêt surannée, et permettra de développer une approche d'aménagement forestier durable basée sur cette phase de transition.

## CHAPITRE I

### THE ROLE OF GAPS IN BLACK SPRUCE STAND DYNAMICS ALONG A CHRONOSEQUENCE IN NORTHWESTERN QUEBEC

Cet article a été écrit par Annick St-Denis<sup>1</sup>  
et révisé par Daniel Kneeshaw<sup>1</sup> et Yves Bergeron<sup>1,2</sup>.

<sup>1</sup> Centre d'étude de la forêt (CEF), Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, H3C 3P8.

<sup>2</sup> Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Québec, J9X 5E4.

## 1.1 Abstract / Résumé

Black spruce forests growing on clay soils of northwestern Quebec change structure from dense even-aged stands to open uneven-aged stands. These forests become unproductive over time because they are prone to paludification. The main goal of our study was to document the mechanisms of transition between dense and open stands in terms of gap dynamics, gap makers and tree recruitment. Nine stands along a 50 to 250 year old gradient were sampled with the Line Intersect Sampling method. Gap fraction increased with stand age from 18 to 77%. The majority of gaps were small (80% < 30 m<sup>2</sup>), but it was very difficult to delimit gaps in forests older than 140 years because tree density was too low. Consequently, light transmission did not increase with gap area but with stand age. Gaps were created by an average of 4 to 5 gap makers and most of them (69%) were found snapped. Mortality of gap makers occurred between 1951 and 2004 and 75% of them died between 1980 and 1999. Regeneration density was higher than we thought (mean of 1.7 stems/m<sup>2</sup>) and it was 95% composed of black spruce layers. Most gap fillers were mainly smaller than one meter in height and often older than 75 years, but only 15% experienced a significant growth release. Instead of a lack of regeneration, the opening of the forests is probably due to a lack of growth associated with organic cold and wet deposits. Partial cuts could be implemented only on the most productive and unpaludified sites, while organic matter removal will be required to recreate good growth conditions and support seedling germination on low productivity sites.

KEY WORDS: black spruce, gap, gap maker, tree regeneration, light transmission.

Les peuplements d'épinettes noires établis sur les sols argileux du nord-ouest québécois évoluent d'une forêt dense et équiennne à une forêt ouverte et de structure irrégulière. Ces forêts deviennent improductives avec le temps car elles sont sujettes à la paludification. La transition entre peuplements denses et peuplements ouverts a été étudiée sous l'angle de la dynamique des trouées, de la mortalité des arbres et de leur régénération. Des transects ont été établis dans neuf sites âgés entre 50 et 250 ans. Les proportions de trouées ont augmenté de 18 à 77% avec l'âge des peuplements. Les trouées étaient généralement petites (80% < 30 m<sup>2</sup>), mais elles n'ont pu être délimitées dans les peuplements plus vieux que 140 ans puisque les arbres étaient trop espacés. La transmission lumineuse dans les trouées n'était pas reliée à l'aire des trouées, mais plutôt à l'âge du peuplement. Les trouées ont été créées par 4 à 5 arbres morts, en moyenne, dont la plupart (69%) étaient cassés. Bien que la mortalité s'échelonne de 1951 à 2004, 75% des arbres sont morts entre 1980 et 1999. La régénération dans les trouées était assez dense (1,7 tiges/m<sup>2</sup>). Elle était constituée à 95% de marcottes d'épinettes noires dont la majorité mesurait moins d'un mètre. En plus d'être souvent vieux (>75 ans), peu de gaules (15%) ont montré une reprise de croissance significative. L'ouverture des forêts est due à un manque de croissance associé aux sols organiques froids et humides qui se développent. Afin de favoriser des conditions propices à la croissance et à la germination, les coupes partielles devraient être effectuées seulement sur les sites non paludifiés et encore productifs alors qu'une technique qui perturbe davantage le sol devrait être privilégiée pour les sites improductifs.

MOTS-CLÉS : épinette noire, trouée, mortalité, régénération, transmission lumineuse.

## 1.2 Introduction

Gaps have a direct impact on forest succession in multiple ecosystems. The phenomenon has been well documented in tropical and temperate forests (Brokaw 1985; Denslow 1987; Whitmore 1989; Canham 1989; Runkle 1981, 1982) and has become better studied in boreal forests (Kneeshaw and Bergeron 1998, 1999; Narukawa and Yamamoto 2001; Pham *et al.* 2004). Variations in gap size influence species composition, growth rates and the distribution of heights of the regeneration layer (Brokaw 1985). In boreal forests, a short interval between fires precludes major changes in forest composition (Johnson 1992). However since the Little Ice Age, fire frequency and burned areas have decreased considerably in the eastern part of Canada (Bergeron 1998; Bergeron *et al.* 2001). More stands escape therefore fire for periods long enough to reach the old-growth stage initiated by the death of first cohort trees creating gaps and by understorey stems growing to the canopy (Oliver and Larson 1990; Kneeshaw and Gauthier 2003).

Through diverse boreal forests, gap fraction may vary (31% in Scandinavia, 35% in Russia, 50% in British-Columbia, 54% and 60% in Eastern Quebec), but the majority of gaps are smaller than 150 m<sup>2</sup> (Liu and Hytteborn 1991; Drobyshev 1999; Bartemucci *et al.* 2002; Pham *et al.* 2004; Pérignon 2006). The impact of gap formation on regeneration is less clear than in temperate and tropical forests; gaps do not necessarily involve species succession or relay floristics (Liu and Hytteborn 1991; Hill *et al.* 2005; De Römer *et al.* 2007). Gap formation should generate an increase in light levels. However, in high latitude mixed-species stands, direct light only reaches the forest floor in the very largest gaps due to the low sun angle (Kneeshaw and Bergeron 1998). These few large gaps are required for the maintenance of early successional and shade-intolerant species such as aspen, while the frequent smaller gaps promote the transition towards dominance of shade-tolerant species such as fir (Leemans 1991; Kneeshaw and Bergeron 1998, 1999). On the other hand, self-replacement is common in coniferous stands dominated by late-successional and shade-tolerant individuals (Leemans 1991; Pham *et al.* 2004; Kneeshaw and Gauthier 2003).

Forest development is thus more related to structural change (De Grandpré et al. 2000; Harper et al. 2003) than to species change. This situation is occurring in black spruce (*Picea mariana*) stands growing on the Clay Belt, a physiographic area of northwestern Quebec and northeastern Ontario dominated by clay soils. After a high severity fire, trees rapidly establish on the mineral soil to form a dense even-aged stand dominated by tall stems, which evolve to an open uneven-aged stands dominated by smaller trees (Lecomte et al. 2006). Structural change is possible because advance regeneration is often abundant in these forests (Groot 1984) although the opening of these stands suggests either a lack of regeneration or a lack of growth of the second cohort trees.

Forests growing on poorly drained soils of the Clay Belt are prone to paludification as a result they become unproductive over time. During forest succession, soil organic layer increases (Simard et al. 2007) and *Sphagnum* species invade the bryophyte layer (Fenton and Bergeron 2006) leading to the formation of waterlogged conditions (Lavoie et al. 2005). Further, paludification reduces soil temperature and nutrient availability (Simard et al. 2007) which may restrict the growth of tree regeneration. When mortality is more important than tree recruitment, gaps may expand and become more abundant. On the Clay Belt, stand break up begins about 100 yrs after fire and almost all forests older than 200 yrs are open (Harper et al. 2002; Boudreault et al. 2002; Lecomte et al. 2006). Secondary disturbances such as spruce budworm outbreaks affect stands aged 100-300 yrs, although wind has a greater impact at about 100 yrs (Harper et al. 2002). In fact, black spruce trees become more susceptible to windthrow once they reach a height of 17 to 21 meters (Whynot and Penner 1993; Smith et al. 1987). Once initiated, stand break up proceeds generally rapidly and some stands may lose up to half their volume in a decade (Whynot and Penner 1993; Arnup et al. 1988).

Black spruce stands tend to remain open and non productive until they are rejuvenated by fire (Viereck 1983; Whynot and Penner 1993). Actually, productivity shifts from the overstorey to the forest floor (Viereck 1983). Conifers fail to regenerate successfully because favourable seedbeds are limited in the absence of high severity fires while ericaceous shrubs regenerate by vegetative methods (Mallik 2003). In stands of northwestern Quebec, the amount of light

triples from young dense stands to open old stands (Fenton and Bergeron 2006). This evolution of light and moisture in the forest floor leads to understorey species changes (Lecomte *et al.* 2005). Feathermosses are gradually replaced by *Sphagnum* spp. (Fenton *et al.* 2006) while ericaceous shrubs, dominated by *Rhododendron groenlandicum*, increase in cover (Lecomte *et al.* 2005). Black spruce seedlings may die as they are engulfed by *Sphagnum* (LeBarron 1945) while ericaceous competition and allelopathy may also be a potential cause of conifer regeneration failure (Mallik 2003). Labrador tea (*Rhododendron groenlandicum*) for example may negatively affect the establishment and growth of *Picea mariana* due to its faster growth (Chapin 1983).

Black spruce may also reproduce vegetatively, by layers (Viereck 1983) which can grow as well as seedlings (Paquin *et al.* 1999). Layers may even release after clear-cutting (Paquin and Doucet 1992b). In fact, growth of black spruce regeneration is influenced more by site quality than by mode of reproduction (Boily and Doucet 1993; Paquin *et al.* 1998). Despite possibly poor growth conditions it has been shown that growth rates of advance regeneration in the Clay Belt usually increase after overstorey removal by forest harvesting (Groot and Hökkä 2000). However, it is not known to what extent advance regeneration can release after gap formation or expansion because light transmission increases as a function of gap diameter and the height of surrounding trees (Liefers *et al.* 1999).

The goal of this study was to document the mechanisms of transition between dense and open stands through a gap dynamics perspective. Gaps were measured along a 50 to 250 year time since fire gradient to verify if gap fraction and gap size increase with stand age. Furthermore, tree mortality was studied to establish whether forests open suddenly or gradually and if mortality is due to secondary disturbances such as windthrow and insect outbreaks. We also wanted to know if forests remain open due to a lack of regeneration, a slow growth of the second cohort trees or both. We hypothesized that gap fraction would gradually increase with time since fire due to gap expansion caused by the asynchronous death of gap makers. We also expected that gaps would not be filled due to both a lack of regeneration and slow tree growth.

## 1.3 Methods

### 1.3.1 Study area

The study area is located in the eastern boreal forest of Canada, in northwestern Quebec (49°00' to 50°00' N; 78°30' to 79°20' W). At this latitude, the bioclimatic domain is the black spruce (*Picea mariana*) feathermoss forest (Robitaille and Saucier 1998). The climate is cold and wet, the average annual temperatures recorded at the closest weather stations are 0.7°C and -0.7°C and the average annual precipitation varies between 890 mm and 906 mm [Means calculated for the period 1971-2000 from La Sarre 48°46'N, 79°13'W and Matagami 49°46' N, 77° 49' W, respectively] (Environment Canada, 2004). The region is part of the Clay Belt of western Quebec and north-eastern Ontario (Lefort 2003), a major physiographic area created by deposits left by the glacial Lakes Barlow and Ojibway (Vincent and Hardy 1977). The topography is relatively flat and soils are dominated by clay and organic deposits. Fire is the most important disturbance; however the fire cycle increased from 135 years between 1850 and 1920 to 398 years after 1920 (Bergeron *et al.* 2004). Harvesting is common throughout most of the territory.

All stands originated from a high severity fire suggesting that they were initially dense and even-aged (Lecomte *et al.* 2006, Simard *et al.* 2007). These stands are different from stands that originated following a low severity fire where not all the organic layer was burned and consequently where productivity is lower (Lecomte *et al.* 2006, Simard *et al.* 2007). Stands were dominated by black spruce (*Picea mariana*). Jack pine (*Pinus banksiana*) was co-dominant and present only in young and mature stands, Trembling aspen (*Populus tremuloïdes*) occurred in mature stands while Balsam fir (*Abies balsamea*) was uncommon (Table 1). The ground layer was covered mainly by *Pleurozium schreberi* and others feathermosses with some patches of *Sphagnum* species. In young and dense forests, plants like *Gaultheria hispidula*, *Cornus canadensis* and *Clintonia borealis* were present but rare while ericaceous shrubs like *Rhododendron groenlandicum* and *Vaccinium* spp. became more abundant in older forests. Most of these stands were part of previous studies: on the effects of fire severity (Lecomte *et al.* 2005, 2006), on productivity and paludification (Légaré 2005;

Simard *et al.* 2007), on bryophyte communities (Fenton and Bergeron 2006) and are part of studies in progress: on tree mortality (V.-A. Angers, pers. comm.) and on epiphytic lichens (C. Boudreault, pers. comm.). Our sampling took place during the summers 2005 and 2006.

### **1.3.2 Data collection**

#### **1.3.2.1 Gaps**

Nine black spruce stands were sampled along a 50 to 250 year time since fire gradient which represents the period that follows stand break up. The sites have been used in previous studies and dendrochronological analysis, analysis of the forest floor, of slope and soil texture, were conducted to ensure that stands established under similar conditions (Lecomte *et al.* 2005, 2006; Fenton and Bergeron 2006; Simard *et al.* 2007). Stand age was determined from a stand initiation map and was verified by dating a few dominant trees (see Lecomte *et al.* 2006 or Simard *et al.* 2007 for details). The oldest dated stand was 226 years old, but may be older as the C<sup>14</sup> dating of the charcoal layer indicated 369 years since the last fire. The difference between C<sup>14</sup> dates and dendrochronological ages was greater in old sites, but did not alter the order of stands in the gradient. Therefore, we used the dendrochronological ages which provide a lower bound on stand age and are probably correct in young stands. In order to compare gap characteristics according to time since fire, stands were classified into one of five age classes: young (50-80 yrs), mature (80-110 yrs), over-mature (110-140 yrs), old-growth (140-200 yrs) and oldest (> 200 yrs) (Table 1.1).

We used the line intersect sampling method to calculate gap fraction as the ratio of transect length in gaps divided by the transect length (Runkle 1982; Battle *et al.* 1996). Stand areas were limited by anthropogenic disturbances and variations in forest characteristics. Consequently, only two to four parallel 100 meter long transects, spaced 30 meters from each other, were used in each stand. Transects were oriented along the longest axis of the stand, except for the old-growth stands where they were oriented in a north-south direction.



We define a gap as the vertical projection of a canopy opening caused by the mortality of one or more mature trees (Kneeshaw and Bergeron 1998). There are two kinds of gaps: the canopy gap which is the area directly under the canopy opening and the expanded gap which includes the canopy gap plus the adjacent area extending to the stems of surrounding trees (Runkle 1982). However, due to the narrow conical crown of black spruce there are few differences in size between the two kinds of gap (Pham *et al.* 2004), so we only measured canopy gap. In order to differentiate a gap from natural tree crown spacing, a gap had to have an axis at least one meter in length. Also, regeneration present inside the gap had to be lower than two-thirds of the canopy height of the surrounding trees (Pham *et al.* 2004). We found some openings without gap makers probably because dead trees were decomposed or hidden by the sphagnum cover or simply because these openings were due to a lack of post-fire regeneration. We measured openings without gap makers and added them to the gap fraction to calculate total canopy openness.

For each gap encountered along the transect, we estimated gap area using the formula for an ellipse, measuring the longest axis and the largest perpendicular axis (Runkle 1981, 1982, 1985). Some gaps showed a heart shape or a “L” shape, so we added another ellipse to estimate gap area. When a mature tree was found in the middle of a gap, its area was calculated and subtracted from the gap area. In stands older than 140 years, we could not measure gap size because of the low tree density and the uneven-aged structure. In these sites, openings were interconnected, so only gap fraction and canopy openness were calculated. Basal area was measured at two random locations in each transect with a prism of factor 2, while tree density was measured three times per stand in a 10 m x 10 m quadrat.

**Table 1.1** Characteristics of the nine sampled stands: site name, dendrochronological stand age, age class, mean and standard deviation of species density

Site	Stand age (years)	Age class	Black spruce density (stems/ha)	Jack pine density (stems/ha)	Trembling aspen density (stems/ha)	Balsam fir density (stems/ha)
N4	57					
		50-80	3920 ± 1020	220 ± 270	-	80 ± 100
N59	76					
S1	88					
		80-110	2940 ± 1330	400 ± 690	400 ± 560	-
N23	90					
N8	131					
		110-140	2200 ± 320	-	-	10 ± 20
N75	132					
C1	168					
		140-200	1720 ± 740	-	-	20 ± 40
POP1	173					
N50	226	> 200	1730 ± 670	-	-	-

### 1.3.2.2 Gap makers and tree recruitment

In each gap, we took data on all dead trees which contribute to create the gap (gap makers). Gap makers had a DBH superior to 5 cm and a height of at least two-thirds of the canopy height. We distinguished different modes of mortality for the trees: standing dead, uprooted, broken (at the base, at one quarter of the height of the tree as judged by the height of the break point plus the length of the associated log, at a third, a half or two-thirds) and snapped crown for trees standing dead with fallen crown, which is common for old *Picea mariana* (N. Fenton, pers. comm.). The mode of mortality and also the number of gap makers, the species, the orientation of the log for broken and uprooted trees, the height and the DBH for standing dead and snapped crown trees were noted.

Tree recruitment was also sampled in all gaps. When the gap area was less than 7 m<sup>2</sup>, the entire gap was sampled. When the gap area was greater than 7 m<sup>2</sup>, we sampled the regeneration in a 2 meter wide transect oriented north-south in the expanded gap, *i.e.* from stem to stem. In boreal forests, the sun angle is lower and there is more radiation in the northern part of the gap (Canham *et al.* 1990). We wanted to see if regeneration density follows this axis of increased light radiation from the southern edge to the northern edge of the gap (Kneeshaw and Bergeron 1999). We evaluated all regeneration as either saplings [trees higher than 1 m (Runkle 1981) but smaller than two-thirds of the canopy height (Pham *et al.* 2004) and/or having a DBH < 5 cm] and gap fillers [including saplings and regeneration smaller than 1 m]. Every gap filler was grouped by species, by 15 cm height class (0-15; 15-30;...; 195-210; > 210), by position in the gap (north, middle, south) and by mode of reproduction (layer or seedling). Furthermore, we noted whether gap fillers were free of competition which means being at least 50 cm from another gap filler (e.g. Kneeshaw and Bergeron 1998) and if they were growing in a sphagnum cover. For stands older than 140 years, where gaps were not delimited, gap makers and saplings were sampled in a four meter wide transect oriented north-south and tree recruitment in a two meter wide transect, along the same transects used to calculate gap fraction.

### 1.3.2.3 Light and understorey

For each stand, six gaps and six locations under canopy cover in the transects were randomly chosen to take hemispherical photographs and compare light transmission between these two environments. Hemispherical photographs were taken during conditions of diffuse skylight using a fisheye lens mounted on a Nikon Coolpix 4500 digital camera. The camera was always located in the middle of the gap or under canopy, at 30 cm above the ground, in a horizontal position and oriented to the magnetic north. Shrubs and plants in the immediate environment of the lens were displaced to avoid shading from the understorey. Photographs were then analysed with the software Gap Light Analyser (version 2.0).

Sphagnum cover was evaluated in all gaps and in a 2 meter wide transect inside gaps in the old-growth stands. The cover of understorey species was estimated in the six gaps per stand

where light transmission data was taken. Cover was estimated in five 20x20 cm plots located to the north, the south, the east, the west and the middle of each gap. The mean was then calculated for the five cover estimations for each species in each gap. The understorey was largely dominated by ericaceous species, so we combined all the ericaceous species covers for the analysis of their impact on regeneration density.

### 1.3.3 Dendrochronology

We took samples of gap makers and gap fillers in four gaps per stand. Gaps were chosen randomly among those that had at least 3 saplings (when possible) with the goal of studying the impact of mature tree death on the growth of gap fillers. All dead trees and a maximum of 3 saplings (or gap fillers close to 1 m high) inside these gaps were cut to take disks at the bottom of their stems. For some dead trees which had rotten bases, disks were taken in the best part of the first three meters of the trunk. Disks were sanded and a few had to be eliminated because they were too decomposed to be sanded. Rings were counted and measured on two radii using a Velmex Uni Slide measuring table (0.001 mm resolution). When the samples were not too rotten, the radii were perpendicular; when they were affected by decomposition, the radii followed a path through the best part of the disks. Trees were then cross-dated with event years and verified by comparing reference chronologies with the COFECHA (Holmes 1999) and TSAP (Rinn 1996) programs. Reference chronologies originated from previous studies in the region (M. Simard, unpublished data; Hofgaard *et al.* 1999). Rings were counted on 120 cookies and 105 of them were cross-dated successfully. This way, we established the age at the time of death to see if gap makers were young or senescent and the year of gap maker death to know if mortality was punctual or asynchronous.

Disks of gap fillers were also sanded and measured. 101 gap fillers were sampled (95 black spruce and 6 balsam fir). 82% of them were layers and the height varied between 65 cm and 6.8 m with a mean height of 2.73 m. We measured 2 radii, but to do the analyses, we used only the longest one or the first one if they were of equal length. We wanted to know if the

gap fillers experienced a growth release at the time of death of the gap makers. We used the IMPACT micro-program (from the Dendrochronology Program Library) to compare mean annual radial increment before and after an impact or disturbance, here the opening of the canopy, which is thought to cause a change in growth (Holmes 1999). We define a growth release as a growth change in a tree-ring series exceeding 200% and lasting 5 years. We chose a criteria of 200% because growth rates are very low making the method very sensitive (Fraver and White 2005). We limited our time comparison to 5 years before and after the year of tree death so that we could use all the gap makers dead before 2000. Using 10 years as done by others (Nowacki and Abrams 1997; Black and Abrams 2004; Fraver and White 2005) would have reduced the sample size of dead trees by one third, since many of the trees would have died too recently to be included given the formula for growth release.

$$\text{Growth release} = M2/M1 * 100\% > 200\%$$

where M2 : mean annual radial increment of 5 years after the death of a gap maker

M1 : mean annual radial increment of 5 years before the death of a gap maker

#### 1.3.4 Data analysis

Linear regressions were used to test the relationship between canopy openness and gap fraction as a function of stand age as well as light transmission as a function of gap area and stand age. Modified Student tests (unequal variances) were used to compare the means of light transmission in the gap and under the canopy and the means of regeneration density in gaps and under the canopy. A one-way ANOVA with a Kruskal-Wallis test was performed (data not normal) in order to evaluate the effect of position in the gap on the number of gap fillers. We also tested the regeneration density in gaps vs under the forest canopy using a Kruskal-Wallis test because data were not normally distributed. In addition, Spearman correlations between regeneration density in gaps and environmental variables (stand age, canopy openness, light transmission, *sphagnum* cover, *ericaceous* cover, basal area, stand density and gap maker density) were calculated. Relationships between these variables were then further evaluated using a PCA. All statistical analyses were conducted using the JMP

computer program (version 5.1) and with Canoco for Windows (version 4.52). The critical value of  $\rho$  for all tests was 0.05.

## 1.4 Results

### 1.4.1 Gap and stand characteristics

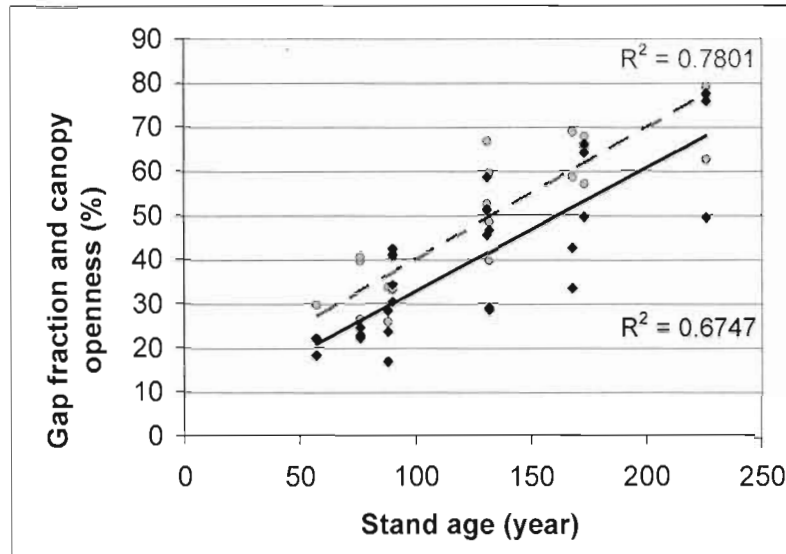
Gap fraction increased with stand age from 18.1% to 77.4% (slope = 0.2789, Prob > |t| = <0.0001,  $R^2 = 0.6747$ ) (Figure 1.1). Canopy openness, which includes both gaps and openings without gap makers, was on average 8% greater than gap fraction. Canopy openness also increased with stand age (slope = 0.2973, Prob > |t| = <0.0001,  $R^2 = 0.7801$ ) and reached a maximum of 79.1% in the oldest stand (226 years). On the other hand, tree density decreased from 4220 stems/ha in the youngest stands to 1730 stems/ha in old-growth stands. Stand basal area reached a maximum in mature stands (80-110 years) and then, also decreased with time (Table 1.2). For example, basal area decreased from 52 m<sup>2</sup>/ha in mature stands to 16 m<sup>2</sup>/ha in the oldest stand. Fluctuations of basal area and tree density within each stand depend on the abundance of gaps where data were taken.

**Table 1.2** Stand characteristics: tree density, mean, standard deviation, maximum and minimum basal area by stand age

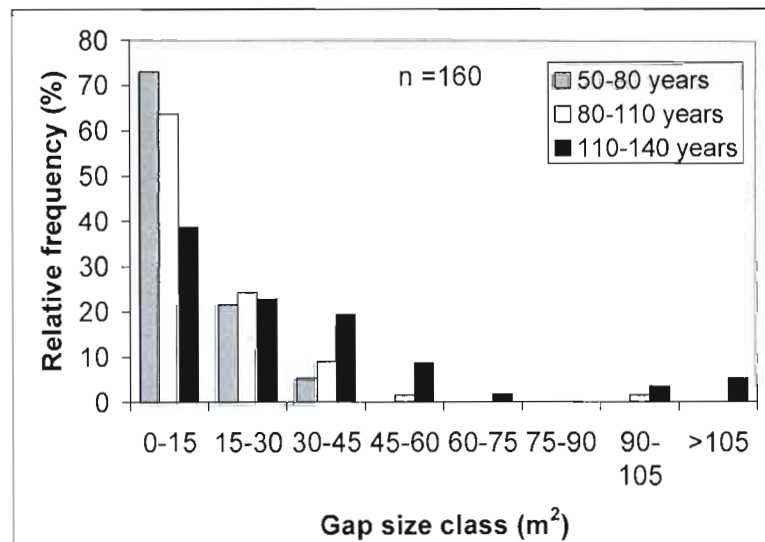
Stand development stage	Stand age class (years)	Tree density (stems/ha)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Maximum basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Minimum basal area (m <sup>2</sup> /ha)
Young	50-80	4220 ± 1180	37 ± 7	44	26
Mature	80-110	3740 ± 830	41 ± 8	52	26
Over-mature	110-140	2210 ± 320	30 ± 3	36	25
Old-growth	140-200	1730 ± 710	30 ± 8	41	19
Oldest stand	> 200	1730 ± 670	20 ± 5	26	16

Gaps were generally small (Figure 1.2) and 80% were less than 30m<sup>2</sup> in area. There were more small gaps in young stands (mean of 11.9 m<sup>2</sup>) but the larger gaps, including the largest one (207.75 m<sup>2</sup>), were found in the 110-140 year old stands (mean of 32.9 m<sup>2</sup>). The old-growth stands (>140 years) would probably contain even larger gaps if we had been able to delimit them, but due to the low density of these forests, the wide tree spacing and the uneven-aged structure, openings were interconnected.

Gap size seemed to have no influence on light transmission (slope = 0.0578, Prob > |t| = <0.2132, R<sup>2</sup>=0.0385). However, light transmission in openings increased proportionally with stand age (slope = 0.1102, Prob > |t| = <0.0001, R<sup>2</sup> = 0.6176) (Figure 1.3a and 1.3b) as stand density decreased. Light transmission rates under forest canopy and in the middle of gaps were statistically different when we separated young and mature stands from over-mature and old-growth stands. In stands younger than 110 years, the mean light transmission was 15.4% in the middle of the gaps and 17.1% under canopy cover (modified Student test, Prob > |t| = 0.0253) comparatively to 25.7% and 22.2% (modified Student test, Prob > |t| = 0.0210) in stands older than 110 years.

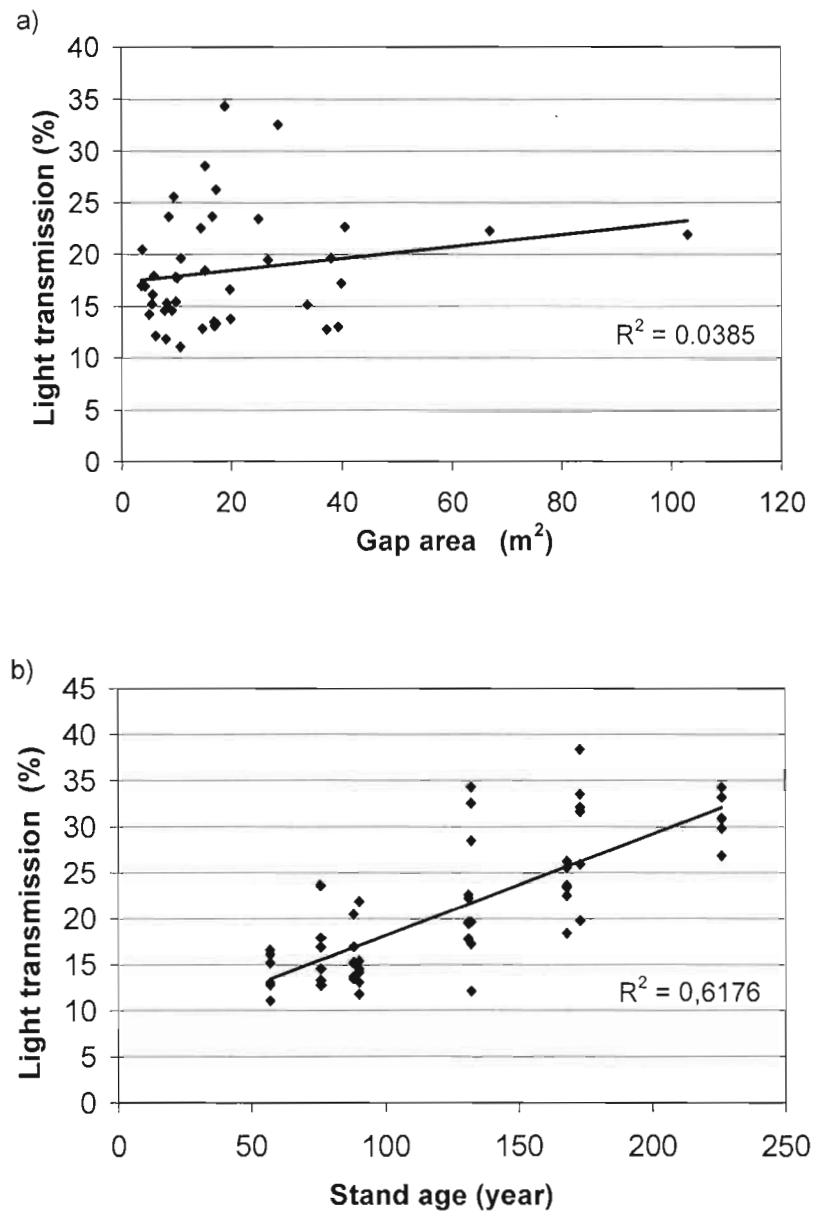


**Figure 1.1** Gap fraction in black and percentage of canopy openness in grey (including gaps and openings without gap makers) as a function of stand age.



**Figure 1.2** Gap size frequency for stands younger than 140 years.



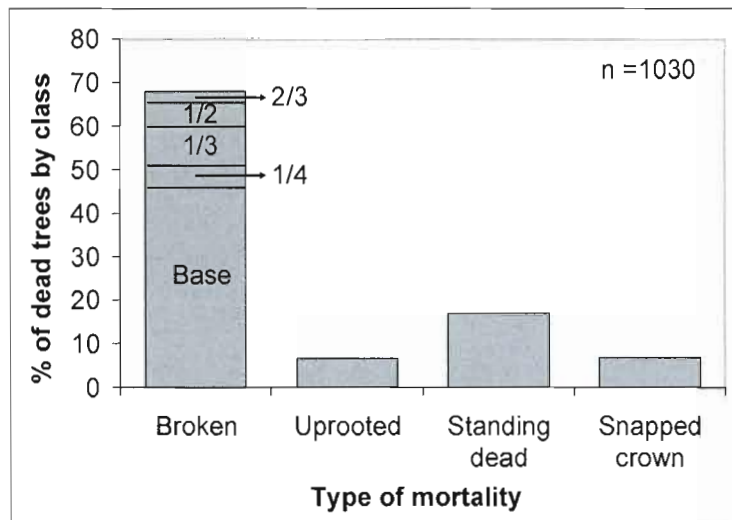


**Figure 1.3** Gap light transmission as a function of (a) gap area for stands < 140 yrs and (b) of stand age.

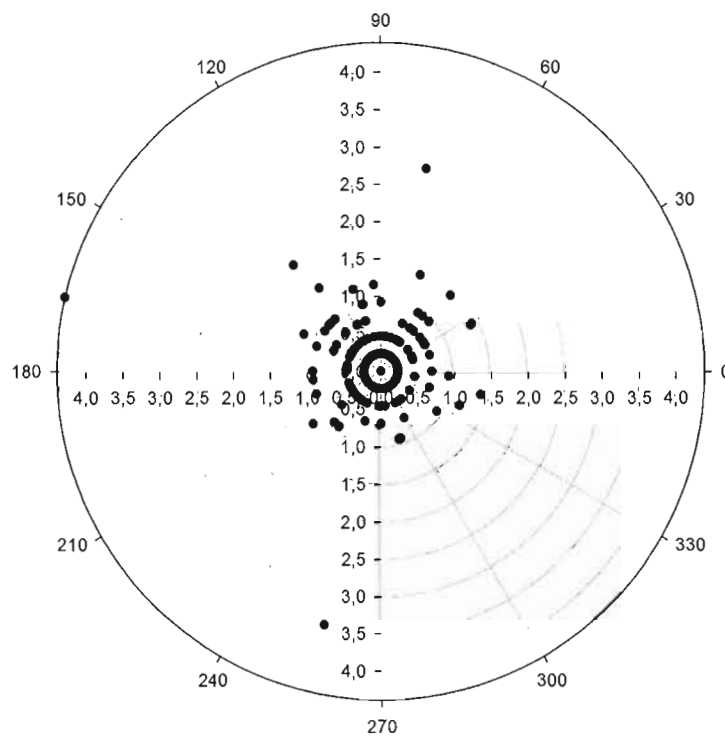
### 1.4.2 Gap makers

Gaps were created by the mortality of an average of 4 to 5 mature trees. The majority of gaps (95%) had less than 10 gap makers and 13% resulted from the mortality of only one mature tree. Gap makers were mostly found broken (69%) of which 47% were snapped at their base, 4.7% at a quarter of the trunk, 9.5% at a third, 6.3% at a half and 1.8% at two-thirds of the total height (Figure 1.4). Even if we did not quantify it, we observed many logs broken in more than one piece. Downed wood (76%) was more prevalent than snags (24%) which include gap makers standing dead in the entirety (17%) and gap makers standing dead with their crown snapped (7%). Moreover, uprooted trees were not frequent (7%) (Figure 5) and logs of uprooted stems and those broken at their base fell in many different directions (Figure 1.5).

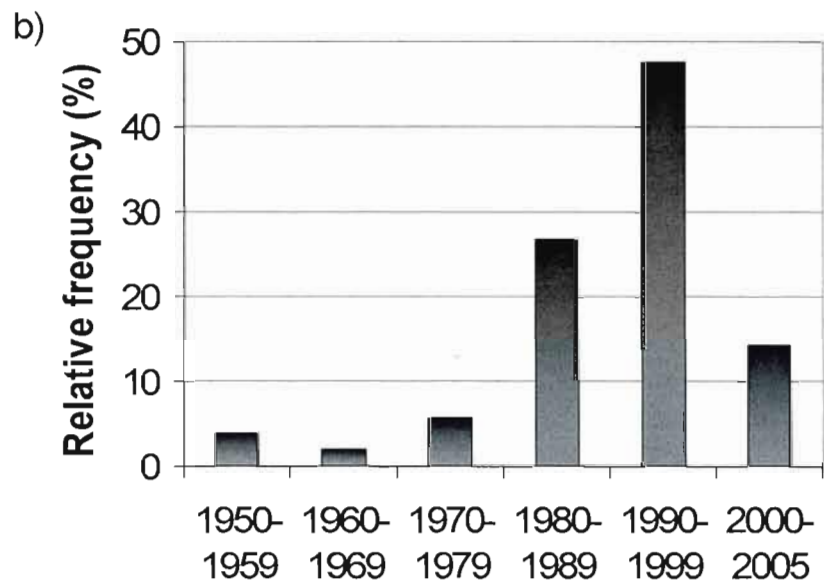
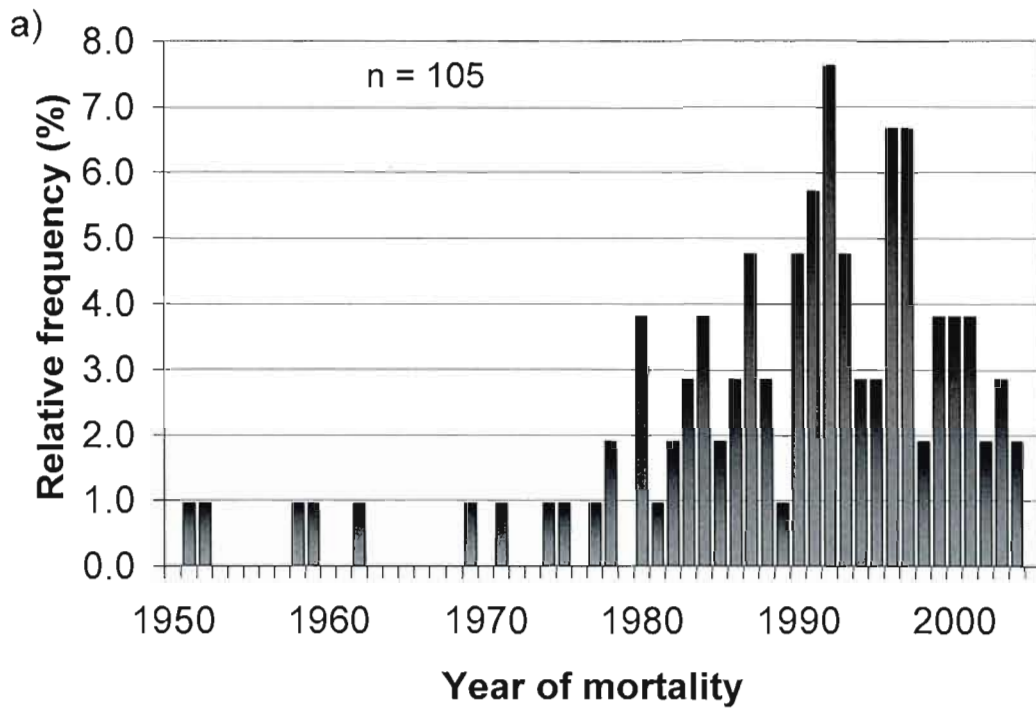
The dated samples of gap makers demonstrated that mortality occurred from 1951 to 2004 with small peaks in 1991 (5.7%), 1992 (7.6%), 1996 and 1997 (6.7% each) (Figure 1.6a). When we grouped mortality of gap makers by decade, we see that 48% of them died in the 1990's and 75% between 1980 and 1999 (Figure 1.6b). Given the increased probability of successfully dating trees that died recently, it is surprising that only 20% of gap makers died in the last decade, i.e. since 1997. On the other hand, the frequency of trees that died before the eighties should probably be higher than 11% since some trees may have decomposed. Indeed, we were not able to date the death of 15 stems because their rings were too decayed, plus many trees were not analysed because of their high degrees of decomposition. The number of gap makers was very low in old-growth stands (0.17 and 0.08 stems/m<sup>2</sup>) probably because the organic matter invaded the downed wood and some trees died a long time ago (Table 1.3).



**Figure 1.4** Observed type of mortality of gap makers: broken (at the base, at one quarter of the height of the tree as judged by the height of the break point plus the length of the associated log, at one third, a half or at two-thirds), uprooted, standing dead and broken crown.



**Figure 1.5** Relative frequency (%) of different directions of fallen logs (uprooted trees and trees broken at their base).



**Figure 1.6** Relative frequency of (a) stems by year of death of gap makers and (b) of gap makers grouped by decade; for all stands pooled.

### 1.4.3 Gap maker – gap filler comparisons

Gap makers were mostly black spruce (78%) with some jack pine (6%), trembling aspen (1%) and balsam fir (1%). A small proportion (14%) was not identified due to their advanced state of decomposition. Gap makers were replaced 99% by black spruce and 1% by balsam fir (Table 1.4). In contrast with our hypothesis, there were generally more saplings than gap makers in gaps, except for the 80-110 year old stands (Table 1.3). In these mature stands, the number of gap makers per area was the highest (0.61 stems/m<sup>2</sup>) and the number of saplings and the mean regeneration density were the lowest (0.08 stems/m<sup>2</sup> and 0.58 stems/m<sup>2</sup> respectively). In fact, regeneration density was negatively related to gap maker density (Spearman's Rho = -0.3927). In young and mature stands, mortality of small trees (DBH < 5cm) was important as an average of 0.86 and 0.31 stems/m<sup>2</sup> were dead (or 6 and 4 dead saplings per gap). In the other stands, this number decreased to 0.07 and 0.03 stems/m<sup>2</sup> (Table 1.3).

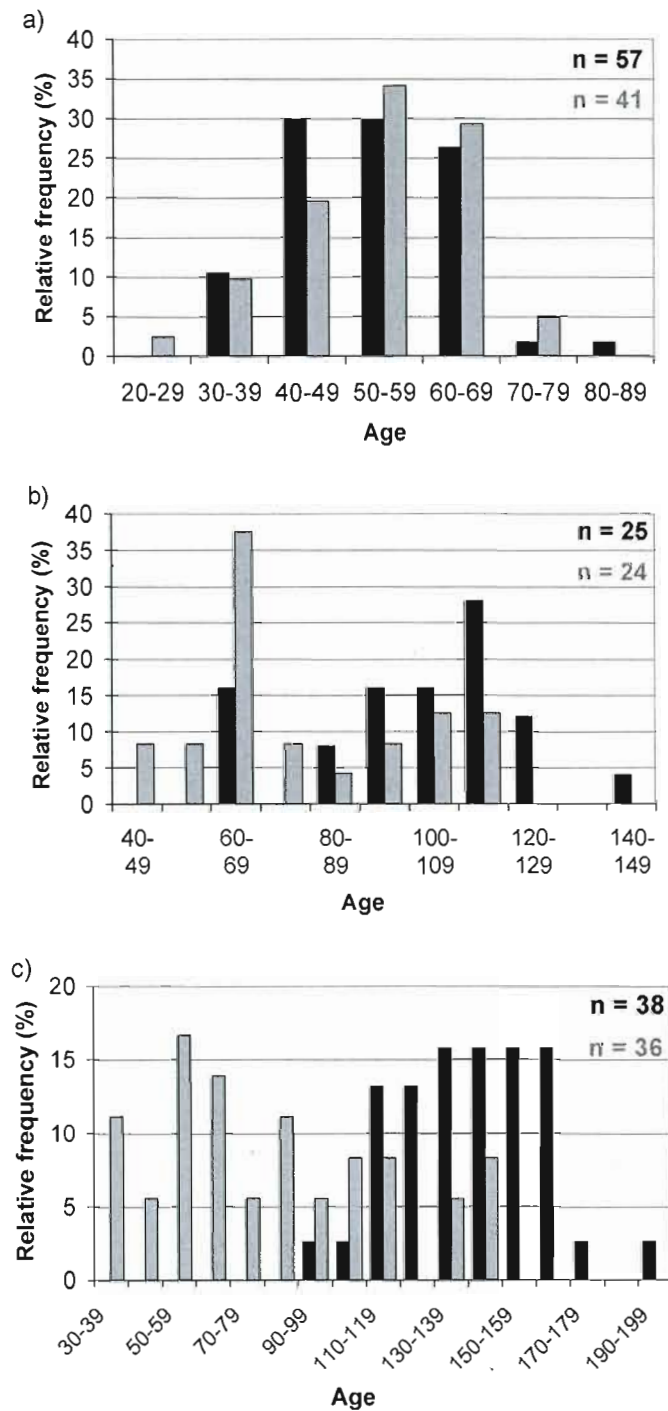
Gap fillers are often old, 27% of them had ages exceeding 100 years (in stands > 110 yrs). Furthermore, this age is a minimum estimate as some rings may have been located below the soil level (Desrochers and Gagnon 1997) which rises through the thickening of the moss layer (Boily and Doucet 1993). Many gap fillers seemed to have the same age as the gap makers. In young and mature stands (< 110 years), the age at the time of death for gap makers was similar to the current age of gap fillers with peaks between 40 to 69 years old and a mean age of 54 years for gap makers and 53 for gap fillers (Figure 1.7a). In stands 110 to 140 years old, the highest mortality occurred between 120-129 years old with a mean gap maker age of 101 years comparatively to 77 years for gap fillers (Figure 1.7b). In these stands, gap filler ages were spread between 40 and 119 years with a peak occurring between 60-69 years. Finally, in old-growth stands (> 140 years), mortality was scattered between 110 and 169 years old with a mean gap maker age of 140 years (Figure 1.7c). Gap fillers younger than gap makers became more frequent in older stands. In old-growth forests, the presence of a second cohort was more distinguishable; nonetheless gap filler mean age was still relatively high (81 years) (Figure 1.7c).

**Table 1.3** Densities of gap makers, saplings, dead saplings and regeneration by stand age class

Stand age (years)	Gap makers density (stems/m <sup>2</sup> )	Saplings density (stems/m <sup>2</sup> )	Dead saplings density (stems/m <sup>2</sup> )	Regeneration density (stems/m <sup>2</sup> )
50-80	0.40	0.74	0.86	1.77
80-110	0.61	0.08	0.31	0.58
110-140	0.22	0.48	0.07	2.28
140-200	0.17	0.32	0.07	2.18
> 200	0.08	0.52	0.03	2.74

**Table 1.4** Proportions of tree species for living trees, gap makers and gap fillers. The 14% of gap makers which were not identified to species were not included in the proportion to provide an easier comparison between stand, gap maker and gap filler species

Species	Living trees	Gap makers	Gap fillers
Black spruce ( <i>Picea mariana</i> )	90.8 %	90.7 %	98.9 %
Jack pine ( <i>Pinus banksiana</i> )	5.0 %	7.2 %	-
Balsam fir ( <i>Abies balsamea</i> )	0.8 %	0.8 %	1.1 %
Trembling aspen ( <i>Populus tremuloides</i> )	3.4 %	1.4 %	-
Tamarack ( <i>Larix laricina</i> )	-	-	< 0.1 %



**Figure 1.7** Age at time of death for gap makers (in black) and current age of gap fillers (in gray) (a) in stands younger than 110 years; (b) in stands 110-140 years old; (c) in stands older than 140 years.

#### 1.4.4 Gap fillers

Regeneration was 95% composed of black spruce layers with the remaining 5% being composed of black spruce and balsam fir seedlings. Tree regeneration density in gaps was relatively high ( $1.71 \text{ stems/m}^2$ ), but not statistically different than under the forest canopy ( $1.34 \text{ stems/m}^2$ ) (Kruskal-Wallis test,  $\text{Prob} > |z| = 0.1817$ ). Furthermore, only 10% of the regeneration was free of competition, i.e. at least 50 cm from the nearest individual. There were slightly more gap fillers in the northern part of the gaps (35%) than in the south (33%) or in the center (32%) (One-way ANOVA, Kruskal-Wallis test,  $\text{Prob} > \text{Chi Sq} = 0.0460$ ). Gap fillers were mainly smaller than one meter in height, 89% of them measured less than 105 cm (Figure 1.8). The height of saplings decreased as stands aged. The average was 3 meters in stands younger than 110 yrs, 2.8 m in stands 110-140 yrs old and 2.4 m for stands older than 140 yrs. Also, from the sub-sample of 101 gap fillers, only 15% had a growth release of more than 200% after the death of a gap maker.

Tree regeneration density was strongly correlated to stand age ( $r_s = 0.3893$ ), light transmission ( $r_s = 0.4433$ ), canopy openness ( $r_s = 0.3482$ ), sphagnum cover ( $r_s = 0.4164$ ), ericaceous cover ( $r_s = 0.6244$ ) and negatively correlated to basal area ( $r_s = -0.2587$ ), stand density ( $r_s = -0.4947$ ) and gap maker density ( $r_s = -0.3927$ ) (Table 1.5). All explanatory variables were strongly correlated with stand age, positively (canopy openness, light transmission, sphagnum cover, ericaceous cover) or negatively (basal area, stand density, gap maker density) (Table 1.5 and Figure 1.9). Besides 35% of the gap fillers were growing in sphagnum cover, regeneration density ( $0.58 \text{ stems/m}^2$ ) (Table 1.3) and sphagnum cover (13%) (Figure 1.10) dropped in mature stands (80-110 years) where stand basal area reached a maximum (Table 1). On the other hand, regeneration density was higher in over mature and old-growth stands ( $2.28$ ,  $2.18$  and  $2.74 \text{ stems/m}^2$ ) (Table 1.3).



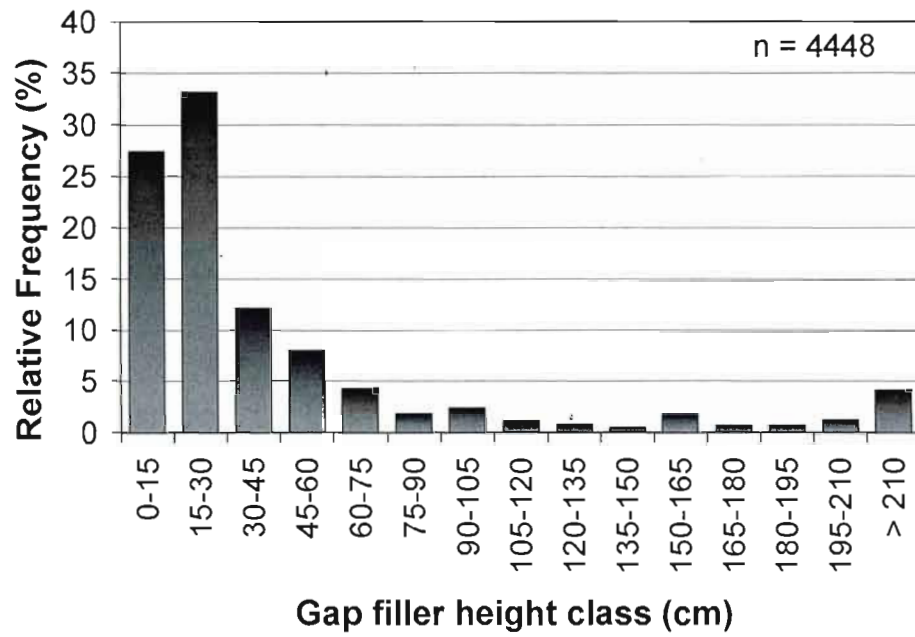
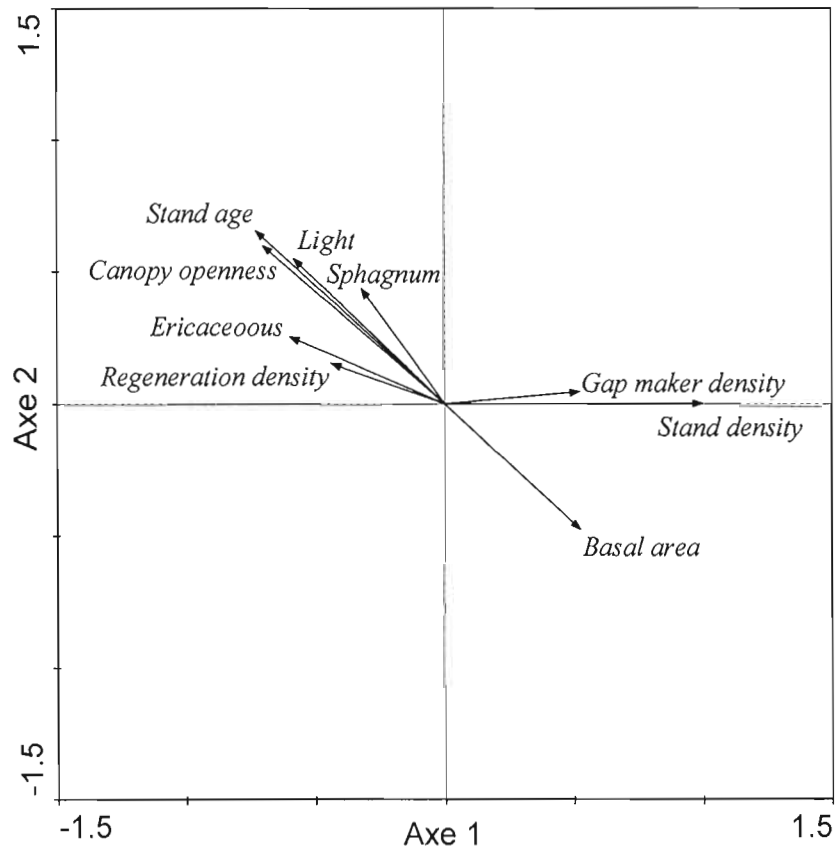


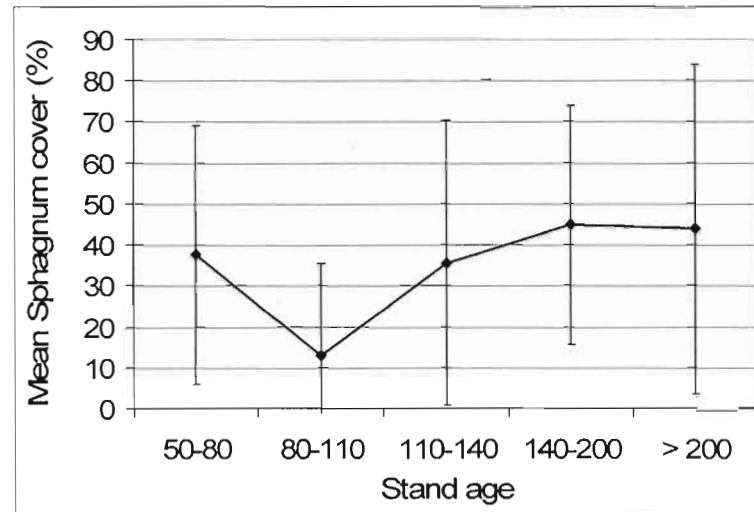
Figure 1.8 Frequencies of gap filler height class (cm).

**Table 1.5** Spearman correlation coefficients ( $r_s$ ) between regeneration density and stand age, light transmission in the middle of the gap, canopy openness of the stand, percentage of sphagnum cover in the gap, percentage of ericaceous cover in the gap, stand basal area, stand density and gap maker density

	Stand age	Light	Canopy Openness	Sphagnum cover	Ericaceous cover	Basal area	Stand density	Gap maker density	Regeneration density
Stand age	1.0000								
Light	0.7775	1.0000							
Canopy Openness	0.8907	0.7586	1.0000						
Sphagnum cover	0.3299	0.4317	0.3627	1.0000					
Ericaceous cover	0.7075	0.7056	0.7294	0.3432	1.0000				
Basal area	-0.6641	-0.6398	-0.6609	-0.2287	-0.5884	1.0000			
Stand density	-0.8238	-0.6520	-0.7514	-0.3264	-0.6780	0.5980	1.0000		
Gap maker density	-0.5373	-0.5282	-0.4918	-0.3419	-0.5064	0.4665	0.6433	1.0000	
Regeneration density	<b>0.3893</b>	<b>0.4433</b>	<b>0.3482</b>	<b>0.4164</b>	<b>0.6244</b>	<b>-0.2587</b>	<b>-0.4947</b>	<b>-0.3927</b>	<b>1.0000</b>



**Figure 1.9** Principal Component Analysis of the variables regeneration density, stand age, light transmission in the middle of the gap, canopy openness of the stand, percentage of sphagnum cover in the gap, percentage of ericaceous cover in the gap, stand basal area, stand density and gap maker density; axes 1 and 2.



**Figure 1.10** Sphagnum cover in the gap as a function of stand age class.

## 1.5 Discussion

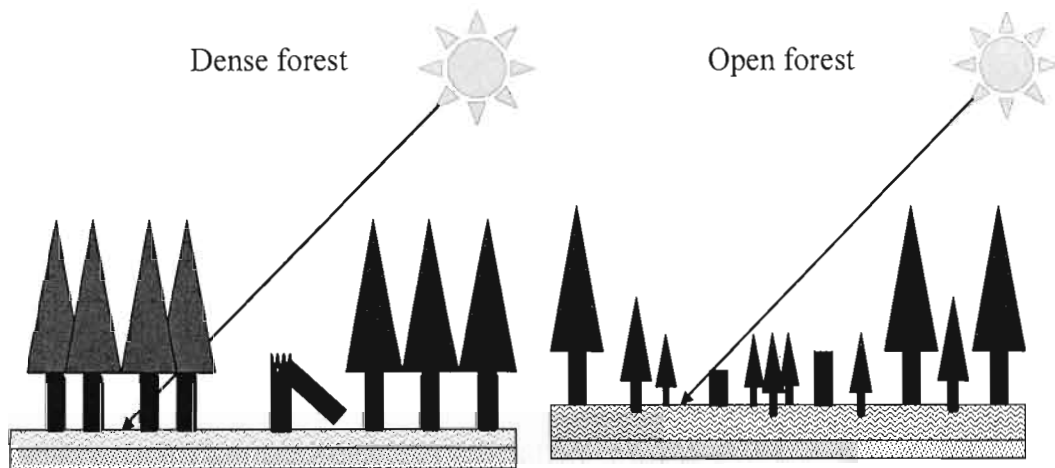
### 1.5.1 Gap characteristics

We show in this study that black spruce forests in northwestern Quebec open with time since fire from a gap fraction of 18.1% in young stands to 77.4% in the oldest. These percentages correspond to those of Harper *et al.* (2002 and 2006). They found that gap abundance increases with time since fire and can reach proportions over 80% (Harper *et al.* 2006). Most of their stands had a canopy cover of 20 to 60% except in the 50-75 and 75-100 year age classes where a higher proportion of stands presented a canopy cover over 60% (Harper *et al.* 2002). Canopy openness can be explained by gaps expanding over time (Liu and Hytterborn 1991). In our study, gaps in over-mature stands were on average 2.8 times larger than in young stands. Nonetheless, even in over-mature stands (mean of 33 m<sup>2</sup>), gaps are relatively small compared to those found in other boreal or subalpine forests where average gap size usually varies between 41 and 141 m<sup>2</sup> (McCarthy 2001). Gaps are small because of the conical and narrow crown of black spruce (McCarthy 2001; Pham *et al.* 2004), the main gap maker species, and the limited number of individuals creating a gap (average of 4 to 5 per

gap). As with other studies (Pham *et al.* 2004; Liu and Hytteborn 1991), the majority of gaps contain less than 10 gap makers. Canopy openness is mainly due to a drop in stand density and basal area which decreases to 1730 stems/ha and 20 m<sup>2</sup>/ha in the oldest stand. Tree density decreases to a point that gaps are interconnected and can not be delimited in old-growth forests.

Due to the small gap size (gap diameter frequently smaller than the height of surrounding trees) and the limited variation in gap area, light transmission does not show a good relation with gap area, for sites where the gap areas could be measured (< 140yrs). Light transmission is, however, correlated with stand age. The gap matrix evolves with time since fire in a forest island matrix. In a gap matrix, the measured light levels were greater under the canopy, while in the forest island matrix, they were higher in gaps than under the small groups of dominant trees (Figure 1.11).

In dense stands of young and mature age classes, light transmission is a little greater under the canopy (17%) than in the middle of the gaps (15%). These results are consistent with those of Bartemucci *et al.* (2002) who found similar light levels inside and outside gaps in old-growth northern forests of British-Columbia. At high latitudes, the low solar elevation and the frequent openings between the narrow crowns of conifers allow a better penetration of light into the understorey than in tropical and temperate forests (Canham *et al.* 1990). Ban *et al.* (1998), working in forests at the 52<sup>nd</sup> parallel, suggest that light levels will be higher in the understorey to the north of gaps than in the gap itself. In many small gaps surrounded by tall trees, light is relatively uniform, diffuse and of low intensity due to penumbral effects (Lieffers *et al.* 1999). However, in our old-growth stands, the uneven-aged structure and the increasing space between mature trees let penetrate more light to the forest floor. Also in these open stands, gaps may receive direct sunlight when the gap diameter is 1.124 times greater than the canopy height (Kneeshaw and Bergeron 1998).



**Figure 1.11** Light transmission in dense even-aged forest vs in open uneven-aged forest.

### 1.5.2 Gap makers

The pattern of mortality evolves with time since fire. In young and mature stands, gaps are created by stem exclusion. In these stands, mature tree density and gap maker density are at their maximum and mortality occurs before trees reach senescence (mostly between 40 and 69 years old). The small size of gaps in young stands (mean of 11.9 m<sup>2</sup>) could also be explained by trees surviving the stem exclusion phase expanding laterally into gaps as they are still vigorous (Oliver and Larson 1990). Crown expansion is however less likely to close gaps than in deciduous forests (Lieffers *et al.* 1999). The relatively important mortality of small trees (DBH < 5cm) in young and mature stands (an average of 6 and 4 saplings per gap were dead in the 50-80 and 80-110 year old stands, respectively) may be a consequence of stem exclusion. Stand break up begins in mature stands (80-110 yr) where the number of gap makers is the highest and the regeneration density, the lowest. The presence of *Pinus banksiana* in mature stands may also accelerate stand break up due its shorter longevity than *Picea mariana* (Lecomte *et al.* 2006).

Gaps are created continuously throughout the gradient of time since fire. The absence of a prominent peak in tree mortality over the years suggests insect outbreaks are uncommon. It

has already been shown that the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) has a negligible impact in our study area, compared to forests further south and east (Gray *et al.*, 2000; Lecomte *et al.* 2006). Nevertheless, when we group the mortality by decade, we notice that most gap makers (75%) die between 1980 and 1999 compared to the years before and after these two decades. This may be due to the last spruce budworm outbreak (1970-1987; Morin *et al.* 1993) that may have killed or weakened some individuals. The spruce budworm may lead to the mortality of over-mature black spruce trees in uneven-aged stands or suppressed saplings even if black spruce is not a preferred host (De Grandpré *et al.* 2008, Lussier *et al.* 2002). In the Abitibi region, *Picea mariana* stands lost about 10% of their volume because of the last spruce budworm outbreak (Morin *et al.* 2008), but trees may have been weakened and died years after the outbreak ended (H. Morin, pers. comm.).

Windthrow also seems to be a limited cause of mortality as only 7% of gap makers were found uprooted and as no dominant direction of fallen logs (broken at the base and uprooted trees) was identified. This is surprising as many authors identified black spruce trees growing on poorly drained organic soils and producing adventitious roots in the peat as being more susceptible to windthrow (Smith *et al.* 1987; Lieffers and Rothwell 1987, Ruel 1995). Harper *et al.* (2002) showed that windthrow coincides with a peak in canopy cover and height at about 100 yr and affects more than 16% of the area occupied by the 100-250 yr old stands. However, stand stability is better in high-density stands owing to their ability to dissipate winds and their interlocking root systems (Smith *et al.* 1987), particularly in pure stands because the presence of jack pine may negatively affect black spruce resistance (Elie and Ruel 2005). Even if we found only 17% of gap makers standing dead, a lot of trees were probably dead before they fell; many logs were found in more than one piece and 22% of gap makers were snapped elsewhere than their base.

Gap maker density is less important in gaps of old-growth stands, possibly because some gap makers have been covered by the moss layer or have been decomposed, but also because mature trees are less abundant in these stands. Openings without gap makers in old-growth forests may be caused by the disappearance of trees that died a long time ago. In general, gap makers of old-growth stands are older (110-169 yr) than in the other stands and we can

presume their death is related to senescence (Sénécal *et al.* 2004). Nonetheless, mortality is often caused by the accumulation of multiple factors (Manion 1981; Kuuluvainen 1994).

### 1.5.3 Tree regeneration

Contrary to what we expected, regeneration density is abundant and sapling density is higher than gap maker density, except in mature stands. Groot (1984) has also shown that advance regeneration is abundant, particularly in older stands with low basal area. However, most of our saplings in the young and mature stands seem to be from the same cohort as gap makers as their ages are similar. Some of the first cohort trees did not get a chance to reach the canopy and are still suppressed because of the variation in the quality of regeneration microsites following fire (Lavoie *et al.* 2007). Also, many saplings could be vegetative layers of the initial colonizing trees that originated when their branches were low enough to contact the soil and root. Nevertheless, a second cohort of trees is recruited and become more apparent in the old-growth stands leading to an irregular structure of the forest. In the oldest stand, tree density is the same as in the 140-200 yr old class, but basal area is lower due to the emergence of a second cohort of trees smaller than the first one. The average ages of saplings, which are frequently old, increase (53 to 81 yrs) as stands get older while their height decreases (3 to 2.4 m), probably because growth conditions become worse.

Although growth may be restricted by competition between gap fillers, growth is mainly limited by the development of a thick organic layer that preserves cold and wet soils conditions. The decrease in tree density allows a greater penetration of rain and reduces evapotranspiration (Denslow *et al.* 1998; Simard *et al.* 2007) leading to an elevation of the water table which also limits tree growth (Lieffers and Rothwell 1986). Also, a high-density of sphagnum colonies maximizes water retention via capillary action (Hayward and Clymo 1983; Fenton *et al.* 2006). This presence of water in soil could explain the predominance in the recruitment of black spruce (99%) a species tolerant of cold, wet and poor nutrient conditions (Viereck 1983). Vegetative reproduction is promoted by the increase in the height of organic and sphagnum layers which reach the low branches of black spruce trees. In



northern Norway spruce forests of Finland, Heikinheimo (1922) also observed that layers were more abundant on sites with thick moss cover (Kuuluvainen 1994).

Black spruce layers can grow as well as seedlings and can contribute to the establishment of productive stands (Paquin *et al.* 1999; Paquin and Doucet 1992a). Age is not a limiting factor for advance regeneration which usually releases after forest harvesting (Boily and Doucet 1993; Paquin and Doucet 1992b; Lussier *et al.* 1992; Groot and Hökkä 2000). Leemans (1991) alleged that spruce regeneration strongly increases in gaps due to the increase in light levels. In black spruce forests of northwestern Quebec, only a few saplings released after the death of mature trees creating or enlarging a gap. However, our range of time used to compare growth rates before and after the death of a gap maker may have been too short to notice a release. Indeed, the effects of suppression may persist for 20 years or longer (Groot and Hökkä 2000). For example, diameter growth of small black spruce trees was found to increase about 20 years after harvest (Lussier *et al.* 1992) while height-growth rates culminated between 20-30 yrs (Paquin and Doucet 1992b). On the Clay Belt, the effects of suppression on the growth of black spruce advance regeneration become insignificant 12 years after overstory harvesting (Groot and Hökkä 2000).

Regeneration density is similar beneath the canopy or in gaps, reflecting the fact that *Picea mariana* can grow easily under closed canopy (Pham *et al.* 2004). Light does not seem to be imperative in the location of this shade-tolerant species, but regeneration density shows a slight significant increase in the north part of gaps, where light levels are greater (Canham *et al.* 1990), compared to the center and the south. The relationship between light and tree recruitment is multifaceted. As stand density, basal area and gap maker density decrease with stand age, canopy openness and the light transmission increase. This increase in light levels creates a shift in species in the understorey (Lecomte *et al.* 2005a). *Sphagnum* spp. gradually replaces the feathermosses and ericaceous shrubs, principally Labrador tea (*Rhododendron groenlandicum*), become more abundant (Fenton and Bergeron 2006; Simard *et al.* 2007; Lecomte *et al.* 2005a).

A negative correlation between *Rhododendron* and black spruce growth on the Clay Belt has been previously identified (Fenton *et al.* 2005, Lavoie *et al.* 2007). Ericaceous species have been found to inhibit seed germination and seedling growth of conifers by the reduction of available nitrogen (Mallik 2003). However, Lavoie *et al.* (2006) found that the removal of aboveground competition by *Rhododendron* significantly reduced the annual height growth of black spruce seedlings. In fact, regeneration density is not limited by ericaceous shrubs or by *Sphagnum*. Quite the opposite, it is strongly associated with the presence of these species on the forest floor and they are all related to the increase in light transmission and canopy openness throughout the gradient of time since fire. Given the small size of the abundant regeneration and the lack of growth release, we conclude that the opening of black spruce forests of the Clay Belt is due to a lack of growth rather than to a lack of regeneration.

### **1.6 Conclusion (Management implication)**

It would be possible to emulate with partial harvesting the gap dynamics of black spruce forests growing on the Clay Belt. About 40 to 50% of the forest could be harvested by creating artificial gaps with an average of 5 dominant trees removed per gap. To represent the natural distribution of gap sizes (Coates and Burton 1997), harvested areas may vary between 15 and 100 m<sup>2</sup>, with a majority being 30 m<sup>2</sup> in size. Partial and selective harvesting could be used to recreate the structural diversity of over-mature and old-growth forests (Harvey *et al.* 2002), as would be found in stands of our relatively open and uneven-aged 110-140 yr old class. However, partial harvesting may increase paludification and reduce tree growth rates (Lavoie *et al.* 2005). Thus, it would be surprising that artificially created gaps, as natural gaps, would eventually close due to the limited growth of the regeneration. Also, the bryophyte community in partially harvested stands is typical of old paludified stands (Fenton and Bergeron 2007) which are less productive (Lecomte *et al.* 2005). Consequently partial harvesting should be restricted to productive sites having slopes or deposits not too prone to paludification.

For sites where paludification is a problem, it would be preferable to emulate the effect of a high severity fire and to opt for management techniques that remove a part of the forest floor (Fenton *et al.* 2005). The current harvesting system that protects soils and advance regeneration (CPRS) is maladapted to Clay Belt forests because it protects the organic matter layer and preserves cold and wet soils (Lecomte and Bergeron 2005a). Afterwards, it will be essential to plant seedlings to promote the return of a dense and productive forest. The combination of techniques emulating natural disturbances, such as fire and gap dynamics, with the conservation of undisturbed forests will promote an ecosystem management in a sustainable forestry perspective.

### 1.7 Acknowledgements

Funding for this study was provided by the National Science and Engineering Research Council in Canada (NSERC), the Canadian Forest Service, the NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management and TEMBEC Inc. We thank Julie P. Barakatt and Benoît G. Berthiaume for field assistance, Myriam Jourdain for laboratory work and Nicole Fenton for her support and interest in this study.

### 1.8 References

- Arnup, R.W., Campbell, B.A., Raper, R.P., Squires, M.F., Virgo, K.D., Wearn, V.H. and White, R.G. 1988. A silvicultural guide for the spruce working group in Ontario. Ontario Ministry of Natural Resource. Sci. & Tech. Series V.4.
- Ban, Y., Huacheng, X., Bergeron, Y. and Kneeshaw, D.D. 1998. Gap regeneration of shade-intolerant *Larix gmelini* in old-growth boreal forests of northeastern China. *Journal of Vegetation Science* 9: 529-536.
- Bartemucci, P., Coates, K.D., Harper, K. and Wright, E.F. 2002. Gap disturbances in northern old-growth forests of British Columbia, Canada. *J. Veg. Sci.* 13: 685-696.
- Battles, J.J., Dushoff, G. and Fahey, T.J. 1996. Line intersect sampling of forest canopy gaps. *For. Sci.* 42(2): 131-138.
- Bergeron, Y. 1998. Les conséquences des changements climatiques sur la fréquence des feux et la composition forestière au sud-ouest de la forêt boréale québécoise. *Géogr. Phys. et Quat.* 52: 167-173.

- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. and Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. and Kafka, V. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in Northwestern Quebec. *Ecology* 85(7): 1916-1932.
- Black, B.A. and Abrams, M.D. 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecol. Appl.* 13: 1733-1749.
- Boily, J. and Doucet, R. 1993. Croissance juvénile de marcottes d'épinette noire en régénération après récolte du couvert dominant. *Can. J. For. Res.* 23: 1396-1401.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S. and Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Can. J. For. Res.* 32: 1080-1093.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66(3): 682-687.
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A. and White, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forest. *Can. J. For. Res.* 20: 620-631
- Canham, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3): 548-550.
- Chapin III, F.S. 1983. Nitrogen and phosphorus nutrition and nutrient cycling by evergreen and deciduous understory shrubs in an Alaskan black spruce forest. *Can. J. For. Res.* 13: 773-781.
- Coates, K.D. and Burton, P.J. 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management* 99: 337-354.
- De Grandpré, L., Gauthier, S., Allain, C., Cyr, D., Périgon, S., Pham, A.T., Boucher, D., Morissette, J., Reyes, G., Aakala, T. and Kuuluvainen, T. 2008. Vers un aménagement écosystémique de la forêt boréale de la Côte-Nord : Régime des perturbations et dynamique naturelle. Chapter 10 in *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Under the direction of S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron. Les Presses de l'Université du Québec, Québec. 600 p.
- De Grandpré, L., Morissette, J. and Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *J. of Veg. Sci.* 11: 791-800.

- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.
- Denslow, J.S., Ellison, A.M. and Sanford, R.E. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 86: 597-609.
- De Römer, A.H., Kneeshaw, D.D. and Bergeron, Y. 2007 Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada: Do canopy gaps influence stand development? *Journal of Vegetation Science* 18: 815-826.
- Desrochers, A. and Gagnon, R. 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Can. J. For. Res.* 27: 1263-1267.
- Drobyshev, I.V. 1999. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in *Sphagnum-Myrtillus* old-growth forests. *For. Ecol. Manage.* 115: 71-83.
- Elie, J.-G. and Ruel, J.-C. 2005. Windthrow hazard modelling in boreal forests of black spruce and jack pine. *Can. J. For. Res.* 35: 2655-2663.
- Environnement Canada, 2004. Normales climatiques au Canada 1971-2000. Online URL: [http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate\\_normals/index\\_f.html](http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html)
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S. and Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213(1-3): 151-159.
- Fenton, N. and Bergeron, Y. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *J. Veg. Sci.* 17: 65-76.
- Fenton, N. and Bergeron, Y. 2007. *Sphagnum* community change after partial harvest in black spruce boreal forests. *Forest Ecology and Management* 242(1): 24-33.
- Fraver, S. and White, A.S. 2005. Identifying growth releases in dendrochronological studies of forest disturbance. *Can. J. For. Res.* 35: 1648-1656.
- Gray, D. R., Régnière, J. and Boulet, B. 2000. Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec. *Forest Ecology and Management* 127: 217-231.
- Groot, A. 1984. Stand and site conditions associated with abundance of black spruce advance growth in the Northern Clay Section of Ontario. *Can. For. Serv. Great Lakes For. Res. Cent. Inf. Rep. O-X-358*.
- Groot, A. and Hökkä, H. 2000. Persistence of suppression effects on peatland black spruce advance regeneration after overstory removal. *Can. J. For. Res.* 30: 753-760.

- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier, S. and Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec : a landscape scale study. *Silva Fenn.* 36: 249-263.
- Harper, K.A., Boudreault, C., DeGrandpré L., Drapeau, P., Gauthier, S. and Bergeron, Y. 2003. Structure, composition and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environ. Rev.* 11: S79-S98.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., and Degranpré, L. 2006. Changes in spatial pattern of trees and snags during structural development in *Picea mariana* boreal forests. *J. Veg. Sci.* 17: 625-636.
- Harvey, B.D., Leduc, A., Gauthier, S. and Bergeron, Y. 2002. Stand-landscape intergration in natural disturbance-based mangement of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management* 155(1-3): 369-385.
- Hayward, P. and Clymo, R. 1983. The growth of sphagnum: experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water table depth. *J. Ecol.* 71: 845-863.
- Holmes, R.L. 1999, Dendrochronology program library, version (DPL). Laboratory of Tree-ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- Hill, S.B., Azim, M.U. and Chen, H.Y.H. 2005. Canopy gap disturbance and succession in trembling aspen dominated boreal forest in northeastern Ontario. *Can. J. For. Res.* 35: 1942–1951.
- Hofgaard, A., Tardif, J. and Bergeron, Y. 1999. Dendroclimtic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Can. J. For. Res.* 29: 1333-1346.
- Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forests. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kneeshaw, D.D. and Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79(3): 783-794
- Kneeshaw, D.D. and Bergeron, Y. 1999. Spatial and temporal patterns of seedling and sapling recruitment within canopy gaps caused by spruce budworm. *Ecoscience* 6(2): 214-222.
- Kneeshaw, D. and Gauthier, S. 2003. Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environ. Rev.* 11: S99-S114.

- Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland : a review. *Ann. Zool. Fennici* 31: 35-51.
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A. and Taylor, K. 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada : a literature review. *Environ. Rev.* 13: 21-50.
- Lavoie, M., Paré, D. and Bergeron, Y. 2006. Unusual effect of controlling aboveground competition by *Rhododendron groenlandicum* on black spruce (*Picea mariana*) in boreal forested peatland. *Can. J. For. Res.* 36: 2058-2062.
- Lavoie, M., Paré, D. and Bergeron, Y. 2007. Relationships between microsite type and the growth and nutrition of young black spruce on post-disturbed lowland black spruce sites in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 37: 62-73.
- LeBarron, R.K. 1945. Adjustment of black spruce root systems of increasing depth of peat. *Ecology.* 26(3): 309-311.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H. and Richard, P. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *J. Veg. Sci.* 16: 665-674.
- Lecomte, N., Simard, M. and Bergeron, Y. 2006. Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Québec, Canada. *Ecoscience.* 13(2):143-151.
- Leemans, R. 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio* 93: 157-165.
- Lefort, P. 2003. *Écologie et aménagement des forêts de la ceinture d'argile : une synthèse des connaissances. La forêt modèle du lac Abitibi, Ressources naturelles Canada.* 164 p.
- Légaré, S. 2005. Influence du peuplier faux-tremble sur le cycle des éléments nutritifs, la strate du sous-bois et la productivité des peuplements forestiers dominés par l'épinette noire dans la forêt boréale de l'Ouest du Québec. Thèse de doctorat en sciences de l'Environnement, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. 127 p.
- Lieffers, V.J. and Rothwell, R.L. 1986. Effects of depth of water table and substrate temperature on root and top growth of *Picea mariana* and *Larix laricina* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 1201-1206.
- Lieffers, V.J. and Rothwell, R.L. 1987. Rooting of peatland black spruce and tamarack in relation to depth of water table. *Can. J. of Bot.* 65:817-821.

- Lieffers, V.J., Messier, C., Stadt, K.J., Gendron, F. and Comeau, P.G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29: 796-811.
- Liu, Q. and Hytteborn, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* 2: 391-402.
- Lussier, J.-M., Morin, H. and Gagnon, R. 1992. Comparaison de la croissance de marcottes d'épinette noire (*Picea mariana*) adultes après coupe à celle d'individus issus de graines après feu. *Can. J. For. Res.* 22: 1524-1535.
- Lussier, J.-M., Morin, H. and Gagnon, R. 2002. Mortality in black spruce stands of fire or clear-cut origin. *Can. J. For. Res.* 32: 539-547.
- Mallik, A.U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: Role of disturbance, seedbed limitation and keystone species change (invited paper). *Critical Reviews in Plant Sciences* 22: 341-366.
- Manion, P.D. 1981. *Tree disease concepts*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environ. Rev.* 9:1-59.
- Messier, C. 1996. Managing light and understory vegetation in boreal and temperate broadleaf-conifer forests. *In* *Silviculture of temperate and boreal broadleaf-conifer mixtures*. Edited by P.G. Comeau and K.D. Thomas. British Columbia Ministry of Forests, Victoria, B.C. pp. 59-81.
- Morin, H., Laprise, D. and Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23 : 1497-1506.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A-A and Amouch, S. 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette noire dans l'Est de l'Amérique du Nord. Chapter 7 in *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Under the direction of S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron. Les Presses de l'Université du Québec, Québec. 600 p.
- Narukawa, Y. and Yamamoto, S.I. 2001. Gap formation, microsite variation and the conifer seedling occurrence in a subalpine old-growth forest, Central Japan. *Eco. Res.* 16: 617-625.
- Nowacki, G.J., and Abrams, M.D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecol. Monogr.* 67: 225-249.
- Oliver, C.D. and Larson, B.C. 1990. *Forest Stand Dynamics*. Biological resource management series. McGraw-Hill, Inc. U.S.A. 467 p.



- Paquin, R. and Doucet, R. 1992a. Productivité de pessières noires boréales régénérées par marcottage à la suite de vieilles coupes totales au Québec. *Can. J. For. Res.* 22: 601–612.
- Paquin, R. and Doucet, R. 1992b. Croissance en hauteur à long terme de la régénération préétablie dans des pessières noires boréales régénérées par marcottage, au Québec. *Can. J. For. Res.* 22: 613–621.
- Paquin, R., Margolis, H.A. and Doucet, R. 1998. Nutrient status and growth of black spruce layers and planted seedlings in response to nutrient addition in the boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 729–736.
- Paquin, R., Margolis, H.A., Doucet, R. and Coyea, M.R. 1999. Comparison of growth and physiology of layers and naturally established seedlings of black spruce in a boreal cutover in Quebec. *Can. J. For. Res.* 29: 1-8.
- Pham, A. T., DeGrandpré, L., Gauthier, S. and Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 34: 353-364.
- Pérignon, S. 2006. Dynamique de trouées dans de vieux peuplements résineux de la Côte-Nord, Québec. Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal. 107 p.
- Rinn, F. 1996. TSAP (Time Series Analysis and Presentation) Version 3.0. Reference Manual. Rinntech, Heidelberg, Germany.
- Robichaud, E. and Methven, I.R. 1993. The effect of site quality on timing of stand breakup, tree longevity and the maximum attainable height of black spruce. *Can. J. For. Res.* 23: 1514-1519.
- Robitaille, A. and Saucier, J.-P. 1998 *Paysages régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Ste-Foy Québec, Canada.*
- Ruel, J.-C. 1995. Understanding windthrow: Silvicultural implications. *For. Chron.* 71: 434-445.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the Eastern United States. *Ecology* 62(4): 1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of Eastern North America. *Ecology* 63 (5): 1533-1546.
- Runkle, J.R. 1985. Comparison of methods for determining fraction of land area in treefall gaps. *Forest Sci.* 31 (1): 15-19.

- Sénécal, D., Kneeshaw, D. and Messier, C. 2004. Temporal, spatial, and structural patterns of adult trembling aspen and white spruce mortality in Quebec's boreal forest. *Can. J. For. Res.* 34: 396-404.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. and Paré, D. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17(6): 1619-1637.
- Smith, V.G., Watts, M. and James, D.F. 1987. Mechanical stability of black spruce in the clay belt region of northern Ontario. *Can. J. For. Res.* 17: 1080-1091.
- Viereck, L.A. 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. In : Wein, R.W. and MacLean, D.A. (eds). *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. John Wiley and Sons Ltd. New York. P. 201-220.
- Vincent, J.-S. and Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géogr. Phys. Quat.* 31: 357-372.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3): 536-538.
- Whynot, T.W. and Penner, M. 1993. Croissance et production dans les écosystèmes d'épinette noire dans la zone argileuse de l'Ontario : aspects de l'aménagement forestier. Rapport d'information PI-X-99F. Institut forestier national de Petawawa. Forêts Canada. 41 p.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'étude de la dynamique de trouées en forêt commerciale démontre que les forêts du nord-ouest québécois s'ouvrent avec le temps. Cette ouverture est davantage reliée à une chute de la densité du peuplement qu'à l'agrandissement des trouées. Bien qu'entre jeunes peuplements et peuplements surmatures l'aire des trouées triple pratiquement, les trouées demeurent petites. Plus les peuplements vieillissent, plus il devient difficile de délimiter les trouées puisque l'espace entre les arbres qui les entourent augmente. Dans les vieux peuplements, la densité des arbres matures est si faible que les trouées sont interconnectées. Ainsi, la transmission lumineuse dans les trouées n'augmente pas en fonction de leur aire, mais en fonction de l'âge du peuplement. Dans les peuplements jeunes et matures, la quantité de lumière qui rejoint le sous-bois est plus importante sous la canopée en raison de l'angle du soleil, de la faible taille des trouées et de l'espace naturel entre les conifères. Les sols des peuplements surmatures et vieux reçoivent quant à eux une quantité accrue de lumière, par rapport aux peuplements plus jeunes, et cette lumière est plus élevée dans les grandes ouvertures que sous le couvert restreint. La lumière ne dépend pas seulement du diamètre de la trouée mais aussi de la hauteur des arbres de la canopée environnante (Liefers *et al.* 1999). Dans les peuplements jeunes et matures, le diamètre des trouées est très souvent inférieur à la hauteur des arbres dominants, de sorte que l'ombre des arbres matures est omniprésente dans toute la trouée. Du côté des peuplements surmatures et vieux, il ne reste que quelques grands arbres dispersés ici et là entourés par d'autres plus petits. Cette structure irrégulière ainsi que l'interconnexion des trouées y permettent une plus grande transmission lumineuse au sol que dans les peuplements denses.

Pour toutes les classes d'âge de peuplements, la densité de régénération arborescente sous canopée est équivalente à celle en trouée, bien qu'elle varie selon le temps depuis feu. Peu nombreuse dans les peuplements matures, équiens et sombres, elle devient plus dense dans les vieilles forêts ouvertes. D'autre part, le nombre de gaules est élevé dans les jeunes peuplements, car ce ne sont pas tous les individus qui ont atteint la canopée, les plus petits étant supprimés par un manque d'espace (Oliver et Larson 1990). Certains arbres supprimés

et d'autres ayant atteint la canopée meurent avant maturité. Ainsi, l'ouverture des peuplements est d'abord initiée par le phénomène d'autoéclaircie qui joue un rôle important dans la création des trouées des peuplements jeunes et matures. La compétition entre les arbres de ces denses peuplements est à l'origine de l'autoéclaircie (Kuuluvainen 1994) alors que la compétition par l'étage dominant (Paquin et Doucet 1992) pourrait être la cause des gaules retrouvés morts dans les trouées. De leur côté, les vieilles forêts sont davantage sujettes aux perturbations par des agents externes (Kuuluvainen 1994). Le vent ne semble toutefois pas être une cause importante de mortalité. Cela est étonnant puisque l'épinette noire poussant sur des sols organiques mal drainés est reconnue pour être plus susceptible aux chablis (Smith *et al.* 1987; Lieffers et Rothwell 1987, Ruel 1995). En effet, le système racinaire de l'épinette noire se déplace graduellement du sol minéral à la couche organique en produisant des racines adventives au fur et à mesure que la couche organique augmente et que la nappe phréatique s'élève (Lieffers et Rothwell 1987; Simard *et al.* 2007). Néanmoins, l'épais couvert de mousses et de sphaignes pourrait protéger les arbres du déracinement. Le couvert muscinal étant rarement perturbé par des chablis, les microsites adéquats pour la régénération sont limités.

La dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) pourrait avoir eu un impact sur les peuplements. Cet effet serait plus faible qu'au sud et à l'est de la province du Québec (Lecomte *et al.* 2006), mais serait assez marqué pour que la mortalité soit plus prononcée dans les décennies 80 et 90. Un pic de mortalité pour l'épinette noire a aussi été observé au milieu des années 80 dans une étude en cours (V.-A. Angers, comm. pers.). Bien que les arbres affaiblis pendant l'épidémie puissent mourir longtemps après, leur mort peut résulter indirectement de l'impact de l'insecte car ces arbres sont alors plus vulnérables aux autres perturbations (Hubert Morin, comm. pers.). Cela illustre bien que la mort d'un arbre est souvent provoquée par l'effet cumulatif de plusieurs facteurs (Manion 1981; Kuuluvainen 1994). Des études dendrochronologiques seraient nécessaires pour quantifier l'impact de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) sur les peuplements d'épinettes noires. Il s'agirait d'observer s'il y a des baisses notoires et synchrones dans la croissance radiale des arbres qui correspondraient au moment le plus fort de l'épidémie.

Nous sommes portés à croire que certains arbres créateurs de trouée sont morts debout avant de tomber, puisque certains d'entre eux étaient cassés ailleurs qu'à la souche et puisque plusieurs débris étaient en morceaux. Ainsi, ils ont pu être affaiblis par des pathogènes et des champignons (McCarthy 2001); par la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE); ou ils ont pu être endommagés par le poids de la neige (Peltola et al. 1999). La mortalité est due à de multiples événements puisque les arbres sont morts à différents moments et de différentes façons. Quoiqu'il en soit, comme l'épinette noire atteint la sénescence entre 100 et 200 ans (Burns et Honkala 1990), les arbres morts dans les peuplements surmatures et anciens étaient pour la grande majorité sénescents. De son côté, *Pinus banksiana* (70-100 ans) atteint la sénescence avant *Picea mariana* (Burns et Honkala 1990), ce qui pourrait expliquer pourquoi nous n'avons pas trouvé cette espèce dans les peuplements plus vieux que 110 ans, bien qu'elle pouvait aussi être absente de la cohorte initiale. Il a été étonnant de ne pas trouver plus d'arbres morts avant 1980. En effet, le climat froid et humide de la forêt boréale ralentit la décomposition qui peut alors se dérouler sur plusieurs décennies (Lussier et al. 2002). Habituellement, la mort des arbres matures engendre des débris ligneux assez volumineux (Kneeshaw et Burton 1998). Cependant, les débris de la région à l'étude se seraient faits rapidement ensevelir sous la mousse de sorte que certaines ouvertures des vieux peuplements semblaient ne pas avoir d'arbres créateurs de trouée.

Bien que les peuplements deviennent de moins en moins productifs avec le temps, la régénération est abondante tout au long de la chronoséquence (sauf dans les peuplements matures), mais elle est majoritairement de faible taille. La régénération demeure abondante dans les vieux peuplements malgré la présence accrue des sphaignes et des éricacées. Ceci va à l'encontre de l'étude de Périgon (2006), menée dans les pessières de la côte-nord, où les trouées dominées par les éricacées étaient très peu régénérées. Mallik (2003) parlait quant à lui d'une transition entre une dominance de conifères à une dominance d'éricacées. Notre étude démontre qu'il peut y avoir cohabitation des deux groupes.

L'accumulation de la couche organique semble promouvoir la reproduction par marcottage de l'épinette noire, car les branches basses se font ensevelir sous la mousse. Ainsi, les

marcottes d'épinettes noires dominant la régénération adventive. Elles réussissent à former une deuxième cohorte qui devient davantage distincte dans les vieux peuplements. Cependant, les arbres qui composent la seconde cohorte sont plus petits en taille et ont une croissance annuelle très faible, ce qui signifie que les conditions de croissance se dégradent avec le temps. Le déclin de la productivité observé entre 100 et 200 ans après feu pourrait s'expliquer par la transition de la cohorte initiale ayant son système racinaire dans le sol minéral à une cohorte successive ayant son système racinaire dans la couche organique (Simard et al. 2007). En effet, la couche organique constitue un bien mauvais milieu de croissance comparée au sol minéral (Simard et al. 2007). La faible croissance des marcottes ne serait donc pas reliée à son mode de régénération, mais à la faible disponibilité des nutriments, principalement de l'azote, due aux conditions froides, humides et acides qui réduisent la décomposition (Paquin et al. 1998; Van Cleve et al. 1990). Pour cette raison, les gaules dans les trouées ont rarement eu une reprise de croissance suite à la création ou à l'agrandissement d'une trouée par la mort d'un arbre mature.

### **Implications pour l'aménagement forestier**

Notre étude du régime des trouées en forêt commerciale avait aussi pour but de développer une approche d'aménagement forestier durable basée sur la phase de transition entre peuplements fermés et peuplements ouverts. Des coupes partielles qui s'inspirent des trouées (Coates et Burton 1997) pourraient recréer l'ouverture naturelle des pessières. Le défi réside en ce que les trouées artificielles favorisent la croissance de la régénération.

Dans l'optique d'un aménagement écosystémique, les coupes forestières doivent protéger la diversité structurale et s'inspirer des perturbations naturelles. Notre étude a démontré que les forêts de la ceinture d'argile ne sont pas seulement soumises à la perturbation par le feu, mais sont aussi sujettes aux perturbations de petite échelle comme les trouées. Les ingénieurs forestiers qui planifieront un aménagement écosystémique sur la ceinture d'argile devront prendre en considération la pente et le type de dépôts où poussent les peuplements. Une forêt située sur un terrain plat recouvert de dépôts argileux et organiques deviendra éventuellement paludifiée. Dans cette situation, une coupe qui reproduit l'effet d'un feu sévère en réduisant

l'épaisseur de la couche organique serait plus appropriée. Les coupes que l'on pratique maintenant (Coupe avec Protection de la Régénération et des Sols) ne sont pas bien adaptées aux sols argileux de l'Abitibi, car elles préservent la couche organique et les sols froids et humides (Lecomte et Bergeron 2005). Par conséquent, la régénération protégée par les coupes a du mal à croître. Il serait préférable de perturber le sol afin de favoriser de bonnes conditions de croissance et de le préparer pour la plantation de semis.

Les coupes partielles pourraient quant à elles être pratiquées dans des peuplements qui ne sont pas enclins à se paludifier. Des trouées artificielles de taille variant entre 15 et 100 m<sup>2</sup> avec une dominance de trouées de 30 m<sup>2</sup> pourraient être créées par la coupe de quelques arbres dominants. Cette technique sylvicole utilisée dans un peuplement dense arrivé à maturité reproduira la structure irrégulière et ouverte, typique des peuplements surmatures. Bien que Groot et Häkkä (2000) en soient venus à la conclusion que la régénération adventive de la ceinture d'argile avait un dégagement quelques années après la coupe de l'étage dominant, des études sur l'impact des coupes partielles sur la croissance de la régénération devraient être entreprises afin de s'assurer que la productivité est maintenue.

## APPENDICE A

### INFLUENCE DES TROUÉES SUR LES COMMUNAUTÉS DE SOUS-BOIS ET SUR LA RÉGÉNÉRATION DES ÉPINETTES NOIRES DANS LES FORÊTS DU NORD-OUEST QUÉBÉCOIS

#### Introduction

La dynamique des trouées a été largement étudiée dans les forêts tropicales et tempérées. Le rôle qu'y jouent les trouées sur la succession forestière a entre autres été bien démontré (Brokaw 1985). Mais qu'en est-il en forêt boréale ? Dans les pessières à mousses du nord-ouest québécois, où notre étude a été menée, la succession forestière est davantage une question de diversification de la structure du peuplement que de changement d'espèce. En effet, les épinettes noires issue de la première cohorte après feu sont peu à peu remplacées par d'autres épinettes noires, il se développe alors une structure irrégulière (Harper et al. 2002). Néanmoins, une succession dans les communautés de mousses a été observée dans ces forêts de la ceinture d'argile (Fenton et Bergeron 2006). Située dans le nord-est ontarien et dans le nord-ouest québécois, la ceinture d'argile est une formation géologique au relief peu accidenté dont les dépôts argileux proviennent du retrait du lac postglaciaire Barlow-Objibway (Richard 1980; Lefort 2003). Certaines parties de la ceinture d'argile sont donc propices au phénomène de la paludification qui se traduit par une accumulation de la couche organique, une faible productivité et un mauvais drainage (Boudreault et al. 2002). L'entourbement des forêts augmente avec le temps depuis le dernier feu (Fenton et al. 2005).

Des études ont démontré que pratiquement tous les peuplements de la ceinture d'argile qui n'ont pas brûlé depuis 200 ans sont des forêts ouvertes dont la cause et le maintien sont reliés à la paludification (Boudreault et al 2002; Harper et al. 2002; Lecomte et al. 2006). Dans les jeunes peuplements, âgés entre 80 et 120 ans, la grande densité arborescente et la couche relativement mince de matière organique créent des conditions favorables au développement d'un tapis de mousses dominé principalement par *Pleurozium schreberi*,



*Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum commune* et *Dicranum polysetum* (Boudreault et al. 2002). De leur côté, les communautés de sphaignes dominent les forêts de plus de 200 ans où l'épaisseur de matière organique est plus importante (Boudreault et al. 2002, Fenton et al. 2005). En fait, le remplacement graduel des mousses par la sphaigne débute dès le premier siècle après feu et s'explique par une réponse des espèces à la variation temporelle du couvert (Lecomte et al. 2005). L'ouverture de la canopée modifie en lumière et en humidité l'environnement du sous-bois et par conséquent, l'abondance des bryophytes et des espèces de sous-bois vasculaires.

Des éricacées intolérantes à l'ombre comme *Rhododendron groenlandicum* augmentent aussi leur couvert au fur et à mesure que la canopée s'ouvre (Lecomte et al. 2005). La prolifération de ces espèces de sous-bois héliophiles semble néfaste pour la régénération de l'épinette noire. Le thé du Labrador (*Rhododendron groenlandicum*) nuit à l'établissement et la croissance des semis de *Picea mariana* parce qu'il croît plus rapidement (Chapin 1983). Une autre éricacée, *Kalmia angustifolia*, peut inhiber la croissance des conifères par une compétition pour les nutriments et par des effets allélopathiques (Titus et al. 1995; Mallik 2003). La régénération des arbres au sein des trouées serait aussi restreinte par l'épaisseur de la couche de sphaigne (Boudreault et al. 2002). Dans notre étude, nous voulons clarifier le lien entre le couvert de sphaigne, de *Rhododendron groenlandicum* et de *Kalmia spp.* qui augmentent avec la lumière et la régénération arborescente.

La relation entre la lumière et son influence sur les communautés végétales des pessières reste à éclaircir. En haute latitude, l'angle du soleil et les ouvertures fréquentes entre les couronnes coniques et étroites des conifères offrent une meilleure pénétration de la lumière dans le sous-bois qu'en forêts tropicale et tempérée du sud (Bartemucci et al. 2002; Canham et al. 1990). Cela expliquerait pourquoi Bartemucci et al. (2002) ont trouvé des niveaux de lumière similaires à l'intérieur et à l'extérieur des trouées des vieilles forêts nordiques britannico-colombiennes. Kneeshaw et Bergeron (1998) ont quant à eux montré que la lumière directe ne peut rejoindre le sol de la forêt boréale que dans les très grandes trouées. L'objectif général de notre étude est de mesurer l'influence des trouées sur les communautés muscinales

et de sous-bois, et sur la croissance et la densité de la régénération. Indirectement, cela nous permettra de comprendre le rôle de la lumière le long d'un axe de temps représentatif de la période du bris des peuplements (*stand break up*).

### **Hypothèses**

Les espèces de mousses hypnacées telles *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Ptilidium ciliare* et *Hylocomium splendens* et certaines espèces de sphaignes comme *Sphagnum capillifolium* et *Sphagnum russowii*, toutes tolérantes à l'ombre, se retrouveraient davantage au sud des trouées alors que l'abondance des sphaignes intolérantes à l'ombre telles *Sphagnum magellanicum* et *Sphagnum fallax* serait plus élevée au centre et au nord des trouées, où il devrait y avoir plus de lumière (Canham et al. 1990).

Les éricacées *Rhododendron groenlandicum*, *Kalmia spp.* et *Vaccinium spp.* devraient prendre de l'importance avec l'ouverture de la canopée alors que des espèces comme *Petasites palmatus*, *Clintonia borealis* et *Maianthemum canadense* devraient préférer les jeunes forêts plus denses puisqu'elles sont associées aux bois humides (Lecomte et al. 2005, Marie-Victorin 1995).

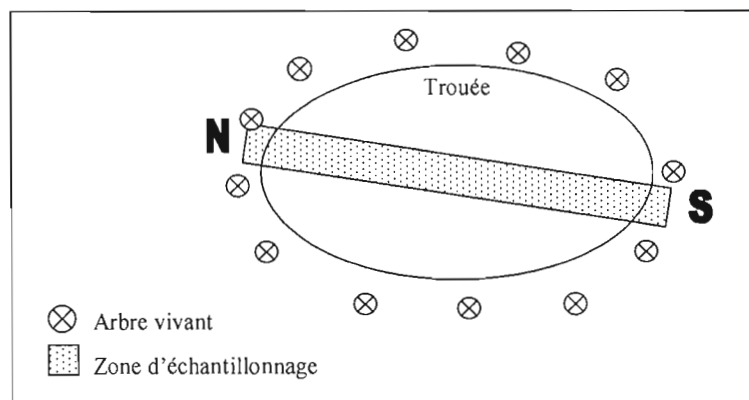
La croissance de la régénération serait faible en raison de la paludification qui augmente avec l'âge du peuplement, elle ne serait pas influencée par l'ouverture du peuplement et par l'augmentation de lumière dans les trouées; et elle pourrait être inhibée par l'abondance de la sphaigne et de certaines éricacées, en particulier *Rhododendron groenlandicum* et *Kalmia spp.*

### **Méthodologie**

L'aire d'étude se situe dans la forêt boréale du nord-ouest québécois, sur la ceinture d'argile. Neuf peuplements d'épinettes noires âgés entre 50 et 250 ans ont été choisis afin de couvrir la période d'ouverture des forêts de cette région. De deux à quatre transects de 100 m de long ont été tracés dans les peuplements échantillonnés. La méthode utilisée pour estimer la

proportion de la forêt en trouée consistait à mesurer chacune des ouvertures avec évidence d'arbre mort le long des transects, puis de calculer la proportion des transects en trouée (Runkle 1985). Les ouvertures sans arbres morts ont toutefois aussi été mesurées pour obtenir le pourcentage d'ouverture totale de la forêt. Dans les peuplements de moins de 150 ans, les dimensions des trouées rencontrées le long des transects ont été notées selon la méthode de l'ellipse de Runkle (1985). La mesure de l'axe long (L), la plus grande distance entre deux points limites de la trouée, et celle de l'axe perpendiculaire principal (W), la plus grande distance perpendiculaire à L, permettent d'estimer l'aire des trouées avec la formule de l'ellipse (Runkle 1985). Les trouées des peuplements plus vieux que 150 ans n'ont pas été mesurées puisque les arbres étaient trop espacés, ce qui rendait difficile la délimitation des trouées.

Un inventaire de la régénération arborescente a été fait dans chaque trouée rencontrée le long des transects. Les individus considérés en régénération étaient ceux plus petits que les 2/3 de la hauteur des arbres dominants (Pham et al. 2004) qui possédaient un DHP plus petit que 5 cm. Lorsque la trouée était de superficie inférieure à  $7 \text{ m}^2$ , toute la trouée était échantillonnée. Lorsqu'elle montrait une superficie plus grande, un sous-échantillonnage était fait à l'intérieur d'un transect orienté nord-sud de deux mètres de large qui s'étendait des troncs des arbres bordant la trouée en passant par son centre (Figure A). Les individus en régénération étaient séparés par espèce et par classes de hauteur d'intervalle de 15 cm (0-15; 15-30;...; 195-210; > 210).



**Figure A.** Zone de sous-échantillonnage de la régénération arborescente dans une trouée de superficie  $> 7 \text{ m}^2$ .

Le pourcentage de recouvrement de la sphaigne a été estimé dans chacune des trouées rencontrées. La surface terrière et la densité du peuplement ont été mesurés une fois par transect, la surface terrière à l'aide d'un prisme de facteur 2 et la densité dans un quadrat de 100 m<sup>2</sup>. Pour chacun des sites, six trouées choisies au hasard ont fait l'objet d'un échantillonnage plus exhaustif. Des photos hémisphériques ont été prises au centre de la trouée ainsi qu'au nord et au sud lorsque celle-ci présentait une superficie supérieure à 35 m<sup>2</sup>, ce qui était plutôt rare, les trouées étant généralement de petite taille. Les photos étaient prises à 30 cm du sol pour obtenir l'impact sur les communautés de sous-bois. Elles ont par la suite été analysées avec le logiciel Gap Light Analyser (version 2,0) afin d'obtenir le pourcentage de transmission lumineuse totale (directe et indirecte).

Le pourcentage de recouvrement des bryophytes et des espèces de sous-bois vasculaires a été évalué à l'intérieur de cinq quadrats de 400 cm<sup>2</sup>, placés au nord, au sud, à l'est, à l'ouest et au centre des six trouées par peuplement. Seules les espèces de mousses, de sphaignes et de lichens les plus souvent rencontrées ont été gardées. Les espèces rares ont été éliminées en raison d'un trop grand nombre de zéros dans la matrice. Cependant, certaines espèces peu fréquentes dans les inventaires ont été gardées puisqu'elles jouent le rôle d'espèces indicatrices comme *Sphagnum magellanicum* qui est intolérante à l'ombre. Contrairement à certaines espèces de mousses, de lichens et d'éricacées, identifiées au genre seulement (*Polytrichum*, *Dicranum*, *Cladina*, *Cladonia*, *Kalmia*), les sphaignes ont été identifiées à l'espèce au binoculaire ou au microscope puisque certaines d'entre elles sont indicatrices de milieux ouverts et d'autres, de milieux fermés.

Comme la régénération était composée à 98,9% d'épinettes noires (1,1% de sapin baumier), elle a été séparée pour les analyses selon leur classe de hauteur par tranche de 15 cm, le dernier étant la classe > 210 cm.

### **Analyses statistiques**

Une analyse des correspondances (CA) et une analyse canonique des correspondances (CCA) ont été faites dans le but de voir la disposition de certaines espèces le long de l'une des cinq

orientations (Nord, Sud, Est, Ouest, Centre) considérées dans le premier cas comme variables supplémentaires et dans le deuxième comme variables explicatives.

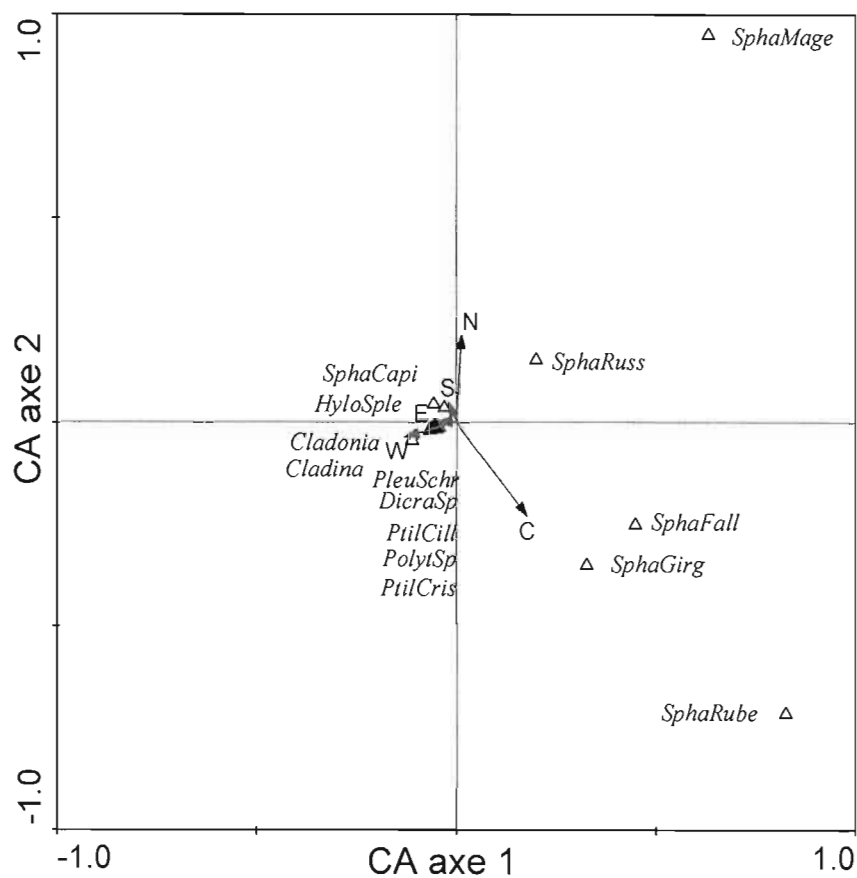
Une régression multiple a été menée dans le but de voir si la variable dépendante « Pourcentage de recouvrement de la sphaigne » dans les trouées était influencée par l'âge du peuplement, la proportion d'ouverture de la forêt, la transmission lumineuse dans la trouée, la densité du peuplement, la surface terrière et le pourcentage de recouvrement de *Rhododendron groenlandicum*).

Une analyse de redondance (RDA) a été entreprise pour savoir si l'abondance de certaines espèces végétales présentes dans le sous-bois était influencée par l'âge du peuplement, la proportion d'ouverture de la forêt, la transmission lumineuse, la densité du peuplement et sa surface terrière.

Une autre RDA a été faite pour établir s'il y avait une relation entre la taille des individus en régénération et l'âge du peuplement, la proportion d'ouverture de la forêt, la transmission lumineuse, l'augmentation du couvert de la sphaigne et l'abondance des éricacées *Rhododendron groenlandicum*, *Kalmia spp.* et *Vaccinium spp.* dans la trouée.

## Résultats

Autant dans le diagramme de double projection de la CA que dans celui de la CCA (Figure B et C), on remarque que *Sphagnum magellanicum* est associée à la localisation Nord de la trouée, que *Sphagnum rubellum* et *Sphagnum fallax* sont associées à la localisation Centre de la trouée (ainsi que *Sphagnum girgensohnii* pour la CA). Toutes les autres espèces sont regroupées au centre du diagramme, ce qui signifie qu'elles sont peu ou pas affectées par la variable localisation. Cependant, les variances des relations espèces-environnement de l'axe 1 et de l'axe 1 et 2 sont faibles (11,5% et 22,6% pour la CA; 1,3% et 2,0% pour la CCA) et les  $R^2$  sont inférieurs à 3%, les relations ne sont donc pas significatives.

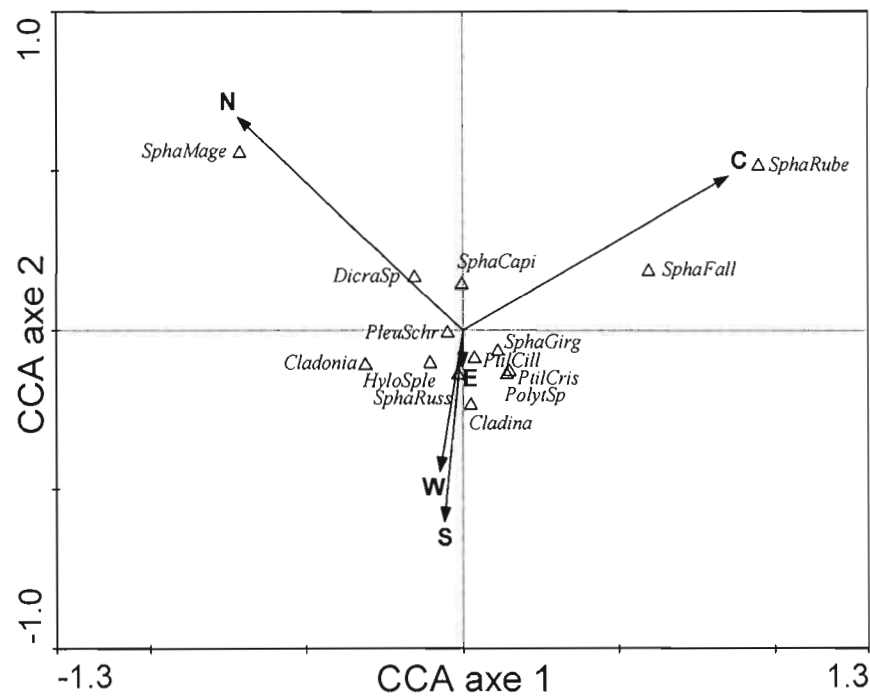


**Figure B.** Analyse des correspondances du pourcentage de recouvrement des bryophytes et des lichens selon leur localisation dans la trouée. (Matrice comportant 270 quadrats dans 54 trouées avec les variables supplémentaires N = Nord de la trouée, S = Sud de la trouée, C = Centre de la trouée, E = Est de la trouée, W = Ouest de la trouée); axe 1 et 2.

Légende :

PleuSchr = Pleurozium schreberi  
 HyloSple = Hylocomium splendens  
 PolySp = Polytrichum spp.  
 SphaCapi = Sphagnum capillifolium  
 SphaGirg = Sphagnum girgensohnii  
 SphaRube = Sphagnum rubellum  
 Cladina = Cladonia spp.

PtilCris = Ptilium crista-castrensis  
 PtilCill = Ptilidium ciliare  
 DicraSp = Dicranum spp.  
 SphaRuss = Sphagnum russowii  
 SphaFall = Sphagnum fallax  
 SphaMage = Sphagnum magellanicum  
 Cladonia = Cladonia spp.



**Figure C.** Analyse canonique des correspondances du pourcentage de recouvrement des bryophytes et des lichens selon leur localisation dans la trouée. (Matrice comportant 270 quadrats avec les variables environnementales N = Nord de la trouée, S = Sud de la trouée, C = Centre de la trouée, E = Est de la trouée, W = Ouest de la trouée); axes 1 et 2.

Une régression multiple ( $R^2 = 0,191$ ;  $P < 0,001$ ) a montré que la variable dépendante « Pourcentage de recouvrement de la sphaigne » dans les trouées était hautement influencée par la transmission lumineuse dans la trouée alors que les autres variables indépendantes (âge du peuplement, proportion d'ouverture de la forêt, densité du peuplement, surface terrière, pourcentage de recouvrement de *Rhododendron groenlandicum*) ne se sont pas avérées significatives (Tableau A). Cela est étonnant puisque l'augmentation de lumière est due à l'ouverture des peuplements progressive avec le temps et donc à la diminution de la densité du peuplement et de sa surface terrière (Lecomte et *al.* 2006). Fenton et Bergeron (2006) ont eux aussi démontré qu'une augmentation de lumière est avantageuse pour la sphaigne puisque leur taux de photosynthèse est supérieur à celui des mousses hypnacées.

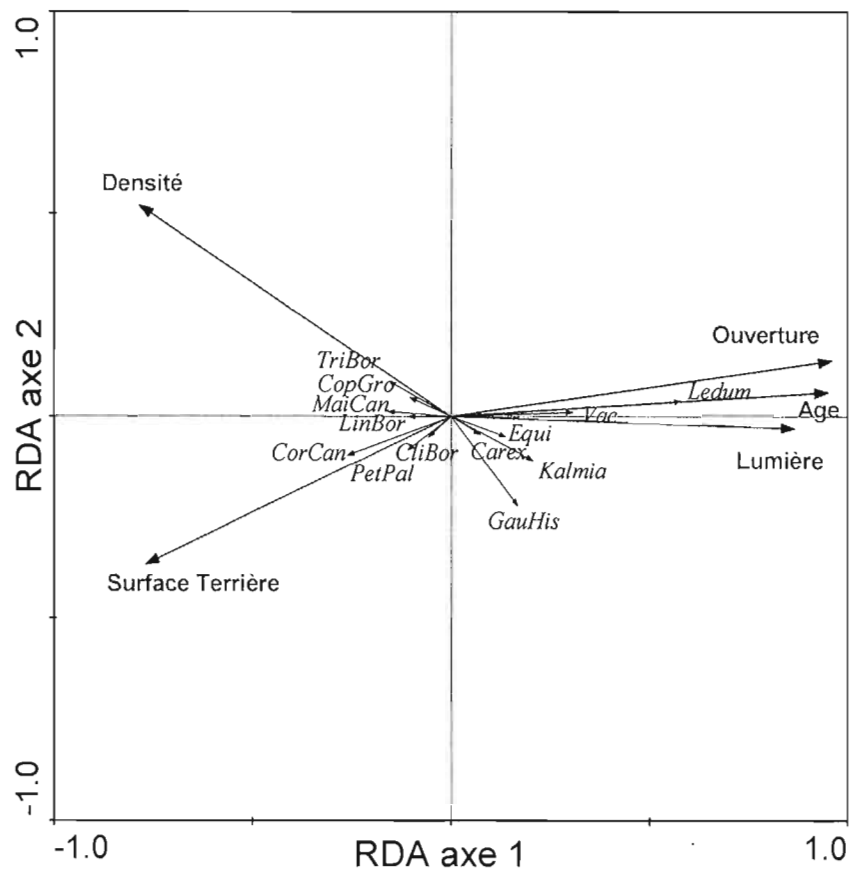
**Table A.** Régression multiple de la variable Pourcentage de recouvrement de la sphaigne dans les trouées par cinq variables environnementales

Variables environnementales	Valeur de t	Probabilité P(>  t )
Âge du peuplement	0,215	0,830
Proportion d'ouverture de la forêt	0,420	0,675
% transmission lumineuse dans la trouée	4,412	1,50e-05***
Densité du peuplement	-0,963	0,336
Surface terrière	0,836	0,404
% recouvrement de <i>Rhododendron groenlandicum</i>	-0,612	0,541

\* : P < 0,05    \*\* : P < 0,01    \*\*\* : P < 0,001

Pour l'analyse de redondance (RDA) entre l'abondance de certaines espèces végétales du sous-bois et l'âge du peuplement, la proportion d'ouverture de la forêt, la transmission lumineuse, la densité du peuplement et sa surface terrière, les données ont été transformées par la Distance de Hellinger. L'espèce qui semble la plus influencée par les données environnementales est le thé du Labrador (*Rhododendron groenlandicum*). Son abondance est fortement associée aux variables âge du peuplement, ouverture du peuplement et transmission lumineuse dans la trouée (Figure D). Les autres éricacées (*Kalmia spp.*, *Vaccinium spp.*) sont aussi reliées à une augmentation de lumière sauf pour *Gaultheria hispidula*, une espèce préférant les bois humides (Marie-Victorin, 1995), qui y est moins associée. Les autres espèces retrouvées dans nos quadrats qui préfèrent les habitats frais ou humide sont la linnée boréale, la clintonie boréale, le pétasite palmé et la maïanthème du Canada (Marie-Victorin, 1995). Elles sont moins influencées par les variables environnementales que les éricacées, mais elles s'opposent à l'augmentation de lumière, à l'âge du peuplement et à son ouverture et elles semblent préférer les forêts fermées. Cependant, encore une fois ces relations sont peu significatives (variance axe 1 = 13,4%; variance axe 1 et 2 = 15,0%;  $R^2 = 0,163$ ;  $R^2$  ajusté = 0,076; P = 0,001).



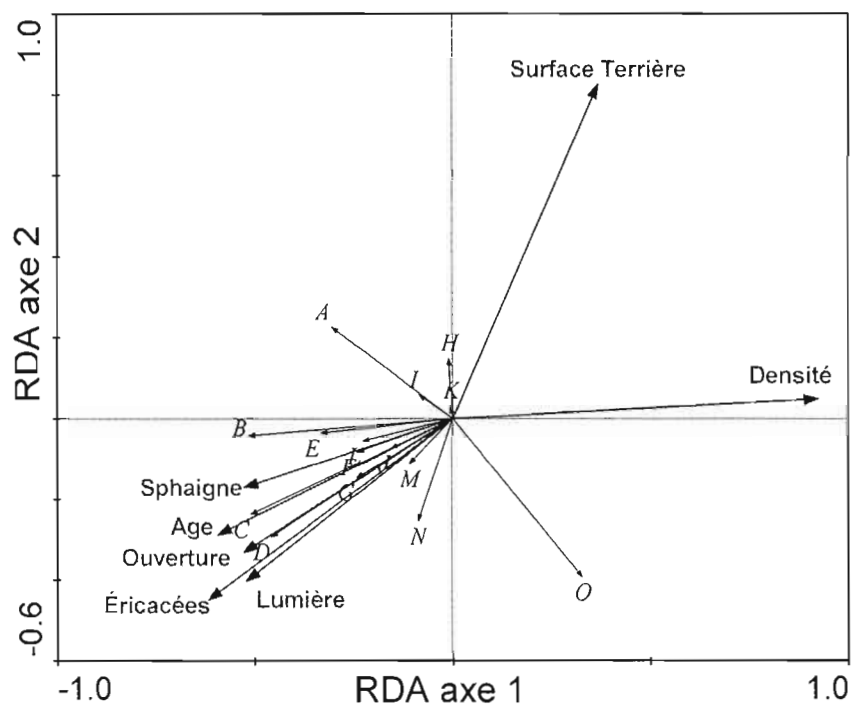


**Figure D.** Analyse des redondances des données d'abondances des espèces de sous-bois vasculaires transformées par la Distance de Hellinger et des variables environnementales : Age = âge du peuplement, Ouverture = proportion d'ouverture de la forêt, Lumière = transmission lumineuse dans les trouées, Densité = densité du peuplement, Surface terrière = surface terrière du peuplement; axes 1 et 2.

Légende :

- |   |                              |
|---|------------------------------|
| Rhododendron = Rhododendron groenlandicum (Thé du Labrador) |                              |
| Kalmia = Kalmia spp.  | Vac = Vaccinium spp.         |
| CorCan = Cornus canadensis (Cornouiller du Canada)          | TriBor = Trientalis borealis |
| CliBor = Clintonia borealis (Clintonie boréale)             | CopGro = Coptis groenlandica |
| PetPal = Petasites palmatus (Pétasite palmé)                | Carex = Carex spp.           |
| LinBor = Linnaea borealis (Linnée boréale)                  | Equi = Equisetum spp.        |
| GauHis = Gaultheria hispidula (Petit thé)                   |                              |
| MaiCan = Maianthemum canadense (Maianthème du Canada)       |                              |

Une autre RDA a été faite pour établir s'il y avait une relation entre la taille des individus en régénération et l'âge du peuplement, la proportion d'ouverture de la forêt, la transmission lumineuse, l'augmentation du couvert de la sphaigne et l'abondance des éricacées *Rhododendron groenlandicum*, *Kalmia spp.* et *Vaccinium spp.* dans la trouée. Les individus de 0 à 15 cm de hauteur et les plus grands (> 210 cm) sont très peu influencés par les variables environnementales (Figure E). Mis à part ceux de hauteur 105 à 135 cm et 150-165 cm (pour une raison inexplicée), tous les autres individus de la régénération d'épinettes noires tendent vers les variables pourcentage de recouvrement de la sphaigne et des éricacées, âge et ouverture du peuplement et transmission lumineuse dans les trouées. Cette fois-ci, les relations sont plus significatives que les précédentes (variance axe 1 = 15.3%; variance axe 1 et 2 20.1%;  $R^2 = 0,235$ ;  $R^2$  ajusté = 0,119;  $P = 0,001$ ; données transformées par la Distance de Hellinger).



**Figure E.** Analyse des redondances des données d'abondances d'épinettes noires séparées par classes de hauteur transformées par la Distance de Hellinger avec les variables environnementales : Age = âge du peuplement, Ouverture = proportion d'ouverture de la forêt, Lumière = transmission lumineuse dans les trouées, Densité = densité du peuplement, Surface terrière = surface terrière du peuplement, Sphaigne = pourcentage de recouvrement de la sphaigne, Éricacées = pourcentage de recouvrement des éricacées (*Rhododendron groenlandicum*, *Kalmia spp.*, *Vaccinium spp.*); axes 1 et 2.

#### Légende

- |  |                |
|--|----------------|
| A = Densité épinette noire de hauteur 0-15 cm  | H = 105-120 cm |
| B = 15-30 cm                                   | I = 120-135 cm |
| C = 30-45 cm                                   | J = 135-150 cm |
| D = 45-60 cm                                   | K = 150-165 cm |
| E = 60-75 cm                                   | L = 165-180 cm |
| F = 75-90 cm                                   | M = 180-195 cm |
| G = 90-105 cm                                  | N = 195-210 cm |
| O = Densité épinette noire de hauteur > 210 cm |                |

Tout comme les travaux de Lecomte et *al.* (2005 et 2006), notre étude montre que les variables ouverture du peuplement, âge du peuplement, transmission lumineuse et pourcentage de recouvrement du thé du Labrador (*Rhododendron groenlandicum*) sont positivement corrélées entre elles alors que les variables densité du peuplement et surface terrière y sont négativement corrélées. Par conséquent des espèces associées à la variable lumière devraient être négativement corrélée à la densité du peuplement. L'entourbement progressif des peuplements de la ceinture d'argile combiné à leur ouverture et à l'augmentation de lumière seraient à l'origine du déclin de certaines espèces de sous-bois vasculaires au détriment des espèces d'éricacées et des espèces de sphaigne. Il est toutefois étonnant que les individus d'épinettes noires en régénération soient en majorité positivement corrélés à une densité accrue des éricacées, contrairement à certaines études qui prétendaient que le *Rhododendron* et le *Kalmia* étaient des espèces nuisibles à la croissance des épinettes (Chapin 1983; Mallik 2003). Les travaux de Lavoie et *al.* (2006) ont eux aussi montrés que le thé du Labrador n'occasionnait pas nécessairement de problème avec la régénération des conifères. Au contraire, ils ont prouvé qu'un contrôle de la compétition épigée de cette espèce résultait en une baisse de la croissance de l'épinette noire.

L'entourbement des pessières de la ceinture d'argile pourrait favoriser l'établissement de l'épinette noire. En effet, 95 % de toute la régénération échantillonnée était composée de marcottes. Cette reproduction végétative pourrait être accrue par l'envahissement de la sphaigne sur les branches basses des épinettes. Finalement, il est fort probable que les plus grands individus en régénération proviennent de la première cohorte et que les plus petits puissent se développer en tout temps peu importe les conditions du milieu, d'où leur opposition et leur indépendance aux variables environnementales.

## Références

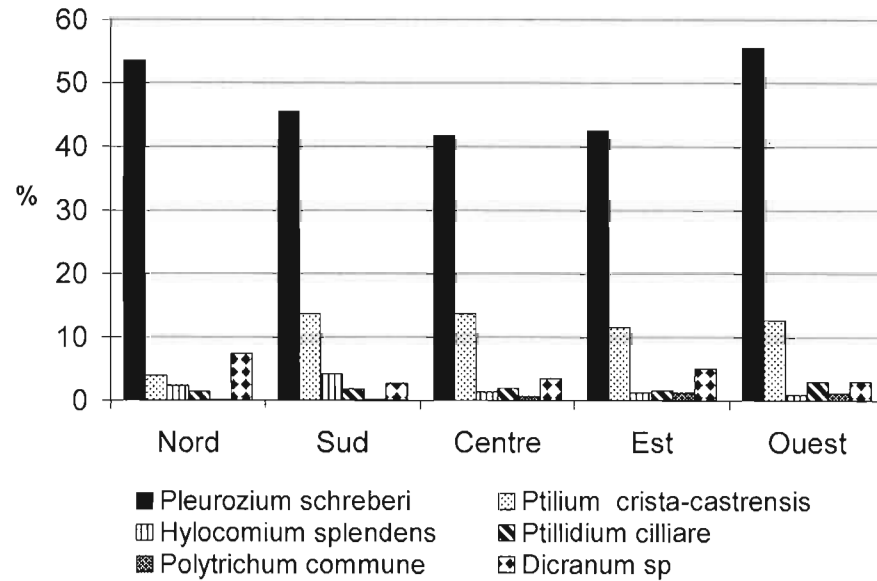
- Bartemucci, P., Coates, K.D., Harper, K. et Wright, E.F. 2002. Gap disturbances in northern old-growth forests of British Columbia, Canada. *J. Veg. Sci.* 13: 685-696.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Can. J. For. Res.* 32: 1080-1093.
- Brokaw, N.V.L. 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66(3): 682-687.
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A. et White, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forest. *Can. J. For. Res.* 20: 620-631.
- Chapin III, F.S. 1983. Nitrogen and phosphorus nutrition and nutrient cycling by evergreen and deciduous understory shrubs in an Alaskan black spruce forest. *Can. J. For. Res.* 13: 773-781.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S. et Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications *Forest Ecology and Management* 213: 151-159.
- Fenton, N. et Bergeron, Y. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *J. Veg. Sci.* 17: 65-76.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec : a landscape scale study. *Silva Fenn.* 36: 249-263.
- Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79: 783-794.
- Lavoie, M., Paré, D. et Bergeron, Y. 2006. Unusual effect of controlling aboveground competition by *Rhododendron groenlandicum* on black spruce (*Picea mariana*) in boreal forested peatland. *Can. J. For. Res.* 36: 2058-2062.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H. et Richard, P. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Soumis au Journal of Vegetation Science* 16:665-674.

- Lecomte, N., Simard, M. et Bergeron, Y. 2006. Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Quebec, Canada. *Ecoscience*. 13(2):143-151.
- Lefort, P. 2003. Écologie et aménagement des forêts de la ceinture d'argile : une synthèse des connaissances. *La forêt modèle du lac Abitibi*, Ressources naturelles Canada. 164 p.
- Le Goff, H. et Sirois, L. 2004. Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycles in the northern boreal forest of Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.* 34: 2399-2409.
- Pham, A. T., DeGrandpré, L., Gauthier, S. et Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 34: 353-364.
- Mallik, A.U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understorey: Role of disturbance, seedbed limitation and keystone species change (invited paper). *Critical Reviews in Plant Sciences* 22: 341-366.
- Marie-Victorin, frère. 1995. *Flore laurentienne*. Gaëtan Morin éditeur, 3<sup>e</sup> édition, Montréal. 1093 p.
- Richard, P. 1980. Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géogr. Phys. Quat.* 34:77-94.
- Runkle, J.R. 1985. Comparison of methods for determining fraction of land area in treefall gaps. *Forest Sci.* 31(1): 15-19.
- Titus, B.D., Sidhu, S.S. et Mallik, A.U. 1995. A summary of some studies on *Kalmia angustifolia* L.: a problem species in Newfoundland forestry. Information report N-X-296 Newfoundland and Labrador Region. Natural Resources Canada. Canadian Forest Service. 68 p.

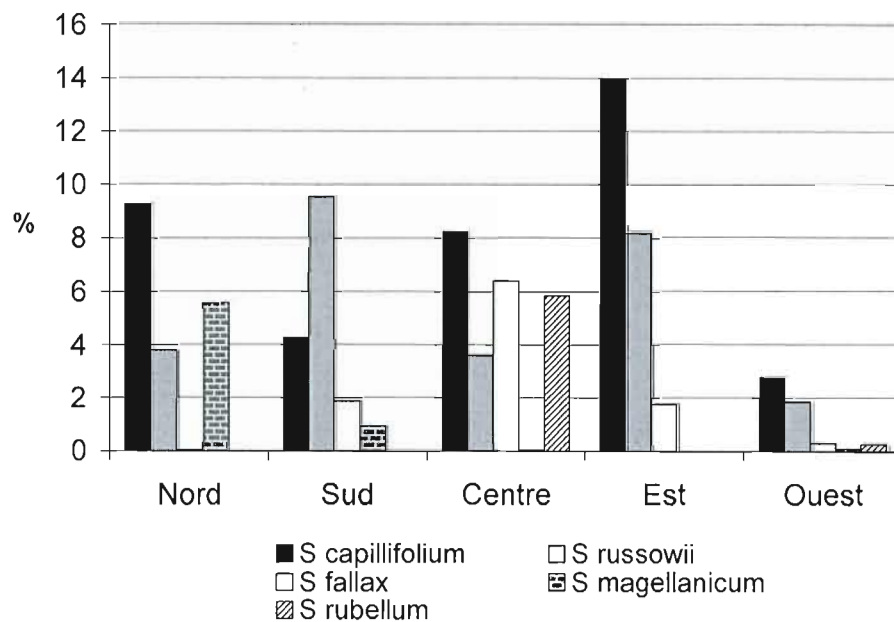
## **APPENDICE B**

DISTRIBUTION DES ESPÈCES DE MOUSSES ET DE SPHAIGNES  
SELON LEUR LOCALISATION DANS LA TROUÉE

a)



b)



**Figure F.** Pourcentages de recouvrement (a) des espèces de mousses hypnacées et (b) des principales espèces de sphaignes, selon leur localisation dans la trouée.



Les moyennes des pourcentages de recouvrement des mousses et des sphaignes selon leur localisation dans la trouée ont été comparées avec des tests de Kruskal-Wallis (données non normales : Shapiro-Wilk Prob<W = 0.0500). Il n'y a que les moyennes de *Sphagnum rubellum* et *Sphagnum russowii* qui sont différentes selon leur localisation dans la trouée.

**Table B.** Comparaison des moyennes des pourcentages de recouvrement des mousses et des sphaignes selon leur localisation dans la trouée (Wilcoxon / Kruskal-Wallis tests)

Espèces	Prob < W =	Prob > F =	Prob > ChiSq =
Pleurozium schreberi	0,0000	0,4358	0,4336
Ptilium crista-castrensis	0,0000	0,5010	0,4984
Hylocomium splendens	0,0000	0,9862	0,9859
Ptillidium ciliare	0,0000	0,8548	0,8528
Dicranum spp.	0,0000	0,9828	0,9824
Sphagnum magellanicum	0,0000	0,2065	0,2065
Sphagnum capillifolium	0,0000	0,2982	0,2971
Sphagnum russowii	0,0000	0,0320	0,0333*
Sphagnum rubellum	0,0000	0,0027	0,0031*
Sphagnum fallax	0,0000	0,0563	0,0576

## RÉFÉRENCES

- Arnup, R.W., Campbell, B.A., Raper, R.P., Squires, M.F., Virgo, K.D., Wearn, V.H. et White, R.G. 1988. A silvicultural guide for the spruce working group in Ontario. Ministry of Natural Resource. Ontario. Science and Technology Series, Volume 4. 100 p.
- Ban, Y., Huacheng, X., Bergeron, Y. et Kneeshaw, D.D. 1998. Gap regeneration of shade-intolerant *Larix gmelini* in old-growth boreal forests of northeastern China. *Journal of Vegetation Science* 9: 529-536.
- Bartemucci, P., Coates, K.D., Harper, K. et Wright, E.F. 2002. Gap disturbances in northern old-growth forests of British Columbia, Canada. *Journal of Vegetation Science* 13: 685-696.
- Bégin, C. et Filion, L. 1999. Black spruce (*Picea mariana*) architecture. *Canadian Journal of Botany* 77: 664-672.
- Bergeron, Y. 1998. Les conséquences des changements climatiques sur la fréquence des feux et la composition forestière au sud-ouest de la forêt boréale québécoise. *Géographie Physique et Quaternaire* 52: 167-173.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. et Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.
- Bouchard, M., Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 2005. Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec. *Forest Ecology and Management* 204(2-3): 297-313.
- Bouchard, M., Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 2006. Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology* 87(9): 2319-2329.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1080-1093.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66(3): 682-687.
- Burns, R.M., et Honkala, B.H. 1990. *Silvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods.* Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. Vol. 2. 877 p.
- Canham, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3): 548-550.

- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A. et White, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.
- Carleton, T.J. et Maycock, P.F. 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Canadian Journal of Botany* 56: 1157-1173.
- Chapin III, F.S. 1983. Nitrogen and phosphorus nutrition and nutrient cycling by evergreen and deciduous understorey shrubs in an Alaskan black spruce forest. *Canadian Journal of Forest Research* 13 : 773-781.
- Coates, K.D. et Burton, P.J. 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management* 99: 337-354.
- Cyr, D. 2001. La place des forêts anciennes du nord de l'Abitibi dans une mosaïque régulée par les incendies forestiers. 2001. Mémoire de maîtrise en biologie. Université du Québec à Montréal. 49 p.
- D'Aoust, V., Kneeshaw, D. et Bergeron, Y. 2004. Characterization of canopy openness before and after a spruce budworm outbreak in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 339-352.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- De Römer, A.H., Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 2007. Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada: Do canopy gaps influence stand development? *Journal of Vegetation Science* 18: 815-826.
- Elie, J.-G. et Ruel, J.-C. 2005. Windthrow hazard modelling in boreal forests of black spruce and jack pine. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2655-2663.
- Fantin, N. et Morin, H. 2002. Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale. Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1478-1490.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S. et Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213(1-3): 151-159.
- Fenton, N. et Bergeron, Y. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science* 17: 65-76.

- Gray, D. R., Régnière, J. et Boulet, B. 2000. Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec. *Forest Ecology and Management* 127: 217-231.
- Groot, A. et Hökkä, H. 2000. Persistence of suppression effects on peatland black spruce advance regeneration after overstory removal. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 753-760.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi. Québec: a landscape scale study. *Silva Fennica* 36: 249-263.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. et Degranpré, L. 2005. Structural development following fire in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management* 206(1-3): 293-306.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. et Degranpré, L. 2006. Changes in spatial pattern of trees and snags during structural development in *Picea mariana* boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 17: 625-636.
- Hill, S.B., Azim, M.U. et Chen, H.Y.H. 2005. Canopy gap disturbance and succession in trembling aspen dominated boreal forest in northeastern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1942-1951.
- Jardon, Y., Morin, H. et Dutilleul, P. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1947-1961.
- Kneeshaw, D.D. et Burton, P.J. 1998. A functional assessment of old-growth status: case study in the sub-boreal spruce zone of British Columbia. *Natural Areas Journal* 18: 295-310.
- Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79(3): 783-794.
- Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 1998. Spatial and temporal patterns of seedling recruitment within spruce budworm caused canopy gaps. *Ecoscience* 6: 214-222.
- Kneeshaw, D. et Gauthier, S. 2003. Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environmental Reviews* 11: S99-S114.
- Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annales Zoologici Fennici* 31: 35-51.

- Lavoie, M., Paré, D. et Bergeron, Y. 2006. Unusual effect of controlling aboveground competition by *Rhododendron groenlandicum* on black spruce (*Picea mariana*) in boreal forested peatland. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2058-2062.
- Lavoie, M., Bergeron, Y., et Paré, D. 2007. Relationships between microsite type and the growth and nutrition of young black spruce on post-disturbed lowland black spruce sites in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 62-73.
- LeBarron, R.K. 1945. Adjustment of black spruce root systems of increasing depth of peat. *Ecology* 26(3): 309-311.
- Lecomte, N. et Bergeron, Y. 2005. Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay-Belt. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1984-1995.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H. et Richard, P.J.H. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science* 16: 665-674.
- Lecomte, N., Simard, M. et Bergeron, Y. 2006. Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Québec. Canada. *Ecoscience* 13(2): 143-151.
- Leemans, R. 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio* 93: 157-165.
- Lefort, P. 2003. Écologie et aménagement des forêts de la ceinture d'argile : une synthèse des connaissances. La forêt modèle du lac Abitibi. Ressources naturelles Canada. 164 p.
- Lieffers, V.J. et Rothwell, R.L. 1987. Rooting of peatland black spruce and tamarack in relation to depth of water table. *Canadian Journal of Botany*. 65:817-821.
- Lieffers, V.J., Messier, C., Stadt, K.J., Gendron, F. et Comeau, P.G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 796-811.
- Liu, Q. et Hytteborn, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 391-402.
- Lussier, J-M. 1997. Reconstitution de la dynamique récente de pessières noires vierges et de seconde venue. Thèse de doctorat en sciences de l'environnement. Université du Québec à Montréal. 155 p.

- Lussier, J.-M., Morin, H. et Gagnon, R. 2002. Évolution de la structure diamétrale et production ligneuse des pessières noires issues de coupe et de feu. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 526–538.
- MacIsaac, D.A., Comeau, P.G. et Macdonald, S.E. 2006. Dynamics of regeneration gaps following harvest of aspen stands. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1818-1833.
- Mallik, A.U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understorey: Role of disturbance, seedbed limitation and keystone species change (invited paper). *Critical Reviews in Plant Sciences* 22: 341-366.
- Manion, P.D. 1981. *Tree disease concepts*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs. N.J.
- Messier, J., Kneeshaw, D., Bouchard, M. et De Römer, A. 2005. A comparison of gap characteristics in mixedwood old-growth forests in eastern and western Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 35: 2510–2514.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environmental Review* 9: 1-59.
- McCarthy, J.W. et Weetman, G. 2006. Age and size structure of gap-dynamic, old-growth boreal forest stands in Newfoundland. *Silva Fennica* 40(2): 209-230.
- Narukawa, Y. et Yamamoto, S.I. 2001. Gap formation, microsite variation and the conifer seedling occurrence in a subalpine old-growth forest. *Central Japan. Ecological Research* 16: 617-625.
- Oliver, C.D. et Larson, B.C. 1990. *Forest Stand Dynamics*. Biological resource management series. McGraw-Hill. Inc. U.S.A. 467 p.
- Palik, B.J. et Pederson, N. 1996. Overstory mortality and canopy disturbances in longleaf pine ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 2035–2047.
- Paquin, R. et Doucet, R. 1992. Croissance en hauteur à long terme de la régénération préétablie dans des pessières noires boréales régénérées par marcottage, au Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 613–621.
- Paquin, R., Margolis, H.A. et Doucet, R. 1998. Nutrient status and growth of black spruce layers and planted seedlings in response to nutrient addition in the boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 729–736.
- Pham, A. T., DeGrandpré, L., Gauthier, S. et Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 353-364.

- Périgon, S. 2006. Dynamique de trouées dans de vieux peuplements résineux de la Côte-Nord. Québec. Mémoire de maîtrise en biologie. Université du Québec à Montréal. 107 p.
- Peltola, H., Kellomäki, S., Väisänen, H. et Ikonen, V.-P. 1999. A mechanistic model for assessing the risk of wind and snow damage to single trees and stands of Scots pine, Norway spruce, and birch. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 647-661.
- Richard, P. 1980. Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géographie Physique Quaternaire* 34:77-94.
- Robichaud, E. et Methven, I.R. 1993. The effect of site quality on timing of stand breakup, tree longevity and the maximum attainable height of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1514-1519.
- Ruel, J.-C. 1995. Understanding windthrow: Silvicultural implications. *Forestry Chronicle* 71: 434-445.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of Eastern North America. *Ecology* 63 (5): 1533-1546.
- Runkle, J.R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology* 70(3): 546-547.
- Runkle, J.R. 1991. Gaps dynamics of old-growth eastern forests: Management implications. *Natural Areas Journal* 11(1): 19-25.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. et Paré, D. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17(6): 1619-1637.
- Smith, V.G., Watts, M. et James, D.F. 1987. Mechanical stability of black spruce in the clay belt region of northern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 1080-1091.
- Van Cleve, K., Oechel, W.C. et Hom, J.L. 1990. Response of black spruce (*Picea mariana*) ecosystems to soil temperature modification in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1530-1535.
- Viereck, L.A. 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. In : Wein, R.W. and MacLean, D.A. (eds). *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. John Wiley and Sons Ltd. New York, pp. 201-220.
- Vincent, J.-S. et Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie Physique Quaternaire* 31: 357-372.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.

- White, P.S. et Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Edited by S.T.A. Pickett and P.S. White, Academic Press, San Diego, Calif., pp. 3-13.
- Whynot, T.W. et Penner, M. 1993. Croissance et production dans les écosystèmes d'épinette noire dans la zone argileuse de l'Ontario : aspects de l'aménagement forestier. Rapport d'information PI-X-99F. Institut forestier national de Petawawa. Forêts Canada. 41 p.