

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES TROUÉES EN
FORÊT FEUILLUE TEMPÉRÉE PAR TÉLÉDÉTECTION LIDAR

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN GÉOGRAPHIE

PAR
JEAN-FRANCOIS SENÉCAL

OCTOBRE 2011

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.»

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
RÉSUMÉ.....	vii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION	1
1.1 Contexte.....	1
1.2 Structure et objectifs	2
CHAPITRE II	
REVUE DE LITTÉRATURE.....	3
2.1 Introduction.....	3
2.2 Régime de perturbations	3
2.3 Trouées.....	7
2.4 Méthodes d'étude des trouées	15
2.5 Sommaire	23
CHAPITRE III	
PRÉDICTION DE L'ÂGE DES TROUÉES EN FORÊT FEUILLUE TEMPÉRÉE À L'AIDE DE DONNÉES LIDAR	24
Résumé.....	24
3.1 Introduction.....	25
3.2 Site d'étude	26
3.3 Méthode	27
3.4 Résultats et discussion	31
3.5 Conclusion	41

CHAPITRE IV	
DÉTECTION DES TROUÉES BIOTIQUES ET DES OUVERTURES ÉDAPHIQUES..	42
Abstract.....	42
Résumé.....	43
4.1 Introduction.....	43
4.2 Methods.....	45
4.3 Results.....	49
4.4 Discussion.....	58
4.5 Conclusion.....	61
CHAPITRE V	
CONCLUSION.....	63
RÉFÉRENCES.....	65

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
3.1 Proportion des carottes débutant une détente de croissance (Histogramme avec l'axe y de gauche) et nombre de carottes utilisées pour cela entre 1960 et 2005.....	32
3.2 Diagramme de dispersion des groupes de structure de trouées (GST) en fonction des percentiles 20 et 80 des valeurs du modèle de hauteur de canopée (MHC) dans les trouées. L'ellipse représente l'intervalle de confiance à 95 % de chaque GST.....	35
3.3 Diagramme de dispersion des groupes de structure de trouées (GST) en fonction de la hauteur moyenne des bosquets mesurée <i>In situ</i> et la hauteur médiane du MHC dans les trouées. L'ellipse représente l'intervalle de confiance à 95 % de chaque GST.....	36
3.4 Proportion des carottes débutant une détente de croissance (Histogramme avec l'axe y de gauche) et nombre de carottes utilisées pour cela entre 1960 et 2005 (Ligne avec l'axe y de droite) pour les 6 groupes de structure de trouées (GST).....	38-39
4.1 Percentage of edaphic gaps of each study site affected by one or more limiting factor.....	50
4.2 Log-ratios of the observed and predicted counts for the 10 bins of the Hosmer-Lemeshow test	52

4.3	Receiver operating characteristic curve of the model differentiating edaphic and developmental gaps, produced from the validation and the training datasets	53
4.4	Log ratios of the ten deciles of within gap values of the minimum topographic position index, 20 th percentile of canopy height model values, maximum distance to water and maximum slope class (different x scale per variable).	55
4.5	Sensitivity, specificity and kappa parameter of the logistic regression model differentiating edaphic and developmental gaps computed using the validation data, as a function of the cut-off value	56
4.6	Minimum topographic position index, 20th percentile of canopy height model values, maximum distance to water and maximum slope expressed by grey values in each gap. Edaphic gaps have a dotted outline and developmental gaps have a regular outline. Background is the canopy height model with low to high heights in a black to white gradient. Gaps A, B, C and D are correctly classified	57

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
3.1	Caractéristiques des trouées par site d'étude	31
3.2	Moyenne et écart type des percentiles 20, 50 et 80 par groupes de structure de trouées (GST). En dessous sont donnés les résultats de l'analyse de la variance (ANOVA) des percentiles de hauteur pour tous les GST et la corrélation entre l'âge minimum des trouées et les percentiles. Ces résultats sont également donnés pour les trouées des GST 1, 2, 3 et 5.....	33
3.3	Nombre de trouées par GST par site d'étude	37
3.4	Moyenne et écart type de l'âge des trouées par GST	40
4.1	Logistic regression model of gap type with the minimum and maximum value of each variable used in the model	51
4.2	Confusion matrix of all records in the dataset by study site and overall (Percent of total in parentheses)	54
4.3	Edaphic and developmental gap fraction for the three study sites.....	56

RÉSUMÉ

Le point de départ d'un peuplement est normalement une perturbation majeure qui détruit la végétation présente sur un site. Cela permet la colonisation par une nouvelle cohorte. Cependant, en forêt feuillue tempérée, le renouvellement des arbres s'effectue principalement par les processus de formation et de fermeture de trouées. Cela a un effet structurant sur les peuplements d'âge mur. À l'échelle du paysage, les caractéristiques spatiales et temporelles du régime des trouées expliquent comment et à quelle vitesse la forêt se régénère. Deux types de trouées peuvent être distingués sur la base de leurs caractéristiques. Les trouées biotiques sont formées par la mort d'un ou plusieurs arbres. Elles se referment par la croissance des arbres en bordure ou sont comblées par la croissance de la régénération. Les ouvertures édaphiques sont dues à la présence de facteurs qui limitent ou empêchent l'établissement et la croissance d'arbres. Elles ne sont habituellement pas incluses dans les recherches sur les trouées qui utilisent les méthodes traditionnelles d'échantillonnage, puisqu'elles ne contribuent pas directement au régime des trouées. L'objectif de ce projet de recherche est de mesurer certaines propriétés du régime de trouées de la forêt feuillue tempérée par télédétection Lidar, ce qui n'a jamais été réalisé au Québec.

En premier lieu, nous avons tenté une méthode novatrice, soit la prédiction de l'âge des trouées à partir de la structure des bosquets composés d'arbres en régénération mesurée par Lidar. Notre hypothèse est que cette structure dépend du temps écoulé depuis l'ouverture de la canopée. Cependant, nos résultats montrent une relation faible entre la structure et l'âge des trouées. La structure des bosquets d'arbres serait plutôt liée à leur historique de perturbations.

Nous avons aussi essayé de créer un modèle statistique capable de distinguer les trouées biotiques des ouvertures édaphiques à partir de données Lidar, ce qui n'a jamais été tenté. Les résultats du modèle montrent que 19,5 % de la surface totale en trouées est constituée d'ouvertures édaphiques. Elles occupent 1,37 % des sites étudiés. Les trouées biotiques représentent 80,5 % de la surface totale des trouées, et couvrent 5,71 % des sites à l'étude. Ces résultats indiquent une plus faible proportion des sites en trouées que ce que la littérature rapporte pour la forêt feuillue tempérée. Ces résultats pourraient être pris en compte pour l'aménagement écosystémique.

Mots-clés : trouées; lidar; ouvertures édaphiques; régime des trouées.

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Contexte

La forêt tempérée est une des trois principales zones forestières de la Terre, les deux autres étant la forêt boréale et la forêt tropicale. Elle est caractérisée par son climat tempéré et par la composition de ses forêts majoritairement peuplées d'arbres feuillus. La zone bioclimatique tempérée occupe 111 100 km² au Québec, ce qui représente environ 7,3 % de sa surface (MRNF, s. d.). Le renouvellement des arbres s'y effectue principalement par la colonisation de l'espace laissé vacant dans la canopée suite à des perturbations de petite taille (trouée). Les processus de régénération dans les trouées ont une influence cruciale sur la dynamique et la composition des peuplements. Au Québec, les connaissances sur les processus de renouvellement naturel sont moins développées pour la forêt tempérée que pour la forêt boréale, en raison des altérations réalisées par l'homme depuis la colonisation (Doyon et Sougavinski, 2002). Les travaux requis pour caractériser le régime de trouées selon les méthodes traditionnelles demanderaient des ressources considérables en temps et en argent. La télédétection pourrait être une solution permettant d'obtenir les renseignements nécessaires pour caractériser le régime des trouées.

1.2 Structure et objectifs

Cette étude porte sur le régime des trouées de la forêt feuillue tempérée et vise à évaluer dans qu'elle mesure la télédétection Lidar peut servir à acquérir de nouvelles connaissances sur ce sujet. Une revue de littérature est présentée au deuxième chapitre. Le sujet du troisième chapitre est la prédiction de l'âge des trouées en forêt feuillue tempérée à l'aide de données Lidar. Ce chapitre est présenté comme un mémoire régulier, bien qu'il ait été soumis et accepté comme article pour le colloque Silvilaser qui s'est tenu à Freiburg en Allemagne à l'automne 2010. L'article a été traduit en français pour être ajouté au mémoire. L'objectif de ce chapitre est de prédire l'âge des trouées à partir de la structure des groupes d'arbres en régénération mesurée par Lidar. La démarche s'appuie sur trois prémisses, à savoir, premièrement, que le Lidar peut caractériser la structure interne des trouées, deuxièmement, que la dendrochronologie permet de dater les événements d'ouverture de la canopée, et troisièmement, qu'il existe un lien entre la structure interne des trouées et l'âge d'ouverture de celle-ci, ce qui pourrait permettre de prédire l'historique des trouées à l'échelle du paysage. Le sujet du quatrième chapitre est la distinction des trouées biotiques et des ouvertures édaphiques à partir de données Lidar. Ce chapitre est présenté sous forme d'article et a été soumis à la revue scientifique *Canadian Journal of Forest Research*. L'objectif est de créer un modèle statistique capable de détecter et de distinguer les trouées biotiques et les ouvertures édaphiques à partir de données Lidar. Les ouvertures édaphiques présentent certaines caractéristiques permettant de les distinguer des trouées biotiques, telles que la hauteur de la végétation, la proximité à des zones d'accumulation d'eau et la forme du terrain. Le chapitre cinq conclut ce mémoire en soulignant les principaux résultats et pistes de recherches.

CHAPITRE II

REVUE DE LITTÉRATURE

2.1 Introduction

Ce chapitre est une revue de l'état des connaissances sur les trouées en forêt feuillue tempérée. La première partie définit les régimes de perturbations de la forêt, le développement structural d'un peuplement et la dynamique des trouées en forêt feuillue tempérée. La deuxième partie détaille le concept de trouée. Les trouées biotiques et les ouvertures édaphiques sont exposées en détail. La dernière partie est une recension des méthodes d'échantillonnage des trouées. Les méthodes traditionnelles et les méthodes par télédétection sont abordées.

2.2 Régime de perturbations

Les milieux forestiers ne sont pas statiques dans le temps et uniformes dans l'espace. Ils ont une dynamique qui leur est propre et qui peut changer en réaction à certains phénomènes. Les changements sont initiés par des perturbations qui transforment la structure et la composition de la forêt. Dans la littérature, le terme «perturbation» peut faire référence à des mécanismes qui détruisent la biomasse de plantes ou à un événement ponctuel qui modifie la dynamique et la structure des écosystèmes (Laska, 2001 ; White et Jentsch, 2001). Chaque biome a un régime des perturbations naturelles qui conditionne son développement. Ce régime des perturbations naturelles peut être défini comme la répartition historique des perturbations d'un territoire (Côté et O.I.F.Q., 2003). Les perturbations naturelles sont de nature diverse: feu provoqué par la foudre, vent, glissement de terrain, insecte défoliateur, inondation, maladie, etc (Gauthier, 2008). Les perturbations de nature anthropique sont également

importantes dans certains milieux : feu accidentel, exploitation forestière et minière, etc. Ces perturbations entraînent des changements qui affectent tous les niveaux de l'organisation des écosystèmes (White et Jentsch, 2001). Les perturbations naturelles de faible intensité qui provoquent la formation de petites trouées sont plus fréquentes que les perturbations majeures affectant des peuplements et même des paysages (Coates et Burton, 1997).

2.2.1 Développement structural des peuplements

Les perturbations sont responsables de l'hétérogénéité spatiale des écosystèmes et influencent la compétition entre les espèces (White et Jentsch, 2001). Ces perturbations sont de courte durée comparativement à la durée de vie des arbres, mais leurs effets sur la succession des peuplements se font sentir sur une longue période de temps. La succession d'un peuplement peut être décrite comme une suite continue de processus structurants. Ces processus conditionnent la naissance, la croissance, la sénescence et la mort des arbres. Leur caractérisation peut donc servir à évaluer de façon générale le niveau de développement d'un peuplement forestier. L'importance de la dynamique des trouées dans un peuplement varie en fonction de son niveau de développement. Franklin et al. (2002) ont identifié huit niveaux de développement qui illustrent sommairement l'évolution d'un peuplement sous l'influence des diverses perturbations pouvant l'affecter.

Le premier niveau de développement d'un peuplement passe par une perturbation majeure. Cette phase donne les conditions nécessaires à l'établissement d'une nouvelle cohorte d'arbres. En même temps, les perturbations éliminent rarement tous les éléments présents avant la perturbation. Il peut donc rester des arbres semenciers, des débris ligneux et d'autres éléments qui auront une influence sur le développement futur du peuplement. Ces éléments constituent l'héritage biologique (White et Jentsch, 2001) ou 'Legs biologique' (Gauthier, 2008) du peuplement. Les perturbations n'affectant pas tous les arbres et les peuplements de la même façon, cet héritage sera donc très différent d'une zone perturbée à une autre. Le premier niveau de développement d'un peuplement se produit donc avec des conditions de départ très variables. L'héritage biologique a une influence sur la régénération suivant une perturbation et sur la structure future du peuplement.

Le deuxième niveau de développement d'un peuplement est celui de l'établissement de la première cohorte d'arbres ou première génération. Cette étape peut avoir une durée très variable en raison de plusieurs facteurs : la perturbation à l'origine du peuplement peut avoir réduit la banque de graines disponibles, les plantes peuvent se faire une compétition intense qui empêche la régénération arborescente, les conditions environnementales peuvent ne pas être favorables (sécheresse, gel), etc. L'établissement de la nouvelle cohorte peut se produire avant une perturbation (Franklin *et al.*, 2002). La régénération est plus rapide lorsqu'elle se fait à partir des semis déjà établis. Durant la régénération d'une trouée, on observe souvent une densité de semis et de gaules supérieure à la densité des arbres avant la perturbation (Runkle, 1998). Pendant leur croissance, les arbres sont en compétition pour la lumière. Il est donc normal qu'un certain nombre de semis et de gaules meurent, en lien avec cette densité, à mesure que la canopée se referme (Franklin *et al.*, 2002).

La troisième étape du développement d'un peuplement correspond à la fermeture de la canopée. C'est à cette étape qu'elle se transforme en couvert relativement fermé par l'entremêlement des branches des arbres dominants (Franklin *et al.*, 2002). Cela a un effet sur les conditions sous le couvert : diminution de la luminosité, équilibrage des températures, augmentation de l'humidité et diminution du vent. Ces changements ont un impact sur la composition sous le couvert forestier en favorisant certaines espèces adaptées aux nouvelles conditions.

La quatrième étape du développement d'un peuplement en est une d'accumulation de biomasse et d'exclusion compétitive inter-espèces. Les principaux processus structurants sont le développement de la biomasse ligneuse, l'exclusion compétitive de plusieurs espèces, la mortalité d'arbres plus élevée liée à la densité du couvert, l'élagage naturel des branches basses et la différenciation des types de cimes (Franklin *et al.*, 2002). Les arbres accroissent leur diamètre et leur hauteur et se livrent à une compétition toujours plus intense. La fermeture du couvert et la diminution de la lumière dans les strates inférieures mènent à la réduction de la partie inférieure des cimes des arbres par un élagage naturel.

La cinquième étape du développement d'un peuplement correspond au stade de maturation. La première cohorte atteint sa hauteur maximale durant cette phase. Il y a également un rétablissement d'espèces tolérantes à l'ombre sous le couvert. La mortalité des arbres est

alors provoquée principalement par d'autres facteurs que la densité et la compétition (Franklin *et al.*, 2002). Les arbres subissent aussi du dommage en raison de phénomènes naturels, ce qui diversifie les conditions environnementales et augmente l'hétérogénéité spatiale dans le peuplement. Bien que les arbres dominants poursuivent leur croissance, le niveau de biomasse total du peuplement reste relativement le même que celui atteint à la fin de la période d'accumulation de biomasse. L'effet structurant des trouées commence à prendre de l'importance à cette étape.

La sixième étape du développement mène à l'émergence d'une diversification verticale du peuplement. Le peuplement commence à avoir les caractéristiques structurelles d'une vieille forêt (Franklin *et al.*, 2002). On assiste à un rétablissement de la continuité de la canopée du niveau du sol aux strates supérieures, en raison de l'établissement et de la maturation de cohortes tolérantes à l'ombre dans les strates intermédiaires. La sénescence des arbres dominants s'accélère, la quantité de débris ligneux produite augmente et les dommages causés aux arbres par les conditions environnementales complexifient davantage la structure du peuplement. La mortalité des arbres suite à leur sénescence provoque la formation et l'expansion d'un plus grand nombre de trouées (McCarthy, 2001).

La septième étape du développement est une phase de diversification horizontale. Des sous-peuplements se forment et évoluent en réaction aux processus de création et d'expansion des trouées qui sont dominants à ce stade (Franklin *et al.*, 2002). Les espèces présentes sous la canopée sont habituellement tolérantes à l'ombre et développent leur système de branches pour profiter des conditions lumineuses du milieu. Les trouées sont souvent créées par des perturbations qui peuvent affecter plusieurs arbres, telles que le vent, les maladies ou les insectes. Certaines trouées formées à un stade antérieur prennent de l'expansion.

La huitième étape du développement d'un peuplement est la disparition de la première cohorte. Cette étape peut se produire lorsque les espèces dominantes, intolérantes à l'ombre, ne peuvent plus se régénérer. À cette étape, les trouées n'offrent plus les conditions nécessaires au maintien des espèces des peuplements âgés (Franklin *et al.*, 2002). La disparition d'une espèce peut avoir des conséquences sur l'équilibre de l'écosystème. Son influence sur la structure de la forêt peut par contre continuer pendant de nombreuses années, particulièrement si le bois était résistant à la décomposition (Franklin *et al.*, 2002). La

structure du peuplement résultant est si hétérogène que celui-ci est habituellement perçu comme plusieurs peuplements.

2.2.2 Dynamique des trouées en forêt feuillue tempérée

En forêt feuillue tempérée, les perturbations majeures sont peu fréquentes (Seymour, White et deMaynadier, 2002). Ainsi, les peuplements non-perturbés par l'homme sont habituellement matures quand ils ne sont pas à un stade de développement plus avancé. La régénération naturelle de la forêt se fait donc sur une base presque individuelle, en remplacement d'un ou de quelques arbres morts à la fois (Runkle, 1992). Cette forme de régénération est la dynamique du régime des trouées. Elle est définie comme le changement dans le temps et l'espace du patron, de la fréquence, de la taille et des processus de succession des trouées dans la canopée causés par la chute ou la mort d'un ou plusieurs arbres (McCarthy, 2001). Le régime des trouées a une influence importante sur la dynamique et la composition des vieux peuplements, mais joue tout de même un rôle structurant dans les forêts plus jeunes (Hart et Grissino-Mayer, 2009). Les trouées affectent d'autres plantes que les arbres, telles que certaines variétés d'herbes (Whigham, 2004) et les communautés mycorhiziennes (Grebenc *et al.*, 2009). Les processus structuraux liés aux trouées ont fait l'objet de nombreuses recherches dans la forêt boréale au Québec (Doyon et Sougavinski, 2002), alors que la forêt feuillue y a reçu moins d'attention.

2.3 Trouées

La trouée, en tant qu'entité spatiale et temporelle, est le site de régénération de la forêt. Cette régénération se produit constamment dans la forêt et constitue la base du régime des trouées. La majeure partie des chercheurs attribuent la découverte du régime des trouées à Watt (1947), bien que le phénomène ait été constaté auparavant par plusieurs chercheurs (Koukoulas et Blackburn, 2004 ; Van Der Maarel, 1996). Le gros des recherches n'a débuté qu'à la fin des années 1970 (McCarthy, 2001), avec des objectifs similaires, mais des méthodes et des définitions souvent différentes. Au fil du temps, les principes même de l'étude des trouées ont été appliqués à des sujets autres que ceux pour lesquels ils avaient été conçus. Les recherches sur les trouées formées par le broutage de l'herbe dans un champ (Nash Suding et Goldberg, 2001), ou celles sur la présence de trouées dans des colonies de

mousses sur des débris ligneux (Kimmerer et Young, 1996) en sont quelques exemples. Le concept de trouée est suffisamment large pour que les définitions qui y sont associées soient plutôt vagues. Pour être considérée comme une trouée, une ouverture ne devrait généralement pas excéder 200 m² de superficie, bien que cette limite soit quelque peu floue dans bien des cas (McCarthy, 2001). Les ouvertures de taille plus grande dans la canopée ne sont pas considérées comme des trouées, puisque les processus caractérisant leur cycle de vie tiennent davantage de la dynamique d'un nouveau peuplement que d'une perturbation à petite échelle. Il est difficile d'arriver à une définition objective de trouée, en raison notamment des spécificités des zones d'études et des objectifs de recherche (Runkle, 1992). L'application du concept est aussi largement laissée à la discrétion des chercheurs. La plupart des recherches scientifiques portant sur les trouées concernent celles créées par la mort d'au moins un arbre. Cependant, les chercheurs décident parfois d'étudier des trouées créées par d'autres causes. Sur cette base, deux types de trouées peuvent être distingués : les trouées biotiques et les ouvertures édaphiques. Les trouées biotiques seront abordées dans la prochaine section et les ouvertures édaphiques dans la section suivante.

2.3.1 Trouées biotiques

La distinction principale entre une trouée biotique et une ouverture édaphique tient à leur origine. Les chercheurs s'entendent généralement pour dire que les trouées biotiques sont des ouvertures dans la canopée causées par la mort d'une partie d'un arbre, d'un arbre complet ou d'un petit nombre d'arbres (Runkle, 1992). Au-delà de ce consensus, aucune définition des trouées n'est universelle. Par exemple, selon certains auteurs, une trouée devrait être formée par la mort d'un demi-arbre à dix arbres. Un autre critère est qu'elle devrait avoir un ratio de hauteur interne sur le diamètre plus petit que un.

Les limites spatiales d'une trouée sont habituellement définies par la projection verticale des couronnes des arbres de la canopée environnante (Brokaw, 1982). Certains chercheurs prennent parfois en considération la trouée étendue, ce qui étend les limites de cette trouée jusqu'à la base des arbres en bordure (Runkle, 1982). L'étude de la trouée étendue permet, au moins partiellement, de prendre en compte les surfaces directement et indirectement affectées par l'ouverture des trouées. L'ouverture d'une trouée peut cependant avoir un effet sur une plus grande étendue. Vepakomma, St-Onge et Kneesshaw (2011) ont trouvé que la croissance

de feuillus et de conifères avait été influencée jusqu'à 30 et 20 m respectivement de la bordure de leurs trouées.

Les arbres responsables de la création d'une portion ou de la totalité d'une trouée sont identifiés comme étant des faiseurs de trouées ou « Gap makers » (Yamamoto, 1992). Les caractéristiques importantes d'un faiseur de trouée sont l'espèce, le diamètre à hauteur de poitrine, la hauteur avant la chute, la direction de la chute et l'agent ayant causé la mort (Runkle, 1992). Ces caractéristiques sont directement associées à la forme et à l'ampleur des dégâts occasionnés par le faiseur de trouées lors de l'ouverture de la canopée. Il est possible que certains dégâts subis par des arbres aient contribué à l'ouverture d'une trouée, sans toutefois provoquer leur mort. Ces arbres peuvent tout de même être qualifiés de faiseurs de trouée par les chercheurs en fonction de leurs objectifs.

Les différents types de dégât pouvant ouvrir la canopée ou agrandir une trouée sont le dépérissement, la mort sur pied, la cassure de la tige, le déracinement partiel et le déracinement total (Runkle, 1992). Plusieurs agents peuvent être en cause lorsqu'un arbre subit du dégât (Franklin, Shugart et Harmon, 1987). Certains événements tels que le vent et le feu peuvent amener un changement soudain, alors que d'autres facteurs tels que la compétition entre arbres et certaines maladies, auront un effet graduel. Ainsi, le dépérissement d'un arbre peut s'étirer sur plusieurs années. L'ouverture de la canopée sera alors progressive, ce qui laisse le temps à la régénération de s'établir et de s'adapter aux nouvelles conditions de lumière. Peu d'études ont tenté de quantifier la proportion de trouées graduelles et soudaines. Les ouvertures graduelles seraient toutefois les plus communes (Krasny et Whitmore, 1992). À leur mort, certains arbres ne tombent pas immédiatement. On dit alors qu'ils sont morts sur pied. De façon générale, ces arbres meurent sous l'effet d'agents biotiques. Ce type de mort a plusieurs implications pour le processus de formation d'une trouée. La mort d'un arbre sur pied forme habituellement une plus petite ouverture dans la canopée que la plupart des autres types de dégât, ce qui favorise les semis et les gaules déjà présents avant la perturbation (Yamamoto, 1992). De plus, un arbre mort sur pied fait habituellement moins de dégâts à la régénération avancée. Éventuellement, l'arbre mort tombe par morceaux et se décompose au sol. Une trouée peut aussi se former lorsque la tige d'un arbre se casse. Cette cassure peut être le résultat d'un dépérissement ou l'effet d'un

agent externe. Il s'agit du mode le plus courant de formation de nouvelles trouées (Runkle, 1982). Un arbre dont la tige se casse fait parfois des rejets et tente de combler la trouée qu'il a créée (Putz *et al.*, 1983). La cime peut causer des dégâts à la régénération avancée en tombant, et même entraîner d'autres arbres, ce qui agrandit la trouée. Le déracinement total affecte sévèrement le sol dans la trouée. Le sol étant retourné par les racines lors de la perturbation, on y retrouve souvent des horizons inversés (Yamamoto, 1992). Le sol minéral exposé peut servir à l'établissement de certains colonisateurs spécialisés qui profitent aussi de la hauteur du monticule pour éviter la compétition. La régénération avancée autour de l'arbre déraciné est sévèrement affectée, et d'autres arbres peuvent être cassés ou entraînés par la chute. Les déracinements partiels sont un type de dégât où la chute d'un arbre est interrompue, habituellement par un autre arbre. La trouée est formée par le déplacement de la cime de l'arbre qui reste parfois en vie par la suite. Ce type d'évènement est peu commun. Le sol est légèrement affecté et la régénération avancée ne subit que peu de dégâts. Le type de dégâts menant à la création d'une trouée détermine ses caractéristiques et la distribution spatiale des ressources qui seront disponibles à la régénération (McCarthy, 2001).

L'ouverture de la canopée apporte des changements aux conditions de lumière, de température et d'humidité dans la trouée. La quantité et la disponibilité des nouvelles ressources varient selon les caractéristiques des trouées. Par exemple, les trouées de grande taille reçoivent plus de lumière que les petites trouées. On y retrouve aussi des températures de l'air plus élevées (Yamamoto, 1992). Dans une trouée, la distribution de la lumière, des températures et de l'humidité du sol ne sont pas uniformes dans le temps et l'espace. Dans l'hémisphère nord, la portion sud d'une trouée reçoit habituellement moins de lumière (Ritter, Dalsgaard et Einhorn, 2005). Il y a donc un gradient de disponibilité de la lumière qui dépend de la taille, de la forme et de l'orientation des trouées, ainsi que de la structure de la canopée. À la fin de la saison de croissance, la lumière disponible ne dépend plus de la position du soleil, puisqu'il n'est plus assez haut pour illuminer l'intérieur de la trouée, mais plutôt de la structure et de la porosité de la canopée. Les facteurs déterminant la structure de la canopée sont la densité des arbres, leur position, leur espèce, ainsi que la forme et la taille en trois dimensions de leurs couronnes (Song *et al.*, 1997). De surcroît, les arbres composant la canopée ont des effets structurants sur la régénération dans les trouées. Les différentes espèces d'arbres interceptent la lumière à divers degrés d'efficacité. De plus, à leur mort, la

forme et la taille de leur couronne détermine la taille de la trouée. Ainsi, la forme et la structure d'une trouée dépendent des propriétés des faiseurs de trouées et de la canopée.

Selon leur espèce et leur historique, certains arbres seront mieux adaptés que d'autres à la régénération dans les trouées en raison de leur adaptation aux conditions d'ombre ou de lumière. Dans un milieu forestier d'ombre, les adaptations des arbres peuvent être classées selon qu'elles visent à éviter l'ombre ou à la tolérer. Les petites trouées peuvent se refermer rapidement et recevoir peu de lumière directe. Les arbres qui s'y établissent doivent donc avoir une stratégie pour croître malgré des conditions de lumière faible. Les stratégies d'évitement de l'ombre sont des compromis de support favorisant l'investissement des ressources de l'arbre pour avoir une forte croissance verticale (Henry et Aarssen, 1997). Le compromis se fait au coût d'un plus faible investissement en biomasse foliaire et par un moins grand nombre de branches, ce qui donne une faible surface foliaire (Henry et Aarssen, 1997). Cette stratégie est appropriée dans le cas où elle permet d'intercepter plus de lumière, ce qui n'est pas nécessairement réalisable sous couvert forestier dense (Messier *et al.*, 1999). Elle peut se manifester rapidement chez certains arbres lorsqu'ils détectent un changement dans la composition de la lumière qu'ils reçoivent (Walters et Reich, 1996). Les arbres qui tolèrent l'ombre sont adaptés à l'utilisation efficace du peu de lumière disponible sous couvert forestier. Le classement des arbres selon leur adaptation à la lumière peut se faire selon trois niveaux relatifs de tolérance à l'ombre : tolérants, semi-tolérants ou intolérants. Pour chacune de ces classes, il est possible d'identifier des traits caractéristiques ou des stratégies permettant aux arbres d'augmenter leur efficacité d'interception et d'utilisation de la lumière (Givnish, 1988). Pour la même espèce, les feuilles acclimatées à une certaine quantité de lumière sont normalement plus efficaces dans ces conditions que celles habituées à un niveau différent de lumière. Les arbres doivent faire certains compromis dans l'expression d'une adaptation à la lumière. Ces compromis se traduisent par des relations entre divers traits caractéristiques observables (Abrams et Kubiske, 1990). Par exemple, il y a habituellement des relations entre la tolérance à l'ombre, la croissance des arbres et certaines caractéristiques des arbres. Hormis les espèces aux extrêmes de la tolérance et de l'intolérance à l'ombre, la plasticité morphologique et physiologique peut permettre aux arbres de s'intégrer à divers environnements lumineux (Henry et Aarssen, 1997 ; Lusk *et al.*, 2008). De plus, un arbre commun à un niveau de lumière n'est pas nécessairement dans son

meilleur environnement, mais y est certainement le meilleur compétiteur (Humbert *et al.*, 2007). La formation des trouées peut créer les conditions nécessaires à la régénération d'espèces intolérantes à l'ombre (Yamamoto, 1992). Cela sera fortement influencé par la taille de la trouée. Les espèces d'arbres en régénération seront donc directement liées à la taille des trouées. Plus les trouées sont grandes, plus on y trouve d'espèces intolérantes à l'ombre. La formation d'une trouée peut être une opportunité de croissance si l'arbre a des traits plastiques lui permettant d'exploiter efficacement les nouvelles conditions de lumière. Par contre, la plasticité morphologique d'un arbre ne lui sera pas utile si elle n'est pas accompagnée de la capacité d'utiliser le surplus de lumière dans la trouée (Canham, 1989). Ainsi, les différents processus s'activant en réaction à une trouée sont principalement liés à la réponse de croissance des arbres par l'utilisation de la lumière nouvellement disponible.

Les réactions à la formation de la trouée se produisent dans la canopée et dans la trouée. Elles mènent éventuellement à la fermeture de cette trouée. Il existe deux mécanismes principaux de fermeture : le comblement latéral et la croissance par le fond. Le comblement latéral se produit par l'extension des branches des arbres de la canopée vers l'intérieur de la trouée. Ceux-ci profitent de l'espace laissé vacant par le faiseur de trouées pour étendre leur réseau de branches et aller chercher plus de lumière. La vitesse de croissance des branches latérales en réponse à une trouée serait d'environ 4 à 26 cm par an dans la forêt feuillue tempérée (Runkle, 1985), et de 22 cm par an en moyenne pour la forêt boréale (Vepakomma, St-Onge et Kneeshaw, 2011). Ces valeurs seraient toutefois très variables d'un arbre à l'autre en fonction de son espèce, de son âge, de sa taille, de sa capacité à s'adapter aux nouvelles conditions de lumière, etc. La vitesse de croissance latérale, très rapide au début, diminue au fil du temps (Runkle, 1998) et la lumière disponible dans la trouée diminue rapidement (Ritter, Dalsgaard et Einhorn, 2005). Ce mode de fermeture de trouées a surtout de l'importance pour les petites trouées. Celles-ci peuvent se combler avant que la régénération avancée ait atteint la canopée. Cette croissance latérale peut entraîner le développement de couronnes asymétriques pour les arbres en bordure si elle se poursuit à long terme (Brisson, 2001). En conséquence, ces arbres ont plus de chance de tomber vers la trouée que dans une autre direction (Young et Hubbell, 1991). Un second mécanisme principal de fermeture est la croissance par le fond. Des gaules et des semis qui tentent d'atteindre la canopée croissent à partir du fond de la trouée. Pour les petites trouées, le comblement latéral referme souvent la

canopée avant que la régénération par le fond ne puisse l'atteindre. En général, il faut donc que la canopée s'ouvre à plusieurs reprises pour que la régénération parvienne à occuper la canopée (Canham, 1985, 1990). Il peut ainsi y avoir une régénération avancée déjà présente dans les trouées au moment de leur ouverture. Le type de dégât menant à l'ouverture d'une trouée peut alors avoir un impact sur la vitesse et le mode de fermeture de celle-ci. Une trouée formée par déracinement partiel ou total peut détruire la régénération avancée et favoriser l'établissement d'arbres intolérants à l'ombre. Les déracinements n'ont cependant pas tous un grand impact sur la régénération avancée (McGee *et al.*, 2007). Les faiseurs de trouées dont la tige casse peuvent briser les plus gros arbres de la régénération avancée sans la détruire en entier. La majorité des trouées de petite taille se ferment latéralement, alors que les trouées de grande taille se combleront plus fréquemment par le fond. Cependant, les processus d'ouverture et de fermeture ne sont pas des événements purement discrets. Ils font plutôt partie d'une série de processus continus. À des latitudes élevées, la régénération peut recevoir de la lumière de plusieurs trouées différentes en raison de la position du soleil (Ban *et al.*, 1998). Les trouées peuvent prendre de l'expansion si un arbre de la bordure subit du dégât et laisse un espace vacant dans la canopée (McCarthy, 2001). Les variations de la structure interne des trouées proviennent souvent de leur expansion, mais cette caractéristique du régime n'est habituellement pas étudiée en raison des coûts (Runkle, 1992). Dans une même trouée, il est possible de trouver plusieurs bosquets d'hauteurs et d'âges différents résultants d'ouvertures multiples de la canopée. Leur présence indique habituellement qu'après sa formation, une trouée a pris de l'expansion en raison de la mort d'arbres en bordure. De plus, les bosquets peuvent présenter des variations de hauteur en raison des différences dans la disponibilité des ressources dans le temps. Les bosquets sont donc une caractéristique des trouées liée à l'historique des événements d'ouverture et de fermeture. De surcroît, un certain nombre d'études ont fait état de vitesses de croissance plus élevées dans les trouées que sous le couvert forestier (Canham, 1985, 1990 ; McClure, Lee et Leak, 2000 ; Runkle, 1981). Ainsi, les phénomènes d'ouverture et de fermeture du couvert ont une incidence sur la croissance des arbres dans les trouées, ce qui s'exprime dans la taille de leurs cernes de croissance. L'ouverture de la canopée a également un effet sur la densité des tiges (Runkle, 1998). La structure des bosquets pourrait donc être considérée comme un marqueur de l'âge des trouées. Toutefois, cet âge est difficile à définir puisque les trouées peuvent être

formées par la mort de plus d'un arbre en même temps, et puisqu'elles peuvent se combler ou s'agrandir suite à leur ouverture. Les trouées qui prennent de l'expansion sont formées par les morts asynchrones de plusieurs arbres, *i.e.* les décès de certains arbres qui se produisent avec plusieurs années d'écart (Runkle, 1992). De plus, la croissance des petits arbres dans les trouées peut être affectée par des perturbations de petite intensité. Le broutage sélectif des pousses de certaines espèces d'arbres par le chevreuil en est un exemple. Le broutage endommage les arbres préférés par les chevreuils. La croissance des arbres tolérants à cette perturbation est affectée tant qu'ils n'ont pas une hauteur suffisante pour y échapper, alors que les arbres intolérants ont plutôt tendance à disparaître à long terme (Long *et al.*, 2007). Les espèces qui sont moins broutées peuvent donc être favorisées par le broutage de leurs compétiteurs. L'effet du broutage n'est donc pas le même dans chaque trouée. L'historique de chaque trouée peut donc intégrer un certain nombre de perturbations qui ont façonné sa structure. L'influence des perturbations sur la structure des trouées dépend de leur chronologie et de leur intensité. La quantité de débris et le type de régénération dans une trouée donnent des renseignements sur les perturbations. L'absence d'arbres morts et de régénération dans une ouverture de la canopée renseignent plutôt sur des conditions de site qui limitent l'établissement de nouveaux arbres. Ces ouvertures édaphiques ont une dynamique différente des trouées biotiques.

2.3.2 Ouvertures édaphiques

Les ouvertures édaphiques sont des trouées dans la canopée qui sont associées à des conditions édaphiques ou topographiques qui limitent ou empêchent l'établissement de nouveaux arbres (Lertzman *et al.*, 1996). Il s'agit donc d'ouvertures qui ne sont pas dues à la mort d'arbres. Les ouvertures édaphiques ne sont pas permanentes, mais ont plutôt une dynamique différente de celle des trouées biotiques. Elles sont habituellement associées à des zones humides, des affleurements rocheux ou à des communautés de plantes herbacées ou de fougères. La plupart des études n'en tiennent pas compte, puisqu'elles ne sont pas un site de régénération de la forêt. Elles ne contribuent donc pas directement à la dynamique du régime des trouées. Même si elles ne sont pas un site de régénération de la forêt, les ouvertures édaphiques peuvent rendre des services écologiques comparables à ceux des trouées biotiques pour certaines espèces. Par exemple, plusieurs espèces d'oiseaux ont besoin d'ouvertures de

la canopée pour la chasse. Les ouvertures édaphiques et les trouées biotiques devraient répondre également à ce besoin (Lertzman *et al.*, 1996). Cependant, les ouvertures édaphiques ne contiennent habituellement pas de débris ligneux. Les ouvertures édaphiques n'ont donc pas la même valeur écologique que les trouées biotiques. Les ouvertures édaphiques ont certaines caractéristiques qui les distinguent des trouées biotiques. L'absence d'arbres en régénération fait que la hauteur de la végétation est basse dans les ouvertures édaphiques. De plus, les ouvertures édaphiques humides sont près de ruisseaux ou sont situées dans un sol de forme concave. Les trouées rocheuses ont aussi habituellement une forme convexe ou sont situées au point de rupture d'une pente. Le nombre de trouées abiotiques dépend de nombreux facteurs qui peuvent varier beaucoup dans l'espace, et ce à petite échelle. Ainsi, l'importance des ouvertures édaphiques dans les forêts est très variable. La proportion d'ouvertures édaphiques varie de 0,2 à 62,9 % selon les études (Bartemucci *et al.*, 2002 ; Lertzman *et al.*, 1996).

2.4 Méthodes d'étude des trouées

Tout comme il existe une multitude de définitions de trouées, il existe également une multitude de façon de les échantillonner. Les régimes de trouées sont difficilement comparables pour des endroits ou des temps différents, bien qu'il s'agisse d'un exercice utile (Runkle, 1992). Certaines caractéristiques des régimes de trouées s'y prêtent mieux que d'autres et permettent une comparaison valide à des fins de recherche (White et Jentsch, 2001). Un régime de trouées est généralement caractérisé par la forme des trouées, leur orientation, leur surface, les relations spatiales entre elles, leur abondance, la proportion du territoire qu'elles occupent et leur taux de formation et de fermeture (Almquist, Jack et Messina, 2002 ; Runkle, 1992 ; White et Jentsch, 2001). Cependant, les différences entre les protocoles utilisés d'une recherche à une autre font souvent obstacle à une comparaison fiable. Au début de la recherche sur les trouées, les méthodes d'échantillonnage étaient basées sur des méthodes développées pour d'autres domaines. Par la suite, une forme de consensus s'est établie parmi les chercheurs sur la façon d'échantillonner les trouées et de rapporter ses résultats. Ces techniques forment les méthodes traditionnelles d'échantillonnage des trouées et sont encore utilisées de nos jours. Cependant, l'utilisation de la télédétection pour l'étude des trouées a connu une progression importante depuis quelques années et

permet d'obtenir des renseignements similaires à ceux acquis par des méthodes traditionnelles. Un avantage supplémentaire est que cela permet de réaliser une cartographie complète des trouées.

2.4.1 Méthodes traditionnelles d'échantillonnage

La caractérisation du régime des trouées selon les méthodes traditionnelles pose un certain nombre de contraintes et de défis, tels que les coûts, le temps et la représentativité des résultats (Runkle, 1992). Pour cette raison, les études portant sur ce sujet se sont habituellement limitées à caractériser le régime des trouées sur de petites superficies, en tenant seulement compte des trouées biotiques de grande taille (Seymour, White et deMaynadier, 2002). Ainsi, les trouées de petite taille ont été en partie ignorées dans les études portant sur la caractérisation des régimes des trouées. Cela pose un problème, puisque la plupart des trouées en forêt feuillue tempérée sont de petite taille et peuvent être des vestiges de trouées plus grandes (Runkle, 1992).

Pour étudier le régime des trouées, il faut d'abord se doter d'une définition opérationnelle de ce qu'est une trouée. Plusieurs définitions ont déjà été utilisées selon les forêts étudiées et les objectifs de recherche. La plupart des chercheurs se dotent d'un seuil de hauteur pour leur site d'étude, en tenant compte du type de forêt et de la hauteur de la canopée (McCarthy, 2001). Ainsi, une trouée a déjà été définie comme un trou au travers de tous les étages du couvert forestier jusqu'à une hauteur de 2 mètres au-dessus du sol (Brokaw, 1982). Cette définition est adaptée aux forêts tropicales et prend en considération que la bordure de l'ouverture est verticale, même si dans la réalité elle est irrégulière (McCarthy, 2001). Dans une étude sur la forêt feuillue tempérée aux États-Unis, la trouée a été définie comme la surface directement sous l'ouverture de la canopée et était considérée comme refermée si la régénération y atteignait de 10 à 20 mètres (Runkle, 1982). Pourtant, durant les mêmes années et dans la même forêt, un autre chercheur a plutôt défini ses trouées comme étant fermées si la régénération y atteignait de 18 à 30 mètres (Barden, 1989)! Il a été démontré que ces différences méthodologiques dans les protocoles d'échantillonnage des trouées peuvent entraîner des variations marquées dans les résultats obtenus (Barden, 1989 ; Brokaw, 1982). Un certain effort de normalisation des méthodes a mené à la réalisation d'un guide méthodologique par James R. Runkle en 1992 et qui a largement été repris par la suite. Par

contre, la comparaison reste toujours difficile d'un environnement à l'autre. Les méthodes utilisées pour ces analyses dépendent des buts visés par les chercheurs pour une étude. Différentes méthodes doivent être utilisées pour obtenir les caractéristiques spatiales et temporelles des trouées et chaque méthode a ses limitations.

Les inventaires totaux avec visites répétées des trouées donnent probablement le meilleur portrait d'un régime des trouées (Runkle, 1992). Cependant, la plupart des chercheurs choisissent d'effectuer un sous-échantillonnage de leur zone d'étude en raison des coûts, des efforts et du temps demandé par les inventaires totaux. La méthode de sous-échantillonnage des trouées qui a été la plus utilisée est le transect. Un point de départ et une direction sont choisis aléatoirement. Une distance choisie à l'avance est alors parcourue, et les trouées rencontrées sont échantillonnées si elles répondent aux critères de sélection. Par exemple, pour une étude fictive, ces critères pourraient être que la trouée doit être biotique, doit avoir une hauteur moyenne de moins de 5 mètres et doit avoir son centre à moins de 10 mètres du transect. Des formules mathématiques permettent ensuite de transposer à plus grande échelle les résultats obtenus. Lorsqu'un seul échantillonnage est effectué, toutes les trouées répondant aux critères sont analysées. Ces trouées pourraient cependant avoir des âges différents. Il est habituellement nécessaire d'effectuer des mesures répétées pour avoir les composantes temporelles du régime de trouées. Pour cela, il faut faire un premier échantillonnage et assurer le suivi de l'évolution des caractéristiques des trouées par la suite. Seules les nouvelles trouées sont échantillonnées, ce qui permet de calculer les taux d'ouverture et de fermeture. Il faut cependant de nombreuses années avant d'obtenir suffisamment de données. Une autre façon de récolter des renseignements sur l'aspect temporel des trouées est par l'utilisation de méthodes permettant de dater l'âge des trouées. Ces renseignements peuvent servir à effectuer une analyse rétrospective des perturbations (McCarthy, 2001). Ces méthodes peuvent être utilisées dans les trouées pour identifier des patrons d'établissement, de suppression et de relâchement d'arbres individuels, et ainsi dater les perturbations qui les ont causées. Parmi ces méthodes, la dendrochronologie est celle qui permet d'obtenir le portrait le plus complet de l'historique de croissance des arbres par leur croissance radiale annuelle. L'ouverture d'une trouée provoque habituellement une poussée de croissance de la régénération. Cette poussée se reflète dans les anneaux de croissance des arbres qui peuvent être mesurés par dendrochronologie. Dans la forêt tempérée, il y a

normalement un cerne de croissance par année, bien qu'il puisse parfois y avoir des anomalies dans le bois de certains arbres en raison de stress environnementaux (Lorimer, Dahir et Singer, 1999). Une méthode de détection de la détente de croissance peut ensuite être appliquée pour obtenir l'année approximative d'ouverture de la canopée (Canham, 1985). La dendrochronologie ne peut être utilisée que pour mesurer l'âge des arbres vivants ou résistants à la décomposition (McCarthy, 2001).

À partir de ces méthodes, les propriétés de la forêt feuillue tempérée ont été estimées en de nombreux endroits dans le monde. Ainsi, le pourcentage du territoire forestier en trouées serait de 2 à 20 %, la taille moyenne des trouées serait de 28 à 239 m², le taux de formation de nouvelles trouées serait de 0,4 à 1,3 % et le temps de renouvellement de la forêt serait de 45 à 200 ans (McCarthy, 2001). La seule étude sur le sujet menée au Québec a estimé la taille moyenne des trouées à 126 ± 95 m² et le temps de renouvellement de la forêt à 45 ans (Payette, Filion et Delwaide, 1990). Cependant, cette étude a été réalisée pour une zone restreinte, et les résultats ne devraient pas être extrapolés à l'ensemble de la forêt feuillue du Québec.

2.4.2 Télédétection

Les instruments de télédétection moderne sont de plus en plus utilisés pour l'étude des phénomènes naturels. Couplés à des modèles statistiques, ces instruments permettent d'obtenir une quantité phénoménale de renseignements sur différents sujets d'étude avec une précision intéressante. L'effort nécessaire pour obtenir ces renseignements est égal ou moindre que pour des méthodes traditionnelles d'inventaire. Les chercheurs passés et présents qui étudient les trouées font face au même défi, soit trouver un moyen de les observer et de les analyser. La télédétection est un moyen d'observation et d'analyse des trouées qui permet d'en étudier le phénomène sur de grandes superficies. Les observations peuvent aussi être réalisées plus fréquemment. Il est par contre nécessaire d'établir un lien entre le concept de trouée en tant qu'entité écologique et en tant qu'entité observée par télédétection (Koukoulas et Blackburn, 2004). Ces concepts doivent ensuite être transposés à une échelle spatiale et temporelle appropriées à leur analyse. La dynamique des trouées est le cadre de référence généralement utilisé pour leur analyse. La dynamique des trouées d'une région donnée est caractérisée par la forme de ces trouées, par leur orientation, par leur

surface, par les relations spatiales entre elles, par leur abondance, par la proportion du territoire qu'elles occupent et par leur taux de formation et de fermeture dans le temps (Almquist, Jack et Messina, 2002 ; Runkle, 1992 ; White et Jentsch, 2001).

La création de trouées change considérablement les conditions de lumière dans la forêt. Les méthodes pour détecter les trouées basées sur la réflectance ne sont pas très efficaces puisque plusieurs problèmes limitent leur utilisation (Koukoulas et Blackburn, 2004). D'abord, les trouées ont normalement une structure hétérogène composée de plusieurs éléments de réflectance variés. L'arrangement de ces éléments et de la canopée environnante, ainsi que les changements dans le temps influencent et peuvent causer des problèmes pour l'observation des trouées. La luminosité dans les trouées n'est pas constante durant le jour. Dans les forêts feuillues, la canopée change aussi beaucoup d'une saison à l'autre, ce qui change les qualités spectrales des ombres projetées (Koukoulas et Blackburn, 2004). La réflectance d'une trouée dépend d'autres facteurs, dont la densité d'arbres en bordure, le chevauchement des couronnes en bordure, la végétation dans la trouée, la microtopographie, l'espèce d'arbre dominante et l'angle solaire définissant le régime lumineux dans la trouée. Les trouées ne sont pas qu'un trou dans la canopée qui absorbe la lumière. Les variations de la réflectance dans une trouée ne sont qu'une simplification de sa complexité inhérente. Les propriétés distinguant les trouées du reste de la forêt sont avant tout de nature structurale. C'est pourquoi le Lidar est un instrument de télédétection tout indiqué pour leur étude.

Le mot Lidar est l'acronyme de Light detection and ranging. Il s'agit d'un système de télédétection versatile qui connaît une augmentation importante de son utilisation en foresterie (Lim *et al.*, 2003a). Le principe du Lidar repose sur la mesure du temps de parcours d'une émission lumineuse entre le Lidar et sa cible. Puisque la vitesse de la lumière dans un milieu donné est connue et constante, cette mesure du temps peut être transformée en distance. Il existe de nombreux types de Lidar, dont certains utilisés au sol, alors que d'autres sont aéroportés. Un Lidar à petite empreinte typique est généralement composé de trois composantes clés : un instrument pour mesurer le temps de parcours des émissions, un GPS de précision et une centrale inertielle (Baltsavias, 1999). L'unité de mesure inertielle sert à mesurer les mouvements de l'appareil. En combinant les informations de ces trois composantes, il est possible de connaître la position précise de l'appareil, l'angle de visée du

Lidar et la distance entre le Lidar et sa cible. Cela permet donc d'obtenir la position précise de la cible en trois dimensions. Les Lidar modernes permettent désormais l'acquisition de plus de 400 000 mesures par seconde (Evans, Roberts et Parker, 2006). Les données recueillies par les Lidar à petite empreinte sont de nature ponctuelle. La densité de points Lidar dépend du capteur et des conditions d'acquisition. Il est possible d'effectuer plusieurs acquisitions à des moments différents et de combiner les données obtenues pour avoir une plus grande densité de points. Une grande densité de points permet de produire un modèle d'élévation à une échelle spatiale plus fine.

L'intérêt du Lidar en foresterie vient de sa capacité à pénétrer la canopée et à donner des renseignements sur la structure du couvert. Plusieurs approches ont été développées pour étudier les trouées à l'aide du Lidar. Ces approches peuvent être regroupées en deux catégories. La première catégorie ne détecte pas explicitement les trouées, mais opère plutôt à une échelle spatiale plus large, telle qu'au peuplement ou au paysage. À ces échelles, les études s'intéressent aux caractéristiques structurales des peuplements en lien avec divers phénomènes et processus (Falkowski *et al.*, 2009 ; Frazer, Wulder et Niemann, 2005 ; Lefsky *et al.*, 1999 ; Miura et Jones, 2010 ; Solberg, 2010 ; van Leeuwen et Nieuwenhuis, 2010). La deuxième catégorie est basée sur la détection de trouées spatialement explicites, et se fonde sur l'hypothèse qu'elles peuvent être distinguées de la canopée environnante par leur hauteur. Sous cette perspective, les trouées sont des entités distinctes avec des propriétés observables. Les études dont la méthodologie est basée sur cette approche cherchent au minimum à caractériser la distribution des trouées et parfois à identifier certaines de leurs propriétés (e.g. Koukoulas et Blackburn, 2004). Les études plus poussées vont jusqu'à obtenir la majeure partie des propriétés de la dynamique des trouées (e.g. Vepakomma, St-Onge et Kneeshaw, 2008).

Les méthodes de détection à partir de données Lidar sont toutes basées sur la prémisse que les trouées sont une portion de forêt de hauteur moins élevée que la canopée. Le défi est de distinguer correctement les trouées parmi la canopée environnante, de façon à ce qu'elles aient une signification écologique dans leur contexte spatial et temporel. Les méthodes les plus communes sont basées sur une appréciation sur le site à l'étude des propriétés des trouées et de la canopée. Une méthode basée sur les observations *In situ* est ensuite

développée pour détecter les trouées à partir des données Lidar. Ces données sont généralement transformées en modèle de hauteur de la canopée (MHC). La plupart des méthodes opèrent habituellement en appliquant un seuil de hauteur unique sur l'ensemble du MHC. Par exemple, Latif et Blackburn (2010) ont visité leur zone d'étude en forêt feuillue du nord de l'Angleterre. Ils ont déterminé que les portions de forêt pouvant être identifiées comme étant des trouées avaient une hauteur de 2 à 5 mètres. La méthode de détection des trouées retenue a donc été d'appliquer un seuil de hauteur de 4 mètres à leur MHC (Latif et Blackburn, 2010). Une étude en forêt boréale au Québec a été réalisée avec un seuil de hauteur de 5 mètres (Vepakomma, St-Onge et Kneeshaw, 2008). Les données Lidar permettent habituellement la production d'un MHC d'une résolution spatiale sub-métrique. La plupart des chercheurs choisissent un critère de superficie pour éviter d'inclure les petits espaces entre les branches lors de la détection des trouées. Un critère éliminant les trouées détectées de moins de 5 m² est fréquemment utilisé pour la forêt boréale (Vehmas, Packalén et Maltamo, 2009). D'autres méthodes peuvent être utilisées pour déterminer les différents seuils. Par exemple, Koukoulas et Blackburn (2004) ont déterminé leur seuil en observant la hauteur de la zone de transition entre la canopée et la trouée. Un seuil de hauteur de 4 mètres a ainsi été obtenu en prenant la hauteur modale, lorsque la pente du MHC était de plus de 60° (Koukoulas et Blackburn, 2004). Une autre approche de détection est d'utiliser un seuil relatif de hauteur pour chaque trouée. Par exemple, une méthode morphologique a été utilisée avec succès pour détecter les trouées dans une mangrove (Zhang, 2008). Les méthodes de détection avec un seuil fixe n'y donnaient pas de bons résultats en raison de variations de hauteur de la canopée. Cette situation peut se produire dans d'autres biomes, en fonction de l'âge des peuplements, des espèces, de la topographie, etc. D'autres méthodes ont été développées pour détecter les trouées avec des seuils de hauteur relatifs (Betts, Brown et Stewart, 2005 ; Gaulton et Malthus, 2010). Finalement, il est possible de détecter les trouées sans avoir à interpoler un MHC, en opérant directement sur les points Lidar (Gaulton et Malthus, 2010). Dans l'étude de Gaulton et Malthus (2010), une méthode de détection des trouées par seuil de hauteur relatif a été comparée au résultat d'un algorithme appliqué à des données Lidar, tous deux opérant selon la même logique de détection. Dans les deux cas, un point/pixel était assigné à une trouée si sa hauteur était de moins de 66 % de la hauteur maximale dans un rayon de 5,5 mètres.

Si autant de méthodes de détection existent, c'est parce qu'aucune d'entre elles ne fonctionne partout et qu'il faut effectuer un calibrage adapté à chaque milieu d'étude. Peu de validations de la détection des trouées ont été tentées. Les chercheurs assument que le Lidar peut mesurer les variations de hauteur, et que les trouées détectées correspondent effectivement à un trou dans la canopée sur leur site d'étude. Les comparaisons entre les délinéations produites à l'aide du Lidar et celles obtenues sur le terrain n'ont été réalisées que pour quelques études (Gaulton et Malthus, 2010 ; Vepakomma, St-Onge et Kneeshaw, 2008), en partie parce que la détermination des limites d'une trouée à partir du sol est particulièrement difficile. Un autre problème est que les études portant sur la détection par Lidar ne distinguent habituellement pas les trouées biotiques des ouvertures édaphiques. Cependant, les caractéristiques du Lidar font que ces dernières sont détectées avec les trouées biotiques. La seule méthode pouvant actuellement distinguer ces trouées est l'analyse de données Lidar multi-date, telle que la méthode de Vepakomma *et al.* (2008).

Les caractéristiques évaluables des trouées dépendent des paramètres d'acquisition des données Lidar, et des données provenant d'observations *In situ*. Par exemple, toutes les méthodes de détection spatialement explicites permettent d'obtenir une délimitation de chaque trouée et de ses paramètres associés, tel que la forme, la taille, etc. Aucune étude n'a encore été réalisée dans le but d'obtenir toutes les caractéristiques de la dynamique des trouées à long terme. Les résultats se limitent habituellement à quelques caractéristiques bien ciblées, comme dans l'étude de Koukoulas et Blackburn (2004). Leurs résultats contiennent des renseignements sur la distribution de taille des trouées, la proportion du territoire qu'elles occupent, leur forme, la diversité de hauteur de la végétation et les relations de connectivité entre les trouées. Ils ont également trouvé que la distribution spatiale des trouées occupées par des fougères était regroupée, alors que les trouées dominées par des herbes étaient distribuées au hasard (Koukoulas et Blackburn, 2004). L'objectif d'autres recherches est tout autre que d'obtenir les paramètres des trouées. Des chercheurs dont le but était de modéliser le microclimat dans une forêt ont fait usage du Lidar pour détecter les trouées et les intégrer à leur modèle (Latif et Blackburn, 2010). Ainsi, ils ont montré qu'il est possible d'estimer plus précisément certaines caractéristiques du microclimat forestier, telles que la lumière incidente et l'humidité du sol. Vehmas *et al.* (2009) ont montré que des différences de hauteur, mesurables par Lidar permettent de classer les trouées selon la présence de bois mort au

sol, la présence de végétation ou l'absence de ces derniers. La délimitation à partir de données Lidar permet aussi l'utilisation de statistiques spatiales pour analyser la distribution des trouées. Un exemple est d'analyser la distribution spatiale des trouées en relation avec l'espèce ou la hauteur des arbres en bordure. Le but est de distinguer un patron de dispersion ou d'agglomération (Koukoulas et Blackburn, 2005). Les études de Vepakomma, St-Onge et Kneeshaw (2008, 2010, 2011) sont les seules jusqu'à présent qui ont tenté de quantifier les changements des caractéristiques des trouées dans le temps. La zone d'étude se trouvait dans la forêt du lac Duparquet et les données Lidar utilisées avaient été acquises en 1998 et en 2003. Ainsi, plusieurs caractéristiques de la dynamique des trouées dans un intervalle de 5 ans ont pu être calculées.

2.5 Sommaire

La dynamique du régime de trouées est un concept qui permet d'aborder la complexité des phénomènes de régénération de la forêt feuillue tempérée. Le régime de trouées influence et façonne la structure des peuplements forestiers. Dans une forêt mature, la trouée biotique est le site de régénération des arbres. Les trouées biotiques sont formées par la mort d'arbres et sont comblées par le fond ou par fermeture latérale. L'ouverture de la canopée crée les conditions nécessaires à la régénération. Les ouvertures édaphiques sont plutôt provoquées par certains facteurs qui empêchent l'établissement de nouveaux arbres. Nous disposons de peu de connaissances sur les ouvertures édaphiques. De nombreuses méthodes d'échantillonnage des trouées peuvent être utilisées selon les objectifs visés et les ressources disponibles. Les méthodes traditionnelles sont fiables, mais présentent des contraintes qui peuvent être problématiques. La télédétection est de plus en plus utilisée pour l'étude des forêts. Le Lidar est particulièrement adapté à l'étude des trouées.

CHAPITRE III

PRÉDICTION DE L'ÂGE DES TROUÉES EN FORÊT FEUILLUE TEMPÉRÉE À L'AIDE DE DONNÉES LIDAR

Résumé

La dynamique fine du régime des trouées en forêt feuillue tempérée d'Amérique du Nord est encore mal connue, particulièrement à sa limite nord. Les méthodes d'échantillonnage traditionnelles des trouées prennent beaucoup de temps et de ressources. Jusqu'à maintenant, les études sur le sujet ont habituellement porté sur les trouées les plus récentes (*i.e.* trouées avec des arbres de faible hauteur en régénération). Par contre, la structure des trouées peut changer rapidement en réponse à la disponibilité des ressources. Dans cette étude, nous émettons l'hypothèse que la structure interne des trouées pourrait être détectée et pourrait être liée à leur âge. Nous avons testé cette hypothèse dans trois sites constitués de forêts anciennes situés dans le sud du Québec. Un algorithme opérant sur des données Lidar a été utilisé pour détecter les trouées. Une partie des trouées détectées a été échantillonnée durant l'été 2009. Des carottes ont été prélevées dans des bosquets d'arbres de structure distincte pour dater les trouées grâce à un algorithme de détection des détentes de croissance. Les trouées détectées ont été groupées sur la base de caractéristiques de hauteur et de structure dérivées de données Lidar. La surface moyenne des trouées dans les sites était de 20 à 23 m², occupant cumulativement de 6,2 à 7,5 % de la surface d'étude. Entre 1960 et 2005, 2,7 % des arbres échantillonnés ont commencé une nouvelle détente de croissance à chaque année. Les groupes de trouées basés sur la structure n'ont pas une relation très forte avec l'âge, mais présentent des patrons de détentes synchrones et asynchrones distincts. Par contre, ces groupes sont associés aux trois sites d'étude. Les facteurs influençant cela sont possiblement la hauteur des arbres en bordure de la trouée, la présence de régénération avant l'ouverture, le broutage des pousses par le cerf et la différence des taux de croissance due aux conditions de site et/ou à la composition des bosquets.

Ce chapitre est la traduction d'un article qui a été soumis et accepté dans le cadre du colloque Silvilaser qui s'est tenu en Allemagne à l'automne 2010 (Senécal, Doyon et St-Onge, 2010).

3.1 Introduction

Le renouvellement de la forêt feuillue tempérée s'effectue par la formation et le comblement de trouées. Les trouées sont des ouvertures dans la canopée causées par la mort d'une partie d'un arbre, d'un arbre complet ou d'un petit nombre d'arbres (Runkle, 1992). L'ouverture de la canopée apporte des changements aux conditions de lumière, de température et d'humidité dans les trouées. La quantité et la disponibilité des nouvelles ressources varient alors selon les caractéristiques des trouées. Un certain nombre d'études ont fait état de vitesses de croissance plus élevées dans les trouées que sous le couvert forestier (Canham, 1985, 1990 ; McClure, Lee et Leak, 2000 ; Runkle, 1981). L'ouverture d'une trouée peut aussi avoir un effet sur la croissance des arbres sous couvert qui sont à proximité (Vepakomma, St-Onge et Kneesshaw, 2011). Les phénomènes d'ouverture et de fermeture du couvert ont donc une incidence sur la croissance des arbres dans les trouées, ce qui s'exprime dans la taille de leurs cernes de croissance annuels. De plus, la hauteur des arbres en régénération dans une trouée change en fonction des différences dans la disponibilité des ressources dans le temps. L'ouverture de la canopée a également un effet sur la densité des tiges dans la trouée (Runkle, 1998). Les arbres dans les trouées ont donc des caractéristiques liées à l'historique de perturbations de ces trouées.

Nous pensons que la structure des groupes d'arbres en régénération pourrait donc être considérée comme un marqueur de l'âge des trouées, et ainsi être utilisée pour les dater. La datation de l'âge des trouées pourrait permettre de calculer plusieurs paramètres du régime des trouées, dont le temps de renouvellement de la forêt. En forêt feuillue tempérée du Québec, une seule étude a calculé un taux de renouvellement pour la forêt feuillue tempérée, et celui-ci est de 2,2 % (Payette, Filion et Delwaide, 1990). Cependant, comme celui-ci a été évalué dans une seule placette-échantillon de ¼ ha, dans une érablière sur des stations froides et fraîches, il serait hasardeux de généraliser ce taux à l'ensemble du Québec.

L'objectif de cette étude est de prédire l'âge des trouées à partir de la structure des groupes d'arbres en régénération mesurée par Lidar. Notre hypothèse est que certaines caractéristiques de la structure tridimensionnelle des trouées sont liées à leur âge. L'âge d'une trouée peut être défini comme le nombre d'années écoulées depuis la première perturbation ayant ouvert la canopée ou depuis la perturbation la plus récente (Runkle, 1992).

3.2 Site d'étude

La zone à l'étude se situe dans la partie ouest du domaine bioclimatique de l'érablière à tilleul. Le domaine bioclimatique de l'érablière à tilleul est situé entre celui de l'érablière à caryer cordiforme au sud, et celui de l'érablière à bouleau jaune. La flore est très diversifiée et plusieurs espèces y atteignent la limite de leur distribution (Gosselin, 2004). La zone à l'étude est composée de trois paysages d'une superficie de 1 km² en Outaouais. Les forêts étudiées n'ont pas subi d'exploitation forestière en raison de leur localisation. Deux paysages sont situés dans les limites de la réserve écologique de la Forêt-la-Blanche. Cette réserve est une aire protégée de 2 052 hectares vouée à la conservation intégrale des écosystèmes et à la recherche (45° 44' N, 75° 16' O). Le troisième paysage est situé dans l'écosystème forestier exceptionnel du Lac-de-l'Écluse (45° 52' N, 75° 24' O). L'espèce dominante dans les trois sites est l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.). Le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) est la deuxième espèce la plus fréquente. Les autres espèces communes sont l'érable rouge (*Acer rubrum* L.), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.), le tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.), l'ostryer de Virginie (*Ostrya virginiana* (Mill.) K.), l'érable de Pennsylvanie (*Acer pensylvanicum* L.), la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.) et le frêne blanc (*Fraxinus americana* L.). La température moyenne annuelle varie de 2,5 à 5,0 °C. La saison de croissance dure de 180 à 190 jours. Les précipitations annuelles moyennes vont de 900 à 1 000 mm (Robitaille et Saucier, 1998). Les trois sites à l'étude sont des forêts anciennes qui n'ont pas souffert de perturbations catastrophiques ayant laissé des traces apparentes. Toutefois, ils ont été touchés par le grand verglas de 1998, recevant entre 40 et 100 mm de pluie verglaçante (Olthof, King et Lautenschlager, 2004). En outre, la maladie corticale du hêtre y est présente et cause une augmentation de la mortalité des hêtres. La plupart des grands hêtres que nous avons observés étaient morts ou mourants.

3.3 Méthode

3.3.1 Traitement des données Lidar

Les données Lidar à empreinte discrète utilisées dans cette étude ont été acquises en septembre 2007 avec un instrument Optech 3100 à une altitude moyenne de 1 300 m (Hopkinson, 2007). Une moyenne de deux points Lidar par m² a été obtenue. Le pré-traitement des données Lidar a été effectué avec le logiciel Terrascan (Terrasolid, Finlande). Cela inclut le nettoyage des données pour enlever les aberrations et la classification des points selon qu'ils ont touché ou non le sol et la canopée. Les modèles de hauteur et la détection des trouées ont été réalisés dans ArcGIS Desktop (version 9.1, Environmental research institute Inc.). Un modèle numérique d'élévation a été produit par interpolation à l'aide d'un réseau de triangles irréguliers à partir des points Lidar ayant touché le sol (Lim *et al.*, 2003b). Un modèle numérique de surface a été produit par la même méthode que le modèle numérique d'élévation en utilisant les points Lidar ayant touché la canopée. Un modèle de hauteur de la canopée (MHC) a été calculé en soustrayant le modèle numérique d'élévation du modèle de surface. Le MHC est une représentation de la hauteur de la végétation au-dessus du sol. Les modèles de hauteur ont été produits à une résolution de 50 cm.

Les trouées ont été détectées à l'aide d'un algorithme de seuillage adaptatif à la hauteur locale de la végétation. L'algorithme a été conçu pour détecter les changements de hauteur qui représentent une cassure dans la continuité de la canopée. Cette méthode de détection des trouées donne des limites conservatrices de l'étendue des trouées comparativement à d'autres méthodes utilisant des données Lidar (Koukoulas et Blackburn, 2004). Avec cet algorithme, un pixel de MHC est classifié comme faisant partie d'une trouée si sa valeur (hauteur de la végétation) est plus petite qu'un des deux seuils de hauteur calculés à partir des pixels dans un voisinage circulaire de 0,25 ha (Équations 3.1 et 3.2):

$$H_i < [H_{1/4ha} - (1,5 * ET_{H_{1/4ha}})] \quad (\text{Équation 3.1})$$

$$H_i < (0,2 * H_{\max_{1/4ha}}) \quad (\text{Équation 3.2})$$

Où H_i est la valeur du pixel du MHC évalué, $H_{\frac{1}{2}\text{ha}}$ est la valeur moyenne du MHC dans le voisinage circulaire de 0,25 ha, $ET_{H_{\frac{1}{2}\text{ha}}}$ and $H_{\text{max}\frac{1}{2}\text{ha}}$ sont l'écart type et la valeur maximale du MHC dans 0,25 ha respectivement. Les pixels contigus dans toutes les directions classifiés en trouées ont été groupés pour former les trouées sous forme vectorielle. La surface des trouées a été calculée à partir des vecteurs. Les trouées de moins de 4 m² ont été supprimées pour enlever les espaces entre les branches dans une même couronne d'arbre.

3.3.2 Mesures réalisées sur le terrain

Le travail de terrain a été mené durant l'été 2009. Dans ce chapitre, le terme « trouée » fait seulement référence aux trouées biotiques. Des trouées détectées avec les données Lidar ont été sélectionnées au hasard dans les trois paysages et ont été échantillonnées. Les trouées de moins de 20 m² n'ont pas été échantillonnées en raison des difficultés pour les positionner au sol. La plupart de ces trouées semblaient avoir été créées par des branches cassées, tandis que d'autres étaient en voie de se fermer latéralement. La position d'un point central dans chaque trouée a été obtenue avec un GPS (ProMark3, Thales Navigation Inc.). Des corrections différentielles ont été appliquées par la suite en utilisant les données de la station GPS de référence de Ressources naturelles Canada d'Ottawa. Cette station est située à environ 50 km des sites d'étude. Une précision moyenne estimée de 5 m a été obtenue grâce au post-traitement des données GPS. Les débris ligneux associés à des souches à l'intérieur ou à proximité de la bordure des trouées ont été identifiés comme faiseurs de trouée. L'espèce des faiseurs de trouée de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) plus grand que 250 mm a été identifiée lorsque possible. Les groupes de gaules présentant une hauteur ou une densité semblable (bosquets) ont été identifiés. Les caractéristiques des bosquets, telles que leur hauteur moyenne, leur densité et leur composition, ont été enregistrées. Pour chaque bosquet, une carotte de 5 mm de diamètre a été prélevée à l'aide d'une sonde de Pressler dans une gaulle d'un DHP de plus de 50 mm de diamètre. Les faiseurs de trouées et les gaules échantillonnées ont été positionnés par rapport au point GPS avec un télémètre (Haglof Vertex 3 Télémètre / Hypsomètre) et une boussole (Sunnto KB-14/360R).

3.3.3 Détection de la détente de croissance

Dans cette étude, nous avons choisi la détection de la détente de croissance comme méthode la plus simple et la plus précise pour trouver l'âge des trouées. Cette méthode repose sur la détection de l'accélération de la croissance des arbres en raison de la disponibilité accrue des ressources dans une nouvelle trouée. Elle a été utilisée dans de nombreuses études pour obtenir des informations sur les perturbations des forêts (Abe, Masaki et Nakashizuka, 1995 ; Bräker, 2002 ; Fraver et White, 2005 ; Poage et Peart, 1993 ; Rubino et McCarthy, 2004 ; Runkle, 1982). Les carottes prélevées sur les gaules ont été séchées à l'air, collées sur des planches de bois et sablées pour faire apparaître les anneaux de croissance annuelle. La taille des anneaux a été mesurée à l'aide d'un microscope stéréoscopique Leica MZ125 (40 x) couplé à une table à numériser Velmex d'une précision de 0,01 mm. La datation des carottes n'a pas été croisée à celle d'un échantillon de référence. Notre hypothèse est que la signature dendrochronologique de chaque carotte est le produit de l'historique des perturbations d'une trouée. La détection de la détente de croissance a été réalisée avec une méthode adaptée aux espèces et aux conditions de notre site d'étude (Gravel, Beaudet et Messier, 2009). Une détente de croissance significative est définie comme une augmentation de la croissance radiale de 100 %, comparativement à l'année précédente, soutenue au moins pendant quatre ans. Pour chaque carotte, les années pour lesquelles des détentes de croissance ont été détectées ont été enregistrées.

3.3.4 Validation des données

Les données concernant quelques unes des trouées échantillonnées n'ont pas été utilisées lorsque leur point GPS n'était pas bien positionné ou lorsque des carottes prélevées sur les gaules étaient inutilisables. Des trouées restantes, 80 % avaient un seul bosquet de gaules dans les limites détectées par Lidar et 20 % avaient de deux à quatre bosquets. Les trouées avec plus d'un bosquet se sont probablement formées par la mort de plusieurs arbres à des moments différents (Barden, 1981). Les données de plusieurs bosquets de gaules n'ont pas été utilisées, car une vérification de leur position a montré qu'ils n'étaient pas situés dans les limites de la trouée détectée avec les données Lidar. Ce problème a touché 25 % des trouées échantillonnées. Les trouées avec plus d'un bosquet dans les limites détectées par Lidar n'ont pas été utilisées pour les analyses statistiques. La structure des trouées avec plusieurs

bosquets est le résultat de l'effet cumulatif d'ouvertures multiples de la canopée. Cet effet dépend de plusieurs facteurs difficilement modélisables, tel que la forme et l'orientation de la trouée, l'écart de temps entre les événements d'ouverture, etc. La relation entre la structure dans une trouée et un événement unique devrait être détectable. Le jeu de données validé contient 138 trouées.

3.3.5 Analyse de groupement

Comme notre hypothèse de base est qu'il existe une relation entre l'historique d'ouverture des trouées et la structure verticale des bosquets de régénération à l'intérieur des trouées, nous avons développé une typologie basée sur la structure verticale. Les variables utilisées pour caractériser la structure verticale ont été les percentiles 20, 50 et 80 des valeurs du MHC car celles-ci permettent le mieux d'exprimer la distribution de fréquence des hauteurs. Les 138 trouées validées ont été groupées selon leurs valeurs de percentiles du MHC par la méthode de groupement hiérarchique de Ward opérant sur les distances euclidiennes (outil *hclust* dans R statistical software, version 2.10.0). Le nombre de groupes de structure de trouées (GST) a été choisi interactivement par observation du dendrogramme.

3.3.6 Analyses statistiques

Une analyse de la variance (ANOVA) a été réalisée avec les GST comme facteur à l'aide de R (fonction *aov*). Les percentiles du MHC et la hauteur moyenne des bosquets mesurée *In situ* ont été entrées comme variables continues. Un test HSD de Tukey a été réalisé lorsque des différences significatives étaient trouvées. Le coefficient de corrélation de Pearson a été calculé entre la médiane des valeurs du MHC dans la trouée et la hauteur des bosquets de gaules mesurée *In situ*. Des analyses ont été exécutées afin de trouver une relation entre l'âge et la structure des trouées. Pour ce faire, une ANOVA a été réalisée avec les GST comme facteur et l'âge des trouées comme variable numérique. Le coefficient de corrélation de Pearson a été calculé entre les percentiles des valeurs du MHC et l'âge des trouées.

3.4 Résultats et discussion

La proportion des sites occupée par des trouées (tableau 3.1) est inférieure aux valeurs qu'on retrouve habituellement dans la littérature (Runkle, 1985). Ceci est surprenant puisque la maladie corticale du hêtre augmente habituellement la surface totale en trouée (Krasny et DiGregorio, 2001). La proportion de trouées contenant plus d'un bosquet est également plus élevée que pour d'autres études (Barden, 1981). Cela est peut-être dû aux différences dans les définitions de trouée employées (Barden, 1989) ou dans les différences d'âge des forêts par rapport aux autres études.

Tableau 3.1
Caractéristiques des trouées par site d'étude

Site	Proportion en trouée	Surface moyenne et écart type de la surface des trouées
A	6,2 %	21,2 ± 5,1 m ²
B	7,5 %	20,4 ± 6,3 m ²
C	7,0 %	23,1 ± 5,5 m ²

L'analyse des carottes d'arbres montre que chaque année 2,7 % des arbres échantillonnés ont commencé une nouvelle détente de croissance entre 1960 et 2005. Quelques années particulières présentent une fréquence de détentes supérieure à la moyenne pour les sites B et C (fig. 3.1(b) et 3.1(c)). La plus importante détente s'est produite à la fin des années 1990. Elle correspond à la saison de croissance suite à la tempête de verglas de 1998. D'autres années présentant un grand nombre de détentes de croissance sont 1992 et 2004. Certaines différences peuvent être observées entre les sites d'étude. Comparativement aux autres sites, la fréquence des détentes de croissance du site A varie peu d'une année à l'autre (fig. 3.1(a)). Ce site a une plus faible altitude moyenne, ce qui pourrait expliquer l'absence d'une augmentation des détentes de croissance en 1998. Les autres différences entre les sites d'étude sont probablement causées par des variations locales d'intensité des perturbations ou des caractéristiques propres à chaque site.

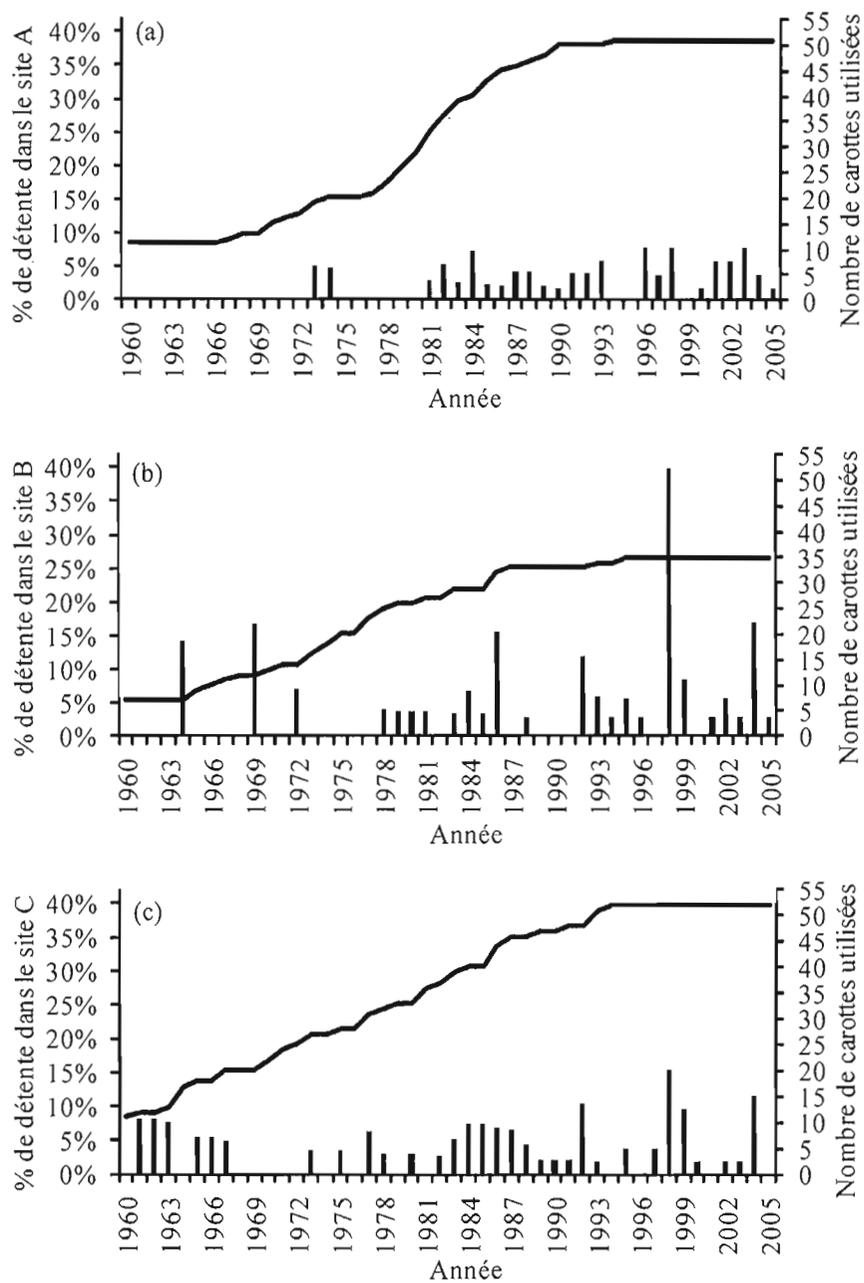


Figure 3.1 Proportion des carottes débutant une détente de croissance (Histogramme avec l'axe y de gauche) et nombre de carottes utilisées pour cela entre 1960 et 2005 (Ligne avec l'axe y de droite) dans le site A (a), dans le site B (b) et dans le site C (c).

Six GST ont été obtenus avec les percentiles des valeurs du MHC dans chaque trouée. Les analyses de variance effectuées sur les GST avec les percentiles de hauteur ont montré qu'ils ont des caractéristiques structurelles distinctes (tableau 3.2).

Tableau 3.2

Moyenne et écart type des percentiles 20, 50 et 80 par groupes de structure de trouées (GST). En dessous sont donnés les résultats de l'analyse de la variance (ANOVA) des percentiles de hauteur pour tous les GST et la corrélation entre l'âge minimum des trouées et les percentiles. Ces résultats sont également donnés pour les trouées des GST 1, 2, 3 et 5.

GST	Percentile 20	Percentile 50	Percentile 80
1 – Moyenne ± écart type	5,4 ± 0,91 ^{a*}	6,8 ± 0,59 ^a	8,1 ± 0,70 ^a
2 – Moyenne ± écart type	3,5 ± 1,04 ^b	5,0 ± 0,59 ^b	6,4 ± 0,81 ^b
3 – Moyenne ± écart type	7,3 ± 0,59 ^c	9,1 ± 0,79 ^c	10,6 ± 1,24 ^c
4 – Moyenne ± écart type	3,4 ± 1,55 ^a	7,4 ± 1,52 ^d	11,4 ± 1,34 ^c
5 – Moyenne ± écart type	1,3 ± 0,62 ^d	3,0 ± 0,63 ^c	5,1 ± 1,11 ^d
6 – Moyenne ± écart type	10,4 ± 1,8 ^c	13,4 ± 0,67 ^f	15,0 ± 0,64 ^c
Analyse avec tous les GST (1-6)			
ANOVA			
F	93,24	155,48	162,25
P	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Corrélation avec l'âge minimum des trouées	0,06	0,09	0,12
Corrélation – valeur de P	0,243	0,137	0,087
Analyse avec les GST 1, 2, 3 et 5			
ANOVA			
F	158,33	310,75	131,02
P	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Corrélation avec l'âge minimum des trouées	0,16	0,14	0,18
Corrélation – valeur de P	0,048	0,071	0,035

* Les GST avec les mêmes lettres ne sont pas significativement différents au niveau de confiance de 95 % selon le test HSD de Tukey.

Le test HSD de Tukey montre que la plupart des groupes sont significativement différents pour chacune des trois valeurs de percentile. Les trouées des groupes 1 et 4 ne sont pas significativement différents pour le percentile 20, et les trouées des groupes 3 et 4 ne le sont pas pour le percentile 80. Les trouées des GST sont disposées le long d'un gradient ascendant de hauteur avec, dans l'ordre, les trouées des groupes 5, 2, 1, 3 et 6, à l'exception de celles du groupe 4 (fig. 3.2). Les GST ont une distribution compacte autour de leur centre, sauf pour les groupes 4 et 6. Le groupe 4 a une ellipse de confiance de 95% plus étendue et sa répartition présente une asymétrie vers des valeurs plus élevées.

Les GST montrent une tendance comparable de gradient pour la hauteur des bosquets de gaules et les valeurs médianes du MHC (fig. 3.3). La corrélation entre les valeurs médianes du MHC (percentile 50) et la hauteur des bosquets, mesurée *In situ*, a été calculée pour les données de tous les GST et pour un sous-échantillon composé des groupes 1, 2, 3 et 5. Une corrélation significative a été obtenue en utilisant le sous-échantillon ($R^2 = 0,23$). La corrélation n'est pas significative quand les groupes 4 et 6 sont inclus ($R^2 = 0,01$). La corrélation entre les paramètres de hauteur est beaucoup plus faible qu'attendu. Ce pourrait être une conséquence de la façon dont les trouées sont détectées. La bordure des trouées détectées est parfois à une hauteur élevée si le couvert est très élevé au pourtour. Aussi, les GST sont fortement associés aux sites d'étude (tableau 3.3).

Le site A est celui dans lequel se trouve le plus de trouées du groupe 4 et toutes les trouées du groupe 6. Le site B contient la plupart des trouées du groupe 5 (les trouées de faible hauteur). Le site C a plus de 50 % des trouées des groupes 1, 2 et 3 (les trouées de hauteur intermédiaire). Les GST dépendent de la structure des trouées qui diffère selon les sites à l'étude. Cela indique probablement que la structure a été significativement affectée par d'autres facteurs que la mort d'arbres. Ces facteurs pourraient être la hauteur des arbres en bordure de la trouée, la présence de régénération avant l'ouverture, le broutage des pousses par le cerf et la différence des taux de croissance due aux conditions de site et/ou à la composition des bosquets.

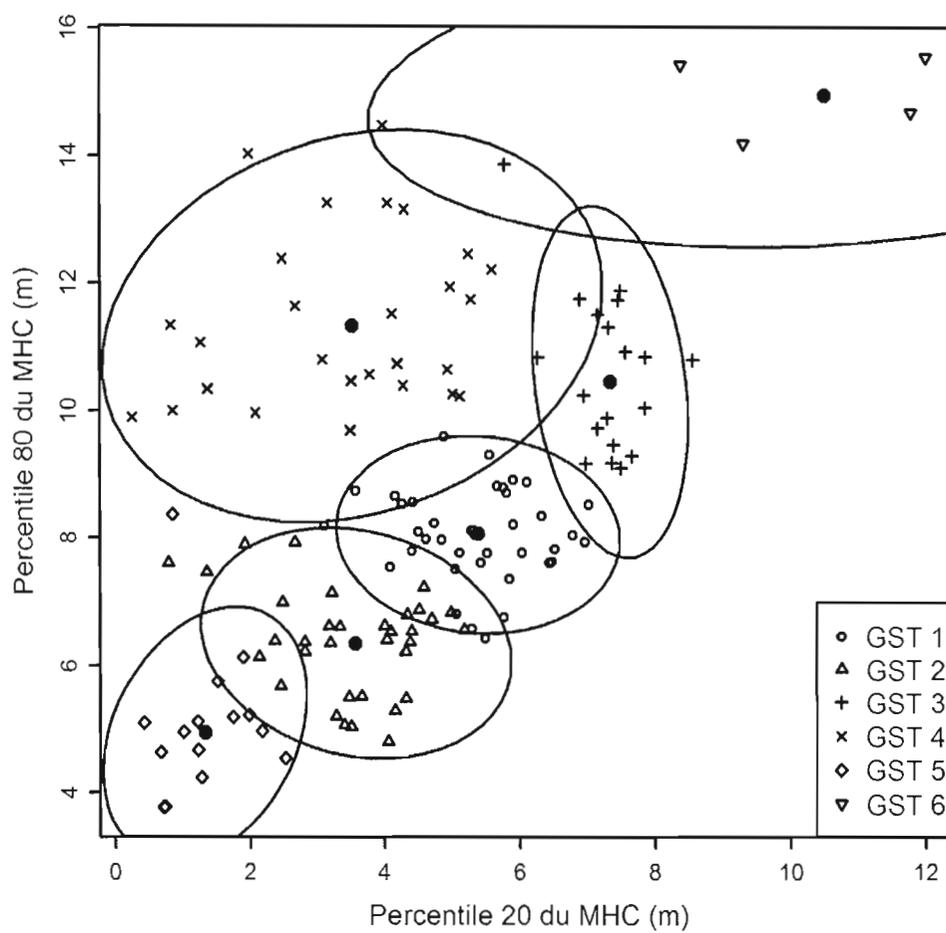


Figure 3.2 Diagramme de dispersion des groupes de structure de trouées (GST) en fonction des percentiles 20 et 80 des valeurs du modèle de hauteur de canopée (MHC) dans les trouées. L'ellipse représente l'intervalle de confiance à 95 % de chaque GST.

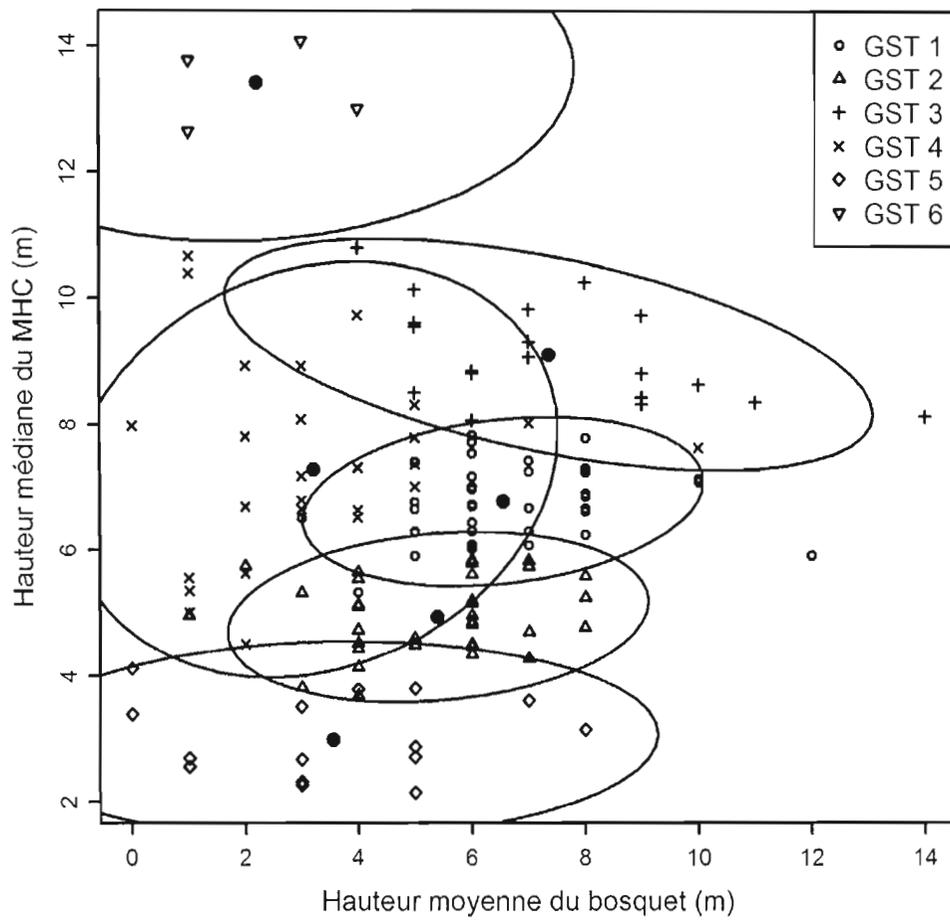


Figure 3.3 Diagramme de dispersion des groupes de structure de trouées (GST) en fonction de la hauteur moyenne des bosquets mesurée *In situ* et la hauteur médiane du MHC dans les trouées. L'ellipse représente l'intervalle de confiance à 95 % de chaque GST.

Tableau 3.3
 Nombre de trouées par groupes de structure de
 trouées (GST) par site d'étude

GST	Site A	Site B	Site C
1	8	11	20
2	6	11	17
3	5	3	11
4	25	1	1
5	3	9	3
6	4	0	0

La fréquence des détentes de croissance présente certaines différences entre les GST, mais pas autant que prévu (fig. 3.4). Les GST avec de faibles percentiles de hauteur auraient dû avoir des fréquences de relâchement récent plus élevées et des relâchements anciens moins fréquents et vice-versa pour les GST avec des percentiles plus élevés. Toutefois, certains patrons de détentes de croissance synchrones sont apparents dans les sites d'étude. Les détentes synchrones sont définies comme une fréquence supérieure à la normale du nombre d'événements de relâchement de la croissance dans un site d'étude pour une année donnée. D'autre part, de nouvelles trouées se forment continuellement sans perturbations majeures, ce qui génère des relâchements asynchrones (*i.e.* les perturbations créant les trouées dans une même année ne sont pas liées entre elles). Les trouées des GST 2 et 5, les deux groupes de hauteur moins élevée, sont celles qui ont le plus de détentes de croissance synchrones en 1998 et 2004 (fig. 3.4 (b) et 3.4 (e)). Le GST 1 est similaire, mais il diffère par l'absence de détente synchrone en 2004 (fig. 3.4 (a)). Le GST 3, le plus haut en percentiles de hauteur, est le seul sans détente de croissance dans les années récentes (fig. 3.4 (c)). Il a aussi une détente de croissance synchrone faible en 1992. Le GST 4 a quelques détentes de croissance dans les dernières années, mais n'en a pas eu lors de la tempête de verglas de 1998. Ce groupe n'a pas eu de détente de croissance synchrone (fig. 3.4 (d)), ce qui contraste avec les autres groupes et pourrait expliquer pourquoi il a une distribution des valeurs de percentiles (structure) assez différente. Le GST 6 ne contient pas suffisamment de carottes pour avoir un profil de détente distinctif (fig. 3.4 (f)). Ces différences entre les GST témoignent des changements de structure dans les trouées en réponse à des perturbations synchrones (*e.g.* Verglas) et à des perturbations asynchrones (*e.g.* Mort naturelle d'arbres).

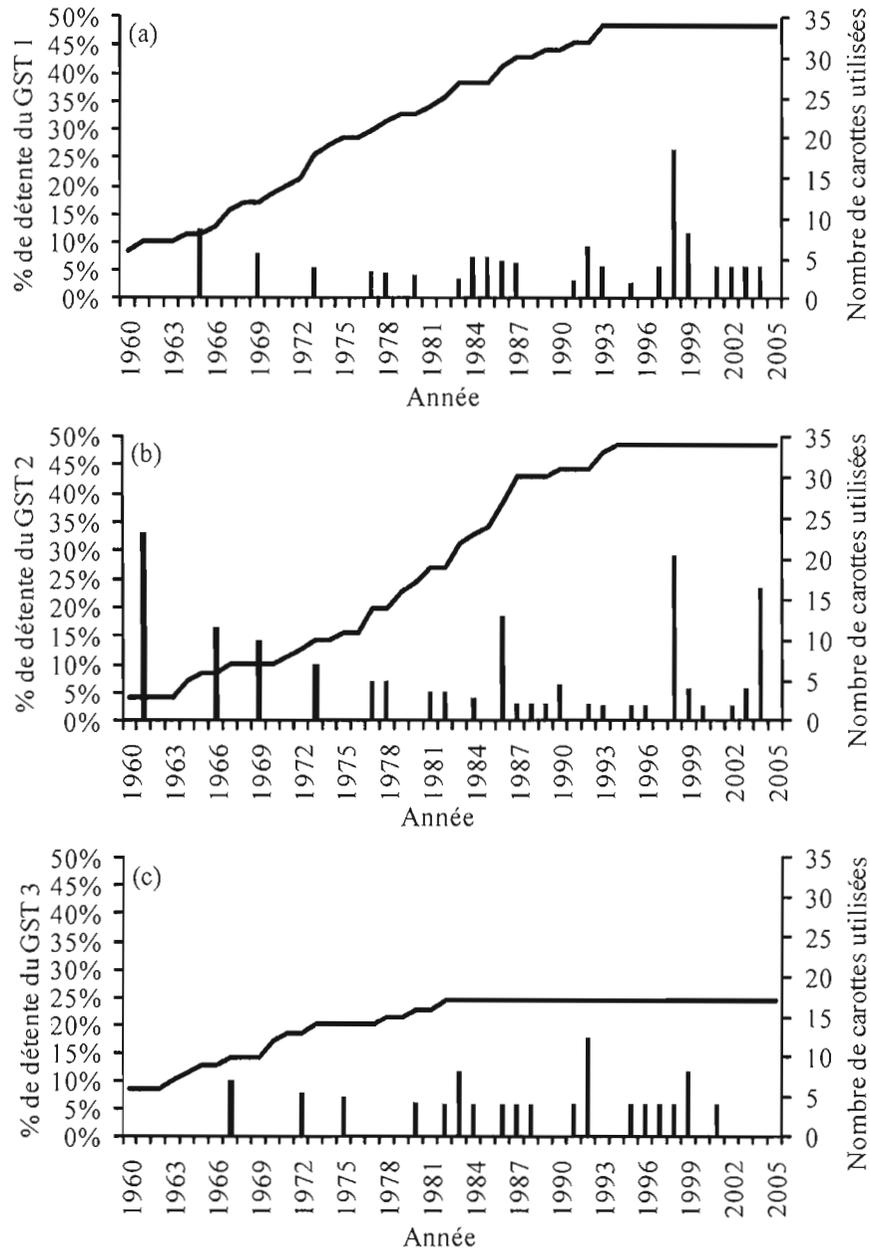


Figure 3.4 Proportion des carottes débutant une détente de croissance (Histogramme avec l'axe y de gauche) et nombre de carottes utilisées pour cela entre 1960 et 2005 (Ligne avec l'axe y de droite) pour le groupe de structure de trouées (GST) 1 (a), pour le GST 2 (b) et pour le GST 3 (c).

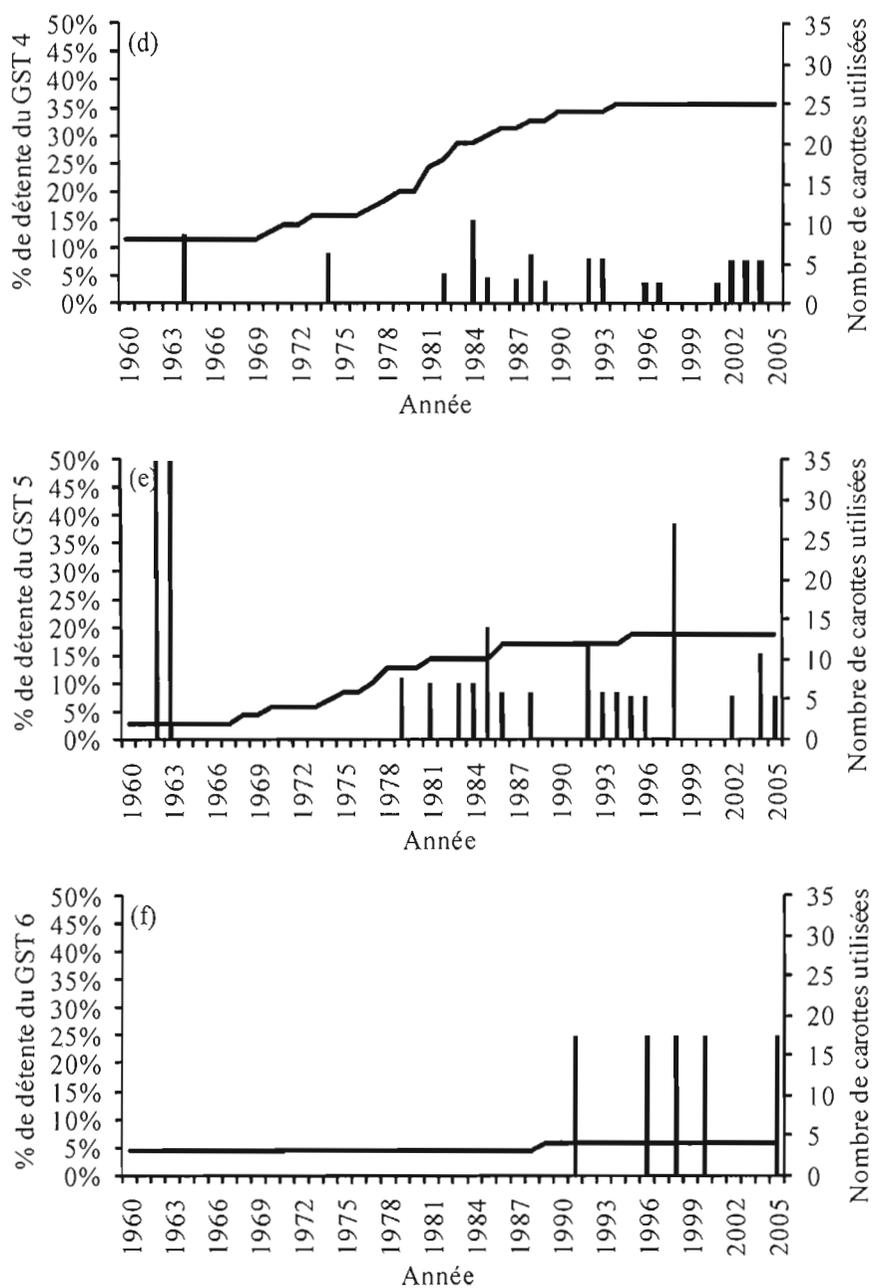


Figure 3.4 Proportion des carottes débutant une détente de croissance (Histogramme avec l'axe y de gauche) et nombre de carottes utilisées pour cela entre 1960 et 2005 (Ligne avec l'axe y de droite) pour le groupe de structure de trouées (GST) 4 (d), pour le GST 5 (e) et pour le GST 6 (f).

La détente de croissance la plus récente a été utilisée pour calculer l'âge des trouées, parce que les percentiles semblent être plus faibles pour les GST présentant des détentes récentes et parce que les percentiles semblent être plus élevés pour les GST sans détentes récentes. L'analyse de la variance entre l'âge des trouées et leur GST associé n'a donné aucun résultat significatif (ddl = 5, $F = 1,45$ et $p = 0,209$). L'analyse de variance entre l'âge des trouées et les GST 1, 2, 3 et 5 a donné des résultats presque significatifs (ddl = 3, $F = 2,35$ et $p = 0,077$). Le test HSD de Tukey indique que seuls les GST 2 et 3 ont des âges différents au niveau de confiance de 95 %. La corrélation entre l'âge et les valeurs des percentiles de hauteur a été réalisée sur les données de tous les GST et sur un sous-échantillon composé des GST 1, 2, 3 et 5 (tableau 3.2). L'âge moyen des trouées du GST 5 est élevé, bien qu'il soit composé de trouées de faible hauteur. Ce GST ne cadre pas avec la relation hauteur-âge observable avec les autres groupes (Tableau 3.4).

Tableau 3.4
Moyenne et écart type de l'âge des trouées par
groupes de structure de trouées (GST)

GST	Moyenne	Écart type
1	9.3	11.7
2	6.9	6.87
3	14.8	11.8
4	10.7	14.1
5	9.1	12.2
6	4.5	4.20

3.5 Conclusion

L'objectif de ce chapitre était de prédire l'âge des trouées à partir de données Lidar, notre hypothèse étant que leur structure est liée à leur âge. Les résultats montrent que les groupes de structure de trouées semblent composés de trouées ayant des historiques de perturbations communes, tel qu'observable par leur fréquence de détentes synchrones. Malgré cela, la relation entre la structure et l'âge des trouées n'est pas aussi forte qu'attendue. Il est possible qu'un nombre insuffisant de gaules ait été carotté dans chaque bosquet. Un plus grand nombre de carottes aurait permis de dresser un historique plus précis de la distribution d'âges de chaque trouée. Leur collecte aurait toutefois diminué le temps disponible, et donc le nombre de trouées échantillonnées. Une autre méthode de datation de l'âge des trouées, telle que l'interdatation de la mort des faiseurs de trouées (Caron *et al.*, 2009), aurait peut-être donné un meilleur résultat. Une autre solution serait d'intégrer et de modéliser davantage de paramètres dans le modèle, tels que la disponibilité en lumière, l'effet du comblement latéral ou la hauteur de la régénération existante au moment de l'ouverture de la trouée.

CHAPITRE IV

DÉTECTION DES TROUÉES BIOTIQUES ET DES OUVERTURES ÉDAPHIQUES

Abstract

The use of LiDAR in the study of gap regimes has seen significant progress in recent years. Most of the time, researchers have assumed that gaps that are detected in this manner were ecologically equivalent to gaps sampled in situ by more traditional methods. However, those latter methods usually include developmental gaps only, which are gaps created by tree deaths, rather than edaphic gaps that are produced by causes limiting tree establishment. We developed a predictive model capable of discriminating between them using LiDAR-derived data. Selected predictive variables were related to conditions that limit tree establishment, such as zones of moisture accumulation and steep slopes, or to the resulting vegetation physiognomy. The model was applied to three old-growth forests that were located in southwestern Quebec to predict the fractions of gaps belonging to these two types. On average, edaphic gaps represented 19.5% of the total area in gaps and occupied 1.37% of the sites. Developmental gaps formed 80.5% of the total area in gaps and covered 5.71% of sites that were studied. The edaphic gap fraction seems to be influenced by the types of surface deposits that were present. The developmental gap fraction was similar among study sites but values were lower than usually reported for temperate deciduous forests.

Résumé

L'utilisation du LiDAR pour l'étude des régimes des trouées a connu une importante progression au cours des dernières années. Généralement, les chercheurs ont adopté de façon implicite la prémisse que les trouées détectées ainsi étaient équivalentes, sur la base de leur écologie, aux trouées échantillonnées *In situ* selon des méthodes plus traditionnelles. Cependant, ces dernières tiennent compte des trouées biotiques, qui sont créées par la mort d'au moins un arbre, mais non des ouvertures édaphiques, qui sont produites par certaines conditions de site empêchant l'établissement et la croissance d'arbres. Nous avons produit un modèle prédictif capable de distinguer les ouvertures édaphiques des trouées biotiques à partir de variables dérivées de données LiDAR. Les variables prédictives retenues dans le modèle sont liées à des conditions de site qui préviennent l'établissement d'arbres, comme les zones d'accumulation d'eau et les pentes fortes, ou sont liées à la physionomie de la végétation qui en résulte. Le modèle a été appliqué à trois sites de forêts anciennes situés dans le sud-ouest du Québec. Les ouvertures édaphiques y représentent 19.5% de la surface totale des trouées et occupent 1.37% de la surface des sites en moyenne. Les trouées biotiques forment 80.5 % de la surface totale en trouées et couvrent 5.71% des sites étudiés. La proportion des sites en ouvertures édaphiques semble influencée par le type de dépôt de surface. La proportion en trouées biotiques est similaire entre les sites étudiés, mais est plus faible que les valeurs habituellement rapportées pour la forêt feuillue tempérée.

4.1 Introduction

The natural disturbance regime in the temperate deciduous forest is characterized by gap dynamics, which is the process of continuous creation and subsequent filling of small openings that are generally at the scale of an individual tree crown (Runkle 1985). Gap dynamics change the availability of light and nutrient resources (McCarthy 2001), as well as seed bed sites. They generate diverse habitat conditions, providing regeneration opportunities for a wide array of species with different ecological requirements. Site-to-site variability also brings different potentials for regeneration establishment in gaps. Most past studies have been devoted to understanding the effects and properties of various gap regimes around the world (Pickett and White 1985), but have focused mainly on *developmental gaps*. These are created by the death of a part of a tree, a complete tree, or a small number of clustered trees (Runkle 1982). They are expected to be filled by the growth of saplings from below or by the lateral extension of branches from the surrounding trees. However, an opening in the canopy is not necessarily equivalent to a developmental gap. In the case of *edaphic gaps*, the opening is usually associated with conditions that limit or prevent the establishment of tree regeneration

(Lertzman et al. 1996). Tree growth and establishment in edaphic gaps can be limited by soil quality (thickness, richness, compactness, and moisture, among other factors) or by the presence of very dense understory vegetation communities (Bartemucci et al. 2002; Engelman and Nyland 2006). Edaphic gaps are not necessarily permanent, but they have longer-term dynamics than developmental gaps because of these limitations. Frequently, researchers have deliberately excluded edaphic gaps from their analyses because these do not provide the same regeneration opportunities as developmental gaps. Nevertheless, the former also contribute to the “gappiness” of the canopy and can influence the spatial distribution of resources and habitats. Because of these differences, it is crucial to distinguish between these two gap types in order to understand and characterize gap dynamics at the landscape scale.

Remote sensing has been increasingly used for automatic gap detection and characterization (Koukoulas and Blackburn 2004). Gap detection by two-dimensional optical remote sensing techniques presents a challenge because features that distinguish gaps from the rest of the canopy are structural rather than spectral in nature. LiDAR (Light Detection And Ranging) sensors directly record information regarding the three-dimensional geometry of targets. This method is unique in its capacity for measuring the elevation of the canopy as well as the underlying terrain, both with great accuracy and high spatial resolution. These desirable properties, together with the rapidity of data acquisition, explain why the use of LiDAR has increased substantially in the last few years for the study of forest gap regimes (Vepakomma et al. 2010). Yet, the method is not without its problems. For example, the detection of gaps that have been invaded by grass or bracken has been done before, using LiDAR and high resolution aerial images, without much success for gaps $< 250 \text{ m}^2$ in area (Koukoulas and Blackburn 2004). Moreover, to our knowledge, no attempts have been made to differentiate developmental and edaphic gaps using only monotemporal LiDAR data. In past studies, gaps detected by LiDAR were of both types, without an effort being made to distinguish between the two. In the case of diachronic LiDAR analysis (e.g., Vepakomma et al. 2008), the formation of gap openings between two LiDAR acquisition dates can be reliably attributed to developmental dynamics, but gaps that are present throughout the time interval may not all be of edaphic origin. This could pose a problem when computing some gap regime characteristics because edaphic gaps do not contribute to the process in the same manner as

do developmental gaps. As a result, gap dynamics derived from LiDAR data would overestimate the area occupied by developmental gaps.

Since edaphic gaps have different causes, it could seem an arduous task to devise a means of detecting and differentiating all of them. In our study area, we observed that edaphic gaps had features differentiating them from developmental gaps. First, vegetation height is usually greater in developmental gaps than in edaphic gaps, even in recently created openings, because of the omnipresence of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) and American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.) advance regeneration under the closed canopy. Since the subcanopy is preserved in large part after the fall of taller trees, vegetation height within the gap remains well above zero. Second, most edaphic gaps that arise due to soil moisture saturation are close to streams or lie within concave terrain features favouring water accumulation. Third, edaphic gaps created by rock outcrops are often located on convex features or on the edge of a steep slope. All of these features can be measured by proper analysis of LiDAR data. The goal of this study was to differentiate edaphic and developmental gaps based on their distinctive intra-gap structural features, which were detected using LiDAR data. More specifically, our aim was to create a predictive model of gap types and, subsequently, apply it to our study area to estimate the overall proportion of edaphic and developmental gaps across this landscape.

4.2 Methods

4.2.1 Study sites

The study area consists of three sites of approximately 1 km² each. Two sites (A and B) are located in the Forêt-la-Blanche Ecological Reserve (45°44'N, 75°16'W), a protected area of 2,052 ha dedicated to the conservation of ecosystems and research. The third site (C) is located in the Lac-de-l'Écluse Exceptional Forest Ecosystem (45°52'N, 75°24'W), which is also under conservation. Sites A and B are 1.4 km apart, while site C is 16 km north of the first two. Half of site A is on a flat terrain covered by a fined-texture outwash surficial deposit, with the rest being slightly hilly terrain with thin to very thin undifferentiated till. Site B and C are more hilly and covered by undifferentiated till, which varies in thickness from moderate to very thin deposits over bedrock. Southern sections of site C have thinner

deposits than in the northern parts. Mean annual temperature varies from 2.5 to 5.0°C, with a growing season (daily average over 5.6°C) of 180-190 days (Robitaille and Saucier 1998). Mean annual precipitation ranges from 900 to 1000 mm, with a third of it falling as snow. The dominant tree species in the three sites is sugar maple, often in combination with American beech. Other notable species are basswood (*Tilia americana* L.), Eastern hemlock (*Tsuga canadensis* (L.) Carrière), ironwood (*Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch), red maple (*A. rubrum* L.), striped maple (*A. pensylvanicum* L.), white ash (*Fraxinus americana* L.) and yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britt.). The three study sites are old-growth forests that have not suffered noticeable catastrophic disturbances for many decades. The three sites were affected by a severe ice storm in 1998, receiving 40-100 mm of freezing rain (Olthof et al. 2004). Furthermore, beech bark disease (caused by the fungi *Nectria coccinea* var. *faginata* and *N. galligena*) has been present for several years, causing mortality and defects, particularly on large beeches (Houston 1994). During our 2009 and 2010 surveys, many of the large beeches in the study sites were dead or dying.

4.2.2 LiDAR data processing and gap detection

Airborne discrete return LiDAR data were acquired in September 2007 using an Optech ALTM 3100 instrument operating at an average altitude of 1300 m (Hopkinson 2007). Average point density was over two returns per m², while maximum half-scan angle was 20°, scan rate was 41 Hz, and line spacing was 750 m (for a targeted 50% overlap between strips). Preprocessing of the LiDAR data was accomplished with the Terrascan software package (Terrasolid, Leppävaara Finland); this process included data cleaning, bird hit removal, and classification of LiDAR points as ground surface hits using the morphological properties of the point cloud.

Treatments to produce height models and detection of gaps were carried out in ArcGIS Desktop (v. 9.1, Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, CA). A digital terrain model (DTM) was initially created from LiDAR points classified as ground (Lim et al. 2003). The DTM was produced by interpolation based on TIN (Triangulated Irregular Network) rasterized to a resolution of 50 cm. A digital surface model (DSM) was produced in the same way but by using the first returns. The canopy height model (CHM), a high

resolution raster representation of the height of vegetation above the ground, was then obtained by subtracting the DTM from the DSM.

Gaps were identified using an adaptive thresholding algorithm, which was applied on local heights. This algorithm was created to detect height changes in the CHM that are steep enough to represent a break in the canopy. This method of gap detection gives conservative gap boundaries compared to other LiDAR-based methods (Koukoulas and Blackburn 2004). Using this algorithm, a CHM pixel is classified as a gap if its height was less than one of two height thresholds (see equations 1 and 2) that were computed using the pixels in a circular neighbourhood of 0.25 ha:

$$[1] \quad H_i < [H_{\%ha} - (1.5 * SD_{H\%ha})]$$

$$[2] \quad H_i < (0.20 * H_{max\%ha})$$

Where H_i is the evaluated CHM pixel height value, $H_{\%ha}$ is the height average of the CHM in an area of 0.25 ha around the pixel, and $SD_{H\%ha}$ and $H_{max\%ha}$ are the standard deviation and maximum value of the CHM in an area of 0.25 ha around the pixel, respectively. The algorithm was developed through trial and error. The quarter-hectare value was chosen because its stability and representativeness across study sites. Adjacent gap pixels in all directions were then aggregated as polygons to form a gap. Gap size was calculated from the total area of grouped pixels. Gaps measuring $< 4 \text{ m}^2$ were eliminated to remove artefacts caused by variation in LiDAR point density or resulting from the porosity of the canopy.

4.2.3 Field data collection

A random selection of gaps in the three study sites was surveyed during summer 2009. Additional data on edaphic gaps were collected in October 2010. Very small gaps, i.e., between 4 m^2 and 20 m^2 , were not sampled because of difficulties in positioning them precisely, but these were included in the modelling procedure. Most of these very small gaps were in high canopies and appeared to have been created by broken branches, while others were developmental gaps in the process of closing laterally. For each gap that we visited, we recorded the presence of site growth-limiting factors and tree species composition of the surrounding canopy. Possible limiting factors were water (i.e. accumulation, stream,

seepage), browsing by beaver (*Castor canadensis*), rocks (i.e., outcrop, boulders), and stopgap vegetation. This type of vegetation is defined as dense non-tree cover that prevents tree establishment and succession in gaps (e.g., ferns, *Viburnum* spp., *Corylus cornuta* Marsh., *Carex* spp., *Polygonum* spp.). Beaver was common in the study area and its browsing was considered a limiting factor because it generates low vegetation features and limits tree growth for a considerable period of time. A gap was labelled as edaphic if a substantial part (>30% of its surface) of its vertical projection was limited by the aforementioned factors and if no tree remnants could be associated with the cause of the opening. Gaps not fitting these criteria were labelled as developmental. We collected data on 105 edaphic gaps and 107 developmental gaps. Each edaphic gap could have more than one kind of limiting factor (e.g., rocks and ferns).

4.2.4 Data preparation

LiDAR-derived vegetation and terrain structural variables, were chosen based on our hypothesis concerning edaphic gap features. CHM height statistics (minimum, maximum, median, 20th and 80th percentiles) were calculated within gap outlines in SAGA-GIS (v. 2.0.5, SAGA user group association) to characterize intra-gap vegetation height distribution. A topographic position index (TPI) was calculated using the DTM to integrate the shape of the terrain in the model (Jenness et al. 2005). TPI is a measure of the height difference between a cell and the height average in a circular neighbourhood of 5 m radius. This value was chosen based on field observations of the pattern scale recurrence of microtopographical features. The TPI gives negative values for concave terrain and positive values for convex terrain. Minimum, median and maximum TPI was calculated for each gap. A stream network model was created using the LiDAR DTM, from which flow direction and flow accumulation calculations were processed. A flow accumulation threshold value was chosen, based on field verification, to obtain the best prediction of the actual fine-scale stream network (Jenson and Domingue 1988). A nearest-distance-to-water raster was then produced at 50 cm resolution and was used to calculate distances (minimum, maximum and median) for each gap relative to the closest predicted stream. These three statistics can have different significances depending on gap shape and orientation, and its position relative to the stream network. A slope raster was produced from the LiDAR digital elevation model and statistics for each gap

were computed (minimum, maximum and median). Because of its non-linear relationship with the probability of detecting an edaphic gap, the maximum slope variable was split into three categories using K-means according to the following scheme (low slope class 1 = $0 \leq \text{slope} \leq 24.71$ degrees, intermediate slope class 2 = $24.71 < \text{slope} \leq 39.83$ degrees, high slope class 3 = $\text{slope} > 39.83$ degrees).

4.2.5 Modelling procedure

Statistical analyses were performed in R (Version 2.12.1). We built a mixed-effects logistic regression model (Function *glmer* in the *lme4* package) of gap types (edaphic or developmental). Study site was set as a random effects variable. Even though we have some hypotheses on which variables might be meaningful for gap type distinction, there is no literature on which we can rely to select them effectively. Stepwise logistic regression was performed to select the variables to be included in the model. This method can be a useful data analysis tool when the association between the variables and the phenomenon under study are not well understood (Hosmer and Lemeshow 2000). Variables were selected according to AIC reduction and their statistical significance. The model was built using a random training subset of 80% of the gap records in the dataset, with the remaining records serving as the validation set. We used the Hosmer-Lemeshow test to assess model goodness-of-fit (Hosmer and Lemeshow 2000). The model's discrimination ability was assessed with a receiver-operating characteristics (ROC) curve (Metz 1978; Pearce and Ferrier 2000). The kappa parameter curve was used to determine the cut-off value for predicting gap type. Individual relationships between selected explanatory variables and gap type were explored with log-odds ratio plots.

4.3 Results

The three study sites differed in their combinations of limiting factors responsible for creating edaphic gaps (Fig. 4.1). Moisture accumulation and permanent soil saturation were the most common limiting factors in study sites A and B. Study site C had many edaphic gaps with more than one kind of limiting factor. Rock and stopgap vegetation were frequently found in combination in defining edaphic gaps. Stopgap vegetation was mostly composed of *Carex* spp., *Viburnum* spp., *Corylus cornuta* and ferns. These species have an ecological advantage

in occupying and maintaining themselves in gaps because of the semi-permanence of year-to-year light availability. We observed that stopgap species shared certain functional traits, such as perenniality, low nutrient requirements, sustainability under extreme and variable soil moisture conditions, and high light requirements compared to common understory species. Trees that were able to establish themselves despite the limiting factors would likely grow very slowly, making them vulnerable to browsing by white-tailed deer (*odocoileus virginianus*), further slowing gap closure (Horsley and Marquis 1983). Beavers had a limited but significant impact on edaphic gap creation.

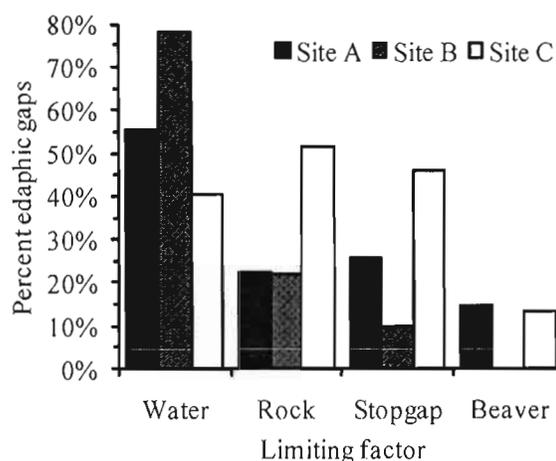


Figure 4.1 Percentage of edaphic gaps of each study site affected by one or more limiting factor.

The resulting model that we built using LiDAR-derived features succeeded in discriminating edaphic from developmental gaps (Table 4.1). Log-ratios of the observed and predicted counts for the 10 bins (classes) of the Hosmer-Lemeshow test indicated no lack-of-fit problem ($\chi^2 = 7.25$, $p = 0.51$) but they showed some volatility in the odds when values were close to the 0.5 cut-off value (Fig. 4.2). Areas under the ROC curve were 93.29% and 82.26% for the validation and training data, respectively (Fig. 4.3). This indicated that the model has a discrimination ability between excellent and outstanding (Hosmer and Lemeshow 2000). Classification error was 17% for the validation data and 26% for the

training dataset, at the 0.5 cut-off value. However, classification errors are not distributed evenly in the three study sites, with more errors in study site B and particularly in the identification of developmental gaps (Table 4.2).

Study site was not a significant random effect in the model (intercept variance = 9.93×10^{-13} ; and standard deviation = 9.96×10^{-7}). Four variables were selected to predict gap type: the minimum value of TPI, the 20th percentile of CHM values, the maximum distance to the nearest modelled stream, and the maximum slope class (Table 4.1). Minimum TPI was the first variable selected to discriminate edaphic from developmental gaps. Negative values indicated some form of local terrain depression within the gap (i.e., concavity) favouring moisture accumulation or soil saturation. Using the minimum TPI in the gap, the model was more sensitive in detecting these sorts of microtopographical features. The odds-ratio plot effectively showed that edaphic gaps were related to low values of minimum TPI (Fig. 4.4). Conversely, values of minimum TPI that were close to 0, which indicate flat terrain, did not limit tree establishment and, therefore, were indicative of developmental gaps.

Table 4.1

Logistic regression model of gap type with the minimum and maximum value of each variable used in the model

Predictor	Min-Max value	Coefficients	Std. Error	Wald value	<i>P</i>	Odds-ratios
Intercept	- 0.04 –	0.030	0.650	0.046	0.963	-
20 th percentile of height	4.65 3.20 –	0.535	0.174	3.079	0.002	1.708
Maximal distance to water	93.0 -3.59 –	0.036	0.012	2.855	0.004	1.036
Minimal value of TPI	0.29	1.250	0.342	3.654	0.000	3.490
Intermediate slopes class 2	0 – 1	-0.657	0.425	-1.544	0.122	0.519
High slopes class 3	0 – 1	-1.743	0.669	-2.605	0.009	0.175

(AIC = 189, AIC reduction = 106.88, -2LL reduction = -87.47, Nagelkerke's $R^2 = 0.41$).

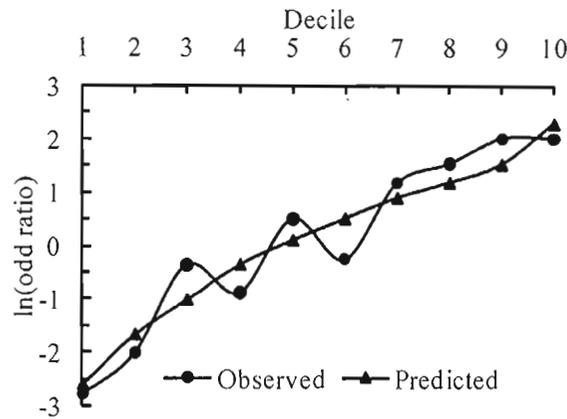


Figure 4.2 Log-ratios of the observed and predicted counts for the 10 bins of the Hosmer-Lemeshow test.

The departure from linearity of the log-ratios near the middle deciles of TPI was due to the heterogeneous distribution of values for edaphic and developmental gaps. If values of TPI were distributed more homogeneously between the 4th and the 8th deciles, the log-ratios would have behaved in a linear fashion. Moreover those deciles would not have had much explanatory power. The 20th percentile of CHM height in the gap had good explanatory power for distinguishing the two gap types; edaphic gaps are more related to low value of CHM while the converse was observed for developmental gaps (Fig. 4.4). Distance to water was the third variable selected (Table 4.1) and served mainly to identify gaps as being developmental when they are far from water (Fig. 4.4); gaps that are close to water were not necessarily edaphic, but gaps that are far from water are more likely to be developmental. The last variable selected was maximum slope class (Table 4.1), which had some explanatory power for identifying edaphic gaps on steep slopes (Fig. 4.4). Odds-ratios indicated that gaps that are in the high maximum slope class were more likely to be edaphic. High maximum slopes were found in only 10% of the sampled gaps.

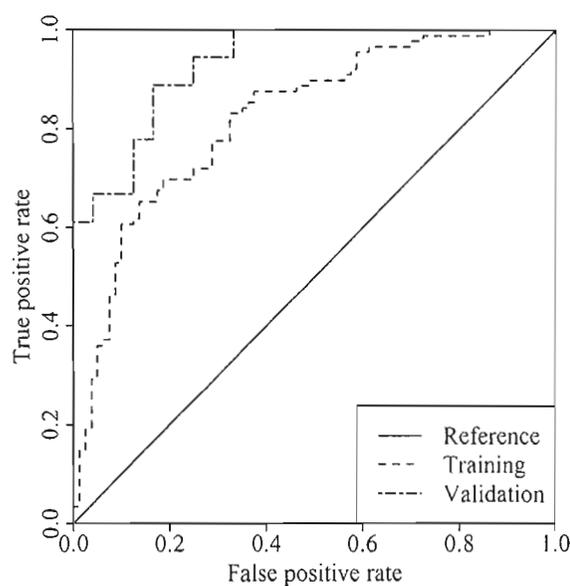


Figure 4.3 Receiver operating characteristic curve of the model differentiating edaphic and developmental gaps, produced from the validation and the training datasets.

The Kappa parameter showed that cut-off values between 0.40 and 0.72 offered similar classification performance (Fig. 4.5); i.e., selecting a cut-off between these values would balance increased classification performance of the model for one gap type with an equal decrease in the other. Only a third of all gaps had a predicted probability between 0.40 and 0.72. Hence, we decided to retain a cut-off at 0.5. Applying the model to the three study sites predicted that, on average, edaphic gaps cover 19.5% of detected gaps and occupied 1.37% of the study sites (Table 4.3). Developmental gaps are much more common, representing 80.5% of the total gaps detected and covering 5.71% of the study area. Developmental gap fractions were similar among study sites, while edaphic gap fractions differed among sites. Study site A exhibited the lowest edaphic gap fraction, resulting in a lower total gap fraction compared to the other sites.

Table 4.2

Confusion matrix of all records by study site and overall (Percent of total in parentheses)

		Observed		% well
Predicted	Site A	Edaphic	Developmental	classified
	Edaphic	19 (30.6%)	6 (9.7%)	76%
	Developmental	8 (12.9%)	29 (46.8%)	78%
	Total			77%
	Site B	Edaphic	Developmental	Total
	Edaphic	28 (43.8%)	8 (12.5%)	77%
	Developmental	13 (20.3%)	15 (23.4%)	54%
	Total			67%
	Site C	Edaphic	Developmental	Total
	Edaphic	28 (32.6%)	7 (8.1%)	80%
	Developmental	9 (10.5%)	42 (48.8%)	82%
	Total			81%
	Overall	Edaphic	Developmental	Total
Edaphic	75 (35.4%)	21 (9.9%)	78%	
Developmental	30 (14.2%)	86 (40.6%)	74%	
Total			76%	

Figure 6 shows selected variables and predicted classes of four gaps that were visited during fieldwork. Gaps A, B, C, and D were located in study site C and correctly classified by the model. Gaps A and B are small ponds that were created by water accumulation. This response was also shown by the low value of minimum TPI, which indicates concavity. As a result, the 20th height percentile was low within those gaps. Maximum distance to water was not very low because of the size of these gaps. Maximum slope played no part in their classification. Gaps C and D are developmental and have tall regeneration growing within them. Minimum TPI, 20th percentile of heights and maximum distance to water were mid-range values. Maximum slope was high in gap C, but this value was not sufficient for it to be classified as edaphic.

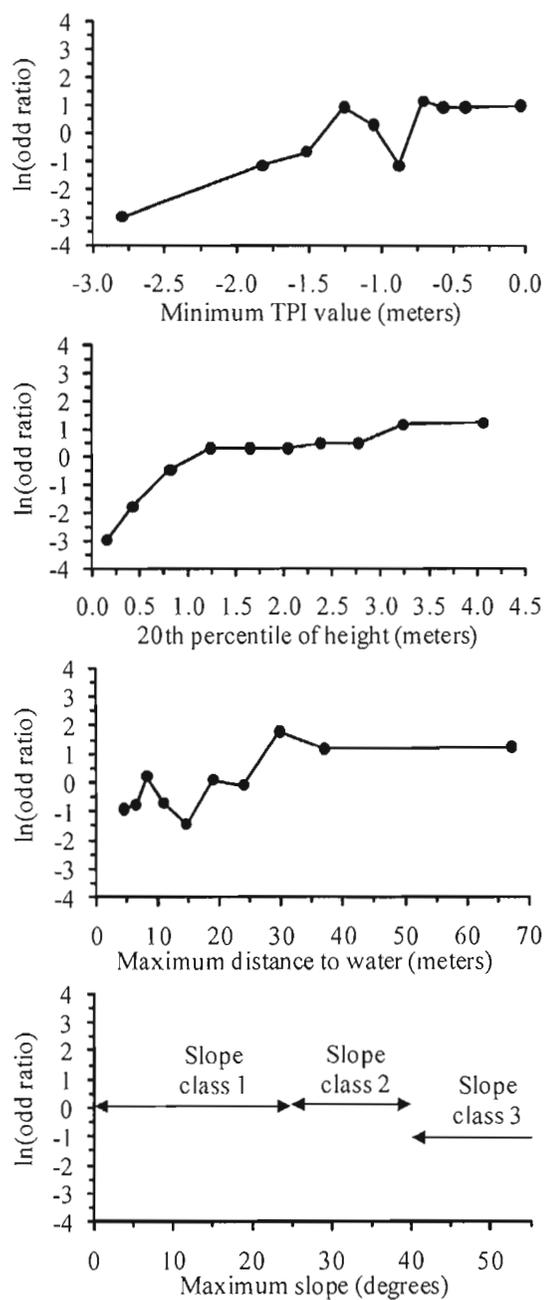


Figure 4.4 Log ratios of the ten deciles of within gap values of the minimum topographic position index, 20th percentile of canopy height model values, maximum distance to water and maximum slope class (different x scale per variable).

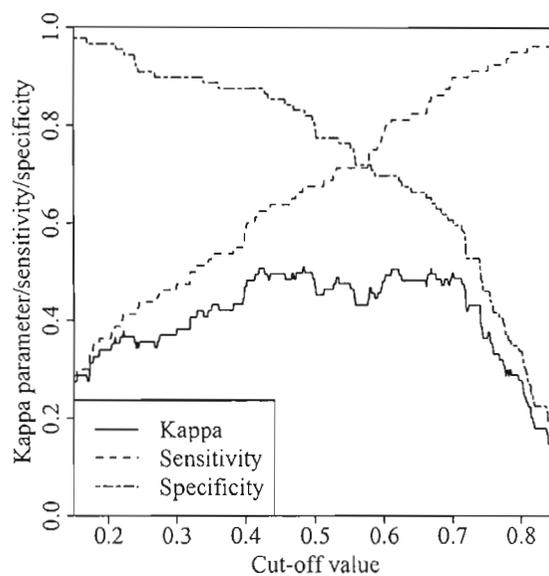


Figure 4.5 Sensitivity, specificity and kappa parameter of the logistic regression model differentiating edaphic and developmental gaps computed using the validation data, as a function of the cut-off value.

Table 4.3

Edaphic and developmental gap fraction for the three study sites

	Site A	Site B	Site C
Edaphic	0.98%	1.45%	1.71%
Developmental	5.51%	5.96%	5.63%
Total	6.49%	7.41%	7.34%

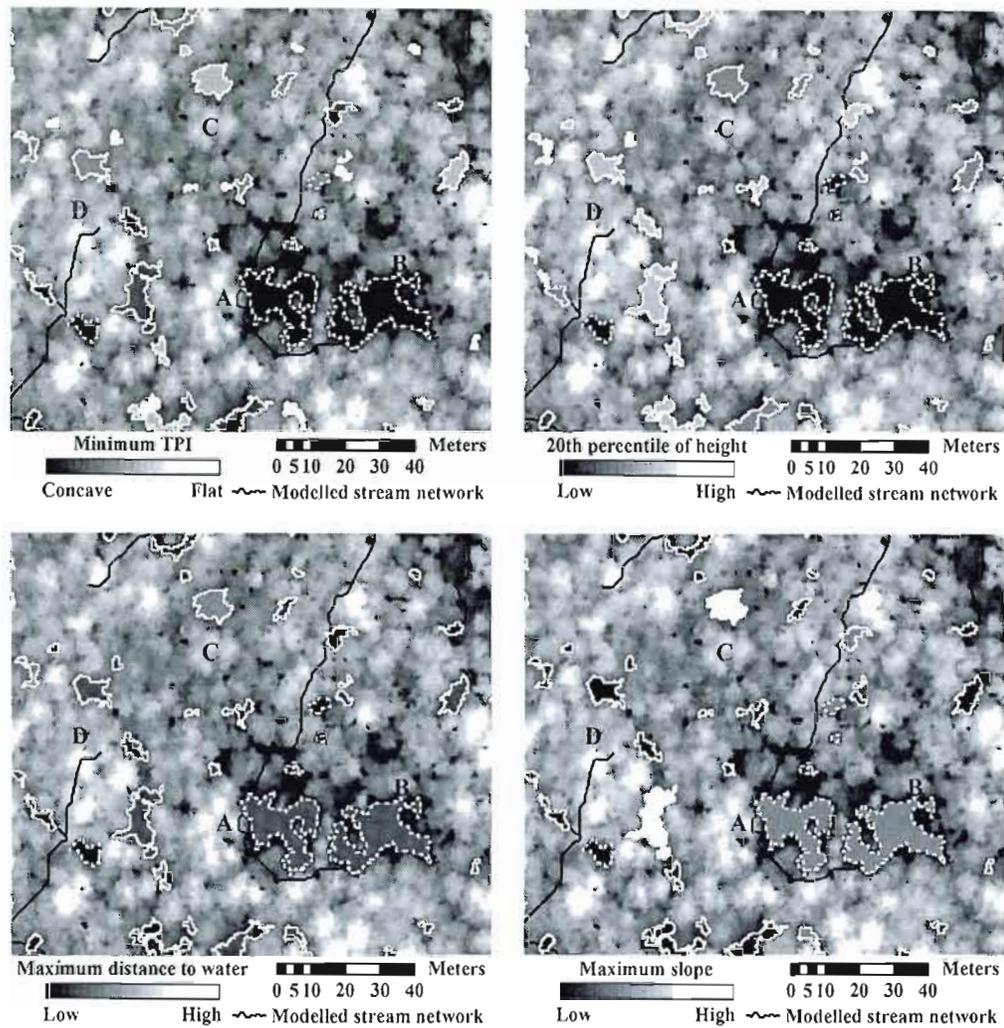


Figure 4.6 Minimum topographic position index, 20th percentile of canopy height model values, maximum distance to water and maximum slope expressed by grey values in each gap. Edaphic gaps have a dotted outline and developmental gaps have a regular outline. Background is the canopy height model with low to high heights in a black to white gradient. Gaps A, B, C and D are correctly classified.

4.4 Discussion

4.4.1 Model variables

In this study, LiDAR-derived information was shown to be a very good predictor for differentiating edaphic from developmental gaps. Variables that were selected could be related directly either to conditions that made sites less suitable for tree establishment or to a gap's resulting vegetation physiognomy. Microtopography, as expressed by the minimum TPI, was the model variable with the highest predictive power. Log-ratios indicated that flat terrain was associated with developmental gaps and concavity with edaphic gaps. Concavity was often associated with moisture accumulation zones. The higher proportion of edaphic gaps associated with water in study site B can be explained by the concave microtopography of the underlying bedrock that created small depressions, which were likely filled with water. Moisture was also invoked as a limiting factor with the 'maximum distance to water accumulation zones' variable. Odds-ratios showed that the further the gaps were from moisture accumulation zones that had been identified by the stream flow hydrological model, the higher was their probability of being classed as developmental. Proximity to these wetter zones did not necessarily predict gap type, however. The last variable included in the model served to identify sites that are too steep for trees to establish or maintain themselves in those gaps. Topographic position, slope and elevation are known to influence gap abundance (Battles et al. 1995), but their contributions to edaphic gap creation have yet to be researched.

We also expected that resource-limited vegetation would exhibit a low height distribution within gaps. As such, the inclusion of the 20th percentile of height in the model appears logical. Among the height distribution variables we tested, the 20th percentile was the best indicator of the importance of the low height portion of the gap. Its odds-ratio profile (Fig. 4.4) clearly showed that edaphic gaps were identifiable when the 20th percentile of the intra-gap height is low. We had also expected that a measure of height variation within gaps would help distinguish differences in vegetation composition and structure between gap types. However, the standard deviation was negatively correlated with the 20th percentile of height ($r = -0.51, p < 0.001$), and probably did not add enough new information to be included in the model. The negative correlation indicated that gaps filled with tall vegetation have less variation in height than gaps with a low portion.

4.4.2 Fuzziness in identifying edaphic gap

In situ determination of gap type was not always straightforward. Two sources of fuzziness may have introduced uncertainty into our classification scheme. First, a gradient existed between purely edaphic and purely developmental gaps rather than a simple dichotomy. Conditions that limit tree establishment will usually hinder growth in some other portion of a gap but not to the extent of preventing tree establishment. Second, distinguishing the proportion of the gap that was occupied by each of these two types was sometimes difficult. Previous studies designated gaps as being edaphic when a 'substantial' part of them had an edaphic component (Lertzman et al. 1996), without any quantitative threshold. In our study area, many gaps had portions of both types. We had to choose a threshold for separating them for modelling. Gaps were labelled as edaphic if 30% of their area had some form of limiting factor. That threshold was chosen, based on observations of the minimum significant proportion with limiting factors that produced visibly different vegetation structures than in developmental gaps. As such, the insensitivity of the model when choosing an optimal cut-off value might further illustrate the fuzziness of the edaphic/developmental gap classification that we faced in the field. Despite this limitation, the model performed very well.

4.4.3 Model performance

We observed that the model did not perform with the same efficiency for all study sites. This was not due to differences in study site conditions, as demonstrated by the non-significant random effect of study site in the mixed-effects model. The lower classification success for study site B compared to the others seemed to be related to a small number of sampled developmental gaps located on moderately thick deposits that were enriched by seepage. On these richer sites, we observed strong competition from herb and shrub species, preventing the recruitment of tall advance regeneration prior to gap formation. It resulted in developmental gaps with low 20th percentiles similar to those usually observed in edaphic gaps. Another confounding factor, which we observed on a few occasions, was that gap-makers can substantially destroy parts of the pre-established regeneration in the new gap when falling, thereby changing the height distribution. Developmental gaps where this happens have far greater chances of being classified incorrectly as edaphic.

4.4.4 Edaphic gaps

Despite their presence in gap dynamics-driven forest ecosystems, edaphic gaps have been excluded by definition in most gap studies because they are not created by the natural disturbance regime. Most studies have used either Runkle's definition (Runkle 1982) or Brokaw's definition (Brokaw 1982), both of which require that gaps to be created by complete or partial tree death (McCarthy 2001). These definitions are still used in most new studies, even though it has been recognized that defining gaps as the result of a disturbance does not apply to all forest types (Runkle, 1992). Studies that explored the question of northern temperate forest edaphic gaps have been conducted in British Columbia (Bartemucci et al. 2002). Still, those forests are quite different from our study sites with respect to vegetation and biotope. Contrary to what we found, Bartemucci et al. (2002) did not find either edaphic gaps caused by stopgap vegetation or gaps that were partially edaphic and developmental in their northern temperate study site. In that site, only 0.2% of the area was occupied by edaphic gaps. The values we estimated for our study area (0.98% to 1.71% edaphic gap fractions) were several times higher than those of Bartemucchi et al. (2002). Type and abundance of edaphic gaps were related to deposit thickness and spatial distribution. Abundance of edaphic gaps was higher in areas with thin deposits. These results show that edaphic cannot be ignored when using remote sensing to understand gap regime properties.

4.4.5 Developmental gaps

The fraction of developmental gaps for our study sites was slightly lower than most published results (our average of 5.70% versus an average of $11.32 \pm 5.60\%$ in other studies) for the temperate hardwood forest (McCarthy 2001). Our result was quite similar to the 7.18% gap fraction obtained by Runkle (1982) after summing the percent land area in gaps smaller than 200 m^2 . In that study, openings larger than 200 m^2 occupied 2.31% of the total area, which was much more than the 0.04% occupied by developmental gaps in that size range in our sites.

4.5 Conclusion

LiDAR data were used to detect gaps and to predict with good accuracy whether they were developmental or edaphic using intra-gap vegetation height, distance to moisture accumulation zones (as identified by a streamflow hydrological model), topography concavity/convexity, and slope steepness. This is the first time remote sensing has been successfully used for discriminating gap types. Small footprint airborne LiDAR data can measure small-scale terrain morphological features. Ecologists have long known that those features condition the distribution of vegetation at the site-scale. Prior to the development of LiDAR, scaling up this information to the landscape-level was impossible with traditional remote sensing tools. The ability to distinguish between edaphic and developmental gaps is an important advantage when using LiDAR data for characterizing gap regimes. By doing so, gap characteristics that usually have been obtained by traditional methods can be derived from LiDAR data on a comparable basis.

The methodology used in this study should be applicable elsewhere. The fitness of our model was assessed using a validation dataset different from the training dataset, which ensured that we did not overfit the parameters. It is clear that the explanatory power of the selected variables was associated with specific characteristics of the study sites, tree species composition, and site-vegetation relationships. The importance of edaphic gaps in a landscape is hard to anticipate since they can be created by factors that vary over a relatively small spatial scale. In our case, superficial deposits and bedrock topography played an important role in determining the frequency of edaphic gaps. The study sites that we used for this research are representative of the most common site conditions observed in the temperate deciduous forest in Quebec. We feel confident that the methodology could be used for landscapes that exhibit similar site/vegetation conditions. Further studies should investigate the applicability of the model to other areas. Investigation of the causal agents and of the fate of edaphic gaps would give some needed insights on how to detect them more accurately.

The ecology of edaphic gaps is complex and involves resource limitation, depredation, specialization and other ecological processes that differ from those usually observed at work in developmental gaps. These processes also act at a different temporal scale; openings of edaphic gaps are much less ephemeral than those of developmental gaps, which makes them

play a different functional role in the landscape. Although we did not study vegetation dynamics specifically, our observations suggest that edaphic gaps could contribute to the persistence of shade-intolerant tree species. This would be possible because of suitable light conditions in extended edaphic gaps. However, soils found in edaphic gaps are often marginal with respect to supporting vegetation growth. We frequently observed high tree mortality at the edge of an edaphic portion of a gap, suggesting more rapid tree turnover. Understanding dynamics of edaphic gaps (creation, lifetime, closure), together with that of the vegetation inside and around them, would be important because their functional roles in the landscape are probably more important than has been suspected in previous studies.

Acknowledgements

We are grateful to Lauzon ressource forestières, SEPAQ (Reserve faunique Papineau-Labelle) and MDDEP (Réserve écologique de la Forêt-la-Blanche) for authorizing access to the study sites. The senior author thanks Claire Binnert and Audrey Girard-Miron for their help with the fieldwork. LiDAR data were acquired with funds from the Canadian Foundation for Innovation. We thank the Applied Geomatics Research Group and Dr. Chris Hopkinson (Centre of Geographic Sciences, Middleton, NS) for helping with LiDAR data acquisition.

CHAPITRE V

CONCLUSION

Le régime des trouées de la forêt feuillue tempérée est un concept qui permet de décrire son mode de renouvellement. L'étude de cette régénération selon des méthodes traditionnelles d'échantillonnage est difficile et coûteuse. L'utilisation de méthodes de télédétection telles que le Lidar pourrait régler ces problèmes. Pour cela, il est nécessaire de trouver des méthodes pour mesurer les paramètres spatiaux et temporels du régime des trouées à partir de données Lidar. Ce mémoire a démontré que certains paramètres de ce régime peuvent être calculés à partir de données Lidar.

Même en tenant compte seulement des trouées biotiques, les paramètres temporels du régime des trouées (*e.g.* taux de formation et de fermeture) sont difficiles à calculer. L'objectif du chapitre III était de prédire l'âge des trouées à partir de la structure des groupes d'arbres en régénération mesurée par Lidar. Les résultats montrent que la structure de hauteur dans les trouées est faiblement liée à l'âge depuis la détente de croissance la plus récente. De plus, chacun des groupes de structure de trouées ont souvent subi des perturbations synchrones les mêmes années. Toutefois, cela n'est pas suffisant pour obtenir les paramètres temporels du régime des trouées. Il s'agit tout de même d'un résultat encourageant, puisque les paramètres temporels des trouées étaient déterminés jusqu'à maintenant par de l'échantillonnage *In situ*, ou avec des données de télédétection multi date. La prédiction de l'âge des trouées à partir d'un seul jeu de données de télédétection n'avait pas encore été tentée.

Les paramètres spatiaux (*e.g.* forme, orientation, surface, relations spatiales, abondance et proportion de territoire occupé) peuvent être calculés aisément à partir des trouées détectées, à condition d'avoir enlevé les ouvertures édaphiques, tel que réalisé au chapitre IV de ce mémoire. L'objectif de ce chapitre était de développer une méthode permettant de différencier les ouvertures édaphiques des trouées biotiques à partir de leur structure de hauteur mesurée par Lidar. Le modèle obtenu permet de distinguer les ouvertures édaphiques des trouées biotiques avec une bonne précision. Les ouvertures édaphiques présentent des caractéristiques structurales similaires à celles des trouées biotiques. Cependant, elles ne sont pas des sites de régénération équivalents. Les ouvertures édaphiques peuvent se combler, mais les conditions de site doivent d'abord devenir moins contraignantes pour l'établissement des arbres. Le temps requis pour la fermeture des ouvertures édaphiques est donc beaucoup plus long que pour les trouées biotiques. La modélisation selon le type de trouée rend possible la comparaison entre les propriétés des régimes des trouées obtenues à partir de données Lidar, et les mêmes propriétés obtenues à partir des méthodes d'échantillonnage traditionnelles.

Les résultats présentés aux chapitres III et IV sont significatifs puisqu'ils apportent des connaissances totalement nouvelles sur le régime des trouées de la forêt feuillue tempérée du sud du Québec. Les méthodes développées dans le cadre de ce projet ouvrent la porte à d'autres recherches qui parviendront probablement à caractériser les propriétés locales des régimes de trouées. L'étude de l'organisation spatiale des arbres, des trouées biotiques et des ouvertures édaphiques pourrait aider à la compréhension des mécanismes de renouvellement de la forêt. Par exemple, la lumière incidente dans une trouée dépend non seulement de l'ouverture au dessus, mais aussi de la position des trouées à proximité, de la porosité de la couronne des arbres en bordure, etc. L'effet de la disponibilité en lumière selon la répartition des trouées pourrait permettre de mieux évaluer leur âge. Un autre sujet intéressant serait de voir dans quelle mesure les ouvertures édaphiques fournissent les conditions nécessaires au maintien de certaines espèces intolérantes à l'ombre.

RÉFÉRENCES

- Abe, S., T. Masaki et T. Nakashizuka. 1995. «Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest». *Plant Ecology*. vol. 120, no 1, p. 21-32.
- Abrams, M. D., et M. E. Kubiske. 1990. «Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: Influence of light regime and shade-tolerance rank». *Forest Ecology and Management*. vol. 31, no 4, p. 245-253.
- Almquist, E. B., S. B. Jack et M. G. Messina. 2002. «Variation of the treefall gap regime in a bottomland hardwood forest: relationships with microtopography». *Forest Ecology and Management*. vol. 157, no 1-3, p. 155-163.
- Baltsavias, E. P. 1999. «Airborne laser scanning: basic relations and formulas». *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*. vol. 54, no 2-3, p. 199-214.
- Ban, Y., H. Xu, Y. Bergeron et D.D. Kneeshaw. 1998. «Gap regeneration of shade intolerant *Larix gmelini* in old growth boreal forests of northeastern China». *Journal of Vegetation Science*. vol. 9, no 4, p. 529-536.
- Barden, L. S. 1981. «Forest development in canopy gaps of a diverse hardwood forest of the southern Appalachian Mountains». *Oikos*. vol. 37, no 2, p. 205-209.
- Barden, L. S. 1989. «Repeatability in forest gap research: Studies in the Great Smoky Mountains». *Ecology*. vol. 70, no 3, p. 558-559.
- Bartemucci, P., K. D. Coates, K. A. Harper et E. F. Wright. 2002. «Gap disturbances in northern old growth forests of British Columbia, Canada». *Journal of Vegetation Science*. vol. 13, no 5, p. 685-696.
- Battles, John J., Timothy J. Fahey et Ellen M. B. Harney. 1995. «Spatial Patterning in the Canopy Gap Regime of a Subalpine *Abies-Picea* Forest in the Northeastern United States». *Journal of Vegetation Science*. vol. 6, no 6, p. 807-814.

- Betts, H. D., L. J. Brown et G. H. Stewart. 2005. «Forest canopy gap detection and characterisation by the use of high-resolution Digital Elevation Models». *New Zealand Journal of Ecology*. vol. 29, no 1, p. 95-103.
- Bräker, Otto U. 2002. «Measuring and data processing in tree-ring research - a methodological introduction». *Dendrochronologia*. vol. 20, no 1-2, p. 203-216.
- Brisson, Jacques. 2001. «Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer saccharum*». *Canadian journal of forest research*. vol. 31, no 12, p. 2151-2159.
- Brokaw, N. V. L. 1982. «The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics». *Biotropica*. vol. 14, no 2, p. 158-160.
- Canham, Charles D. 1985. «Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*». *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. vol. 112, no 2, p. 134-145.
- Canham, Charles D. 1989. «Different Responses to Gaps Among Shade-Tolerant Tree Species». *Ecology*. vol. 70, no 3, p. 548-550.
- Canham, Charles D. 1990. «Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus grandifolia*». *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. vol. 117, no 1, p. 1-7.
- Caron, M.-N., D.D. Kneeshaw, L. De Grandpré, H. Kauhanen et T. Kuuluvainen. 2009. «Canopy gap characteristics and disturbance dynamics in old-growth *Picea abies* stands in northern Fennoscandia: Is the forest in quasi-equilibrium?». *Ann. Bot. Fennici.*, vol. 46, no 4, p. 251-262.
- Coates, K. D., et P. J. Burton. 1997. «A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives». *Forest Ecology and Management*. vol. 99, no 3, p. 337-354.
- Côté, M., et Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. 2003. *Dictionnaire de la foresterie*, édition spéciale XII e Congrès forestier mondial. Québec: Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec.

- Doyon, F., et S. Sougavinski 2002. Caractérisation du régime de perturbations naturelles de la forêt feuillue du nord-est de l'Amérique du Nord. Ripon, Institut Québécois d'Aménagement de la Forêt Feuillue: 123 p. En ligne. <http://www.iqaff.qc.ca/publications_IQAFF/Caracterisation%20du%20r%20gime%20des%20perturbations%20naturelles%20de%20la%20foret%20feuillue.PDF>. Consulté le 23 mars 2011.
- Engelman, H. M., et R. D. Nyland. 2006. «Interference to hardwood regeneration in northeastern North America: assessing and countering ferns in northern hardwood forests». *Northern Journal of Applied Forestry*. vol. 23, no 3, p. 166-175.
- Evans, D. L., S. D. Roberts et R. C. Parker. 2006. «LiDAR-A new tool for forest measurements?». *The forestry chronicle*. vol. 82, no 2, p. 211-218.
- Falkowski, M. J., J. S. Evans, S. Martinuzzi, P. E. Gessler et A. T. Hudak. 2009. «Characterizing forest succession with lidar data: An evaluation for the Inland Northwest, USA». *Remote Sensing of Environment*. vol. 113, no 5, p. 946-956.
- Franklin, J. F., H. H. Shugart et M. E. Harmon. 1987. «Tree death as an ecological process». *Bioscience*, p. 550-556.
- Franklin, J. F., T. A. Spies, R. V. Pelt, A. B. Carey, D. A. Thornburgh, D. R. Berg, D. B. Lindenmayer, M. E. Harmon, W. S. Keeton et D. C. Shaw. 2002. «Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example». *Forest Ecology and Management*. vol. 155, no 1-3, p. 399-423.
- Fraver, S., et A. S. White. 2005. «Identifying growth releases in dendrochronological studies of forest disturbance». *Canadian journal of forest research*. vol. 35, no 7, p. 1648-1656.
- Frazer, Gordon W., Michael A. Wulder et K. Olaf Niemann. 2005. «Simulation and quantification of the fine-scale spatial pattern and heterogeneity of forest canopy structure: A lacunarity-based method designed for analysis of continuous canopy heights». *Forest Ecology and Management*. vol. 214, no 1-3, p. 65-90.
- Gaulton, R., et T. J. Malthus. 2010. «LiDAR mapping of canopy gaps in continuous cover forests: A comparison of canopy height model and point cloud based techniques». *International Journal of Remote Sensing*. vol. 31, no 5, p. 1193 - 1211.

- Gauthier, S. 2008. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*: Presses de l'Université du Québec.
- Givnish, T. J. 1988. «Adaptation to Sun and Shade: a Whole-Plant Perspective». *Functional Plant Biology*. vol. 15, no 2, p. 63-92.
- Gosselin, Jocelyn 2004. Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 2a Collines de la basse Gatineau. Direction des inventaires forestiers , Division de la classification écologique et productivité des stations
- Gravel, Dominique, Marilou Beaudet et Christian Messier. 2009. «Large-scale synchrony of gap dynamics and the distribution of understory tree species in maple–beech forests». *Oecologia*. vol. 162, no 1, p. 1-9.
- Grebenc, T., M. Christensen, U. Vilhar, M. Cater, M. P. Martín, P. Simoncic et H. Kraigher. 2009. «Response of ectomycorrhizal community structure to gap opening in natural and managed temperate beech-dominated forests». *Canadian journal of forest research*. vol. 39, no 7, p. 1375-1386.
- Hart, J. L., et H. D. Grissino-Mayer. 2009. «Gap-scale disturbance processes in secondary hardwood stands on the Cumberland Plateau, Tennessee, USA». *Plant Ecology*. vol. 201, no 1, p. 131-146.
- Henry, H. A. L., et L. W. Aarssen. 1997. «On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants». *Oikos*. vol. 80, no 3, p. 575.
- Hopkinson, Chris. 2007. Gatineau LiDAR survey data report. Lawrencetown, Applied Geomatics Research Group, Centre of Geographic Sciences, NSCC Annapolis Valley Campus: 1-8 p
- Horsley, S. B., et D. A. Marquis. 1983. «Interference by weeds and deer with Allegheny hardwood reproduction». *Canadian journal of forest research*. vol. 13, p. 61-69.
- Hosmer, D. W., et S. Lemeshow. 2000. *Applied logistic regression*: Wiley-Interscience.
- Houston, D. R. 1994. «Major new tree disease epidemics: beech bark disease». *Annual Review of Phytopathology*. vol. 32, no 1, p. 75-87.

- Humbert, Lionel, Daniel Gagnon, Daniel Kneeshaw et Christian Messier. 2007. «A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America». *Ecological Indicators*. vol. 7, no 1, p. 195-207.
- Jenness, J., B. Brost et P. Beier. 2005. Land Facet Corridor Designer: Extension for ArcGIS, Jenness Enterprises
- Jenson, S. K., et J. O. Domingue. 1988. «Extracting topographic structure from digital elevation data for geographic information system analysis». *Photogrammetric engineering and remote sensing*. vol. 54, no 11, p. 1593-1600.
- Kimmerer, Robin Wall, et Craig C. Young. 1996. «Effect of Gap Size and Regeneration Niche on Species Coexistence in Bryophyte Communities». *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. vol. 123, no 1, p. 16-24.
- Koukoulas, S., et G. A. Blackburn. 2004. «Quantifying the spatial properties of forest canopy gaps using LiDAR imagery and GIS». *International Journal of Remote Sensing*. vol. 25, no 15, p. 3049-3072.
- Koukoulas, S., et G. A. Blackburn. 2005. «Spatial relationships between tree species and gap characteristics in broad-leaved deciduous woodland». *Journal of Vegetation Science*. vol. 16, no 5, p. 587-596.
- Krasny, M. E., et L. M. DiGregorio. 2001. «Gap dynamics in Allegheny northern hardwood forests in the presence of beech bark disease and gypsy moth disturbances». *Forest Ecology and Management*. vol. 144, no 1-3, p. 265-274.
- Krasny, M. E., et M. C. Whitmore. 1992. «Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forests». *Canadian journal of forest research*. vol. 22, no 2, p. 139-143.
- Laska, G. 2001. «The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework». *Plant Ecology*. vol. 157, no 1, p. 77-99.
- Latif, Z. A., et G. A. Blackburn. 2010. *6th International Colloquium on Signal Processing & Its Applications*. IEEE, 1-5 p.

- Lefsky, M. A., W. B. Cohen, S. A. Acker, G. G. Parker, T. A. Spies et D. Harding. 1999. «Lidar remote sensing of the canopy structure and biophysical properties of Douglas-fir western hemlock forests». *Remote Sensing of Environment*. vol. 70, no 3, p. 339-361.
- Lertzman, K. P., G. D. Sutherland, A. Inselberg et S. C. Saunders. 1996. «Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rain forest». *Ecology*. vol. 77, no 4, p. 1254-1270.
- Lim, K., P. Treitz, K. Baldwin, I. Morrison et J. Green. 2003. «Lidar remote sensing of biophysical properties of tolerant northern hardwood forests». *Canadian Journal of remote sensing*. vol. 29, no 5, p. 658-678.
- Lim, K., P. Treitz, M. Wulder, B. St-Onge et M. Flood. 2003. «LiDAR remote sensing of forest structure». *Progress in Physical Geography*. vol. 27, no 1, p. 88.
- Long, Z. T., I. V. Pendergast, H. Thomas et W. P. Carson. 2007. «The impact of deer on relationships between tree growth and mortality in an old-growth beech-maple forest». *Forest Ecology and Management*. vol. 252, no 1-3, p. 230-238.
- Lorimer, C. G., S. E. Dahir et M. T. Singer. 1999. «Frequency of partial and missing rings in *Acer saccharum* in relation to canopy position and growth rate». *Plant Ecology*. vol. 143, no 2, p. 189-202.
- Lusk, Christopher H., Peter B. Reich, Rebecca A. Montgomery, David D. Ackerly et Jeannine Cavender-Bares. 2008. «Why are evergreen leaves so contrary about shade?». *Trends in Ecology & Evolution*. vol. 23, no 6, p. 299-303.
- McCarthy, John. 2001. «Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests». *Environmental reviews*. vol. 9, no 1, p. 1-59.
- McClure, J. W., T. D. Lee et W. B. Leak. 2000. «Gap capture in northern hardwoods: patterns of establishment and height growth in four species». *Forest Ecology and Management*. vol. 127, no 1-3, p. 181-189.
- McGee, Gregory G., J. Mitchell Myron, Donald J. Leopold et Dudley J. Raynal. 2007. «Comparison of Soil Nutrient Fluxes from Tree-Fall Gap Zones of an Old-Growth Northern Hardwood Forest». *Journal of the Torrey Botanical Society*. vol. 134, no 2, p. 269-280.

- Messier, C., R. Doucet, J. C. Ruel, Y. Claveau, C. Kelly et M. J. Lechowicz. 1999. «Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests». *Canadian journal of forest research*. vol. 29, no 6, p. 812–823.
- Metz, C. E. 1978. «Basic principles of ROC analysis». *Seminars in Nuclear Medicine*. Elsevier, 283-298 p.
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. S. d. *Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Secteur forêt, Québec, Canada. En ligne, consulté le 20 octobre 2011. <http://www.mrmfp.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-zones-carte.jsp>.
- Miura, Naoko, et Simon D. Jones. 2010. «Characterizing forest ecological structure using pulse types and heights of airborne laser scanning». *Remote Sensing of Environment*. vol. 114, no 5, p. 1069-1076.
- Nash Suding, K., et D. Goldberg. 2001. «Do disturbances alter competitive hierarchies? Mechanisms of change following gap creation». *Ecology*. vol. 82, no 8, p. 2133-2149.
- Olthof, I., D. J. King et R. A. Lautenschlager. 2004. «Mapping deciduous forest ice storm damage using Landsat and environmental data». *Remote Sensing of Environment*. vol. 89, no 4, p. 484-496.
- Payette, S., L. Filion et A. Delwaide. 1990. «Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantaré Ecological Reserve, Quebec». *Canadian journal of forest research*. vol. 20, no 8, p. 1228-1241.
- Pearce, J., et S. Ferrier. 2000. «Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression». *Ecological Modelling*, vol. 133, no 3, p. 225-245.
- Pickett, S. T. A., et P. S. White. 1985. *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. San Diego: Academic Press.
- Poage, Nathan J., et David R. Peart. 1993. «The Radial Growth Response of American Beech (*Fagus grandifolia*) to Small Canopy Gaps in a Northern Hardwood Forest». *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. vol. 120, no 1, p. 45-48.

- Putz, F. E., P. D. Coley, K. Lu, A. Montalvo et A. Aiello. 1983. «Uprooting and snapping of trees: Structural determinants and ecological consequences». *Canadian journal of forest research*. vol. 13, no 5, p. 1011-1020.
- Ritter, Eva, Lise Dalsgaard et Katrina S. Einhorn. 2005. «Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark». *Forest Ecology and Management*. vol. 206, no 1-3, p. 15-33.
- Robitaille, André, et Jean-Pierre Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Québec: Publications du Québec.
- Rubino, D. L., et B. C. McCarthy. 2004. «Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events». *Dendrochronologia*. vol. 21, no 3, p. 97-115.
- Runkle, James R. 1981. «Gap Regeneration in Some Old-growth Forests of the Eastern United States». *Ecology*. vol. 62, no 4, p. 1041-1051.
- Runkle, James R. 1982. «Patterns of Disturbance in Some Old-Growth Mesic Forests of Eastern North America». *Ecology*. vol. 63, no 5, p. 1533-1546.
- Runkle, James. R. 1985. «Disturbance regimes in temperate forests». In *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, S. T. A. Pickett et P. S. White. San Diego: Academic Press, Inc.
- Runkle, James R. 1992. *Guidelines and Sample Protocol for Sampling Forest Gaps*. Portland, Or, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station: 44 p
- Runkle, James R. 1998. «Changes in southern Appalachian canopy tree gaps sampled thrice». *Ecology*. vol. 79, no 5, p. 1768-1780.
- Senécal, Jean-Francois, Frédéric, Doyon et Benoît, St-Onge. 2010. «Is it possible to predict gap age in North American temperate deciduous forest using LiDAR data?». In *Silvilaser 2010* (14-17 septembre 2010).
- Seymour, R. S., A. S. White et P. G. deMaynadier. 2002. «Natural disturbance regimes in northeastern North America—evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies». *Forest Ecology and Management*. vol. 155, no 1-3, p. 357-367.

- Solberg, S. 2010. «Mapping gap fraction, LAI and defoliation using various ALS penetration variables». *International Journal of Remote Sensing*. vol. 31, no 5, p. 1227-1244.
- Song, Bo, Jiquan Chen, Paul V. Desander, David D. Reed, Gay A. Bradshaw et Jerry F. Franklin. 1997. «Modeling canopy structure and heterogeneity across scales: From crowns to canopy». *Forest Ecology and Management*. vol. 96, no 3, p. 217-229.
- Van Der Maarel, Eddy. 1996. «Pattern and process in the plant community: Fifty years after A.S. Watt». *Journal of Vegetation Science*. vol. 7, no 1, p. 19-28.
- van Leeuwen, M., et M. Nieuwenhuis. 2010. «Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing». *European Journal of Forest Research*. vol. 129, no 4, p. 749-770.
- Vehmas, M., P. Packalén et M. Maltamo. 2009. «Assessing deadwood existence in canopy gaps by using ALS data». In *Silvilaser 2009*.
- Vepakomma, U., B. St-Onge et D. Kneeshaw. 2008. «Spatially explicit characterization of boreal forest gap dynamics using multi-temporal lidar data». *Remote Sensing of Environment*. vol. 112, p. 2326-2340.
- Vepakomma, U, D Kneeshaw et B St Onge. 2010. «Interactions of multiple disturbances in shaping boreal forest dynamics: a spatially explicit analysis using multi temporal lidar data and high resolution imagery». *Journal of Ecology*. vol. 98, no 3, p. 526-539.
- Vepakomma, U., B. St-Onge et D. Kneeshaw. 2011. «Response of a boreal forest to canopy gap openings-assessing vertical and horizontal tree growth with multi-temporal lidar data». *Ecological Applications*, vol. 21, no 1, p. 99-121.
- Walters, Michael B., et Peter B. Reich. 1996. «Are Shade Tolerance, Survival, and Growth Linked? Low Light and Nitrogen Effects on Hardwood Seedlings». *Ecology*. vol. 77, no 3, p. 841-853.
- Whigham, Dennis F. 2004. «Ecology of Woodland Herbs in Temperate Deciduous Forests». *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. vol. 35, p. 583-621.
- White, P. S., et A. Jentsch. 2001. «The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics». *Progress in botany*. vol. 62, p. 399-450.

- Yamamoto, S. I. 1992. «The gap theory in forest dynamics». *Journal of Plant Research*. vol. 105, no 2, p. 375-383.
- Young, T. P., et S. P. Hubbell. 1991. «Crown Asymmetry, Treefalls, and Repeat Disturbance of Broad-Leaved Forest Gaps». *Ecology*. vol. 72, no 4, p. 1464-1471.
- Zhang, K. 2008. «Identification of gaps in mangrove forests with airborne LIDAR». *Remote Sensing of Environment*. vol. 112, no 5, p. 2309-2325.