

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DYNAMIQUE DES CHABLIS DANS LES PESSIÈRES DE LA CEINTURE  
D'ARGILE

MÉMOIRE PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE DE BIOLOGIE

PAR  
LAURENT KERHARO

NOVEMBRE 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

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

## REMERCIEMENTS

À Dan Kneeshaw, mon directeur, pour son accueil, son appui permanent, ses conseils accessibles, ses suggestions avisées et son engouement communicatif. Ton humanité et ta gentillesse naturelle transcendent tes simples fonctions de direction. À Yves Bergeron, mon co-directeur, qui a toujours répondu présent à mes SOS et trouvé le temps de m'éclairer.

À mes parents, qui, bien que ne les comprenant pas tous, ont toujours respecté mes choix de vie, et encouragé mes études, en me permettant d'atteindre mes objectifs, même si cela devait m'éloigner d'eux et de ma famille. À ma grand-mère et son jardin, qui m'ont enseigné par l'exemple le respect de la terre et des choses qui poussent.

À ma colocation, pour le cadre de vie agréable, mais aussi pour ses encouragements et précieux conseils. À Caroline pour ses relectures et son soutien sans faille, surtout quand le moral baissait.

À tous mes collègues étudiants, de mon laboratoire ou d'un autre, qui ont partagé leur savoir, critiqué constructivement mes démarches ou créé des ponts au dessus d'abîmes statistiques : Maxime, Tyler, Louis-Étienne, Aurélie, Bastien, P.O. et tous les autres, que ma mémoire surchargée et un souci d'économie de papier ne me permettent pas de nommer ici.

À mes compagnons d'aventure, infortunés aides de terrain, lors de sessions parfois éprouvantes : Alexander et Matthieu, aux techniciens de l'UQAM, du CEF, ou de la chaire AFD : Danielle Charron, Daniel Lesieur, Stéphane Daigle, Marc Mazerolle et, enfin à mes superviseurs de Tembec :

iv

Sonia Legare, et Jeff Leach, pour le soutien logistique en temps de crise.

Au Québec et ses habitants, qui m'ont accueilli à bras ouverts, et à son système universitaire de qualité et égalitaire, puisse la sagesse du peuple québécois continuer à le protéger.

Toute ma plus sincère gratitude.

## TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES.....	xiii
RÉSUMÉ.....	xv
INTRODUCTION.....	1
0.1 - Revue de littérature.....	2
0.1.1 - Aire d'étude.....	2
0.1.2 - Phénomènes de chablis à l'échelle du territoire.....	4
0.1.2.1 - Effet de la fréquence.....	5
0.1.2.1 - Effet de la sévérité.....	5
0.1.3 - Effets d'un chablis sur un peuplement.....	6
0.1.3.1 - Effet du chablis sur la structure et la composition des peuplements.....	7
0.1.3.2 - Formes de mortalité : impacts et variabilité d'occurrence.....	8
0.1.4 - Variables influençant la susceptibilité au chablis.....	9
0.1.4.1 - Variables abiotiques.....	10
0.1.4.2 - Variables biotiques.....	11
0.2 - Hypothèses et objectifs.....	13
0.2.1 - Hypothèses.....	13
0.2.1.1 - A l'échelle du territoire.....	13
0.2.1.2 - Effets du chablis sur les peuplements (à l'échelle de la trouée).....	14
0.2.1.3 - A l'échelle de l'arbre.....	15
0.2.2 - Objectifs.....	16

CHAPITRE 1	
ÉTUDE DES FACTEURS INFLUENCANT LA SUSCEPTIBILITÉ DES	
PEUPEMENTS ET L'IMPACT DU CHABLIS SUR LEURS	
DYNAMIQUES.....	
	19
Résumé.....	21
1.1 - Introduction.....	23
1.2 - Matériels et méthodes.....	30
1.2.1 -Acquisition des données.....	30
1.2.1.1 - Fréquence du phénomène de chablis et	
variations de susceptibilité des peuplements à l'échelle	
du territoire.....	30
1.2.1.1.1 - Régime de perturbation par le chablis....	31
1.2.1.1.2 - Facteurs influençant la susceptibilité	
des peuplements au chablis.....	33
1.2.1.2 - Effet global du chablis à l'échelle de la trouée...	34
1.2.1.2.1 - Aire d'étude.....	34
1.2.1.2.2 - Mortalité.....	36
1.2.1.2.3 - Régénération.....	38
1.2.1.3 - Mortalité et survie à l'échelle de l'arbre.....	39
1.2.2 - Analyses statistiques.....	40
1.2.2.1 - Susceptibilité des peuplements à l'échelle du	
territoire (Étude de la base ECOFOR).....	40
1.2.2.2.1 - Régime des perturbations.....	40
1.2.2.2.2 - Facteurs influençant la susceptibilité	
des peuplements au chablis.....	41
1.2.2.2 - Impact des chablis à l'échelle de la trouée.....	42
1.2.2.3 - Analyse des données de mortalité et de survie	
dans les trouées de chablis.....	42
1.2.2.4 - Protocole d'analyse.....	43
1.3 - Résultats.....	45
1.3.1 - A l'échelle du territoire.....	45
1.3.1.1 - Impact des chablis.....	45

1.3.1.2 - Variations de susceptibilité des peuplements....	46
1.3.2 - A l'échelle de la trouée.....	53
1.3.2.1 - Mortalité.....	54
1.3.2.2 - Régénération.....	58
1.3.3 - A l'échelle de l'arbre.....	63
1.3.3.1 - Mortalité.....	65
1.3.3.2 - Types de mortalité.....	69
1.3.3.3 - Types de survie.....	73
1.4 - Discussion.....	75
1.4.1 - A l'échelle du territoire (ECOFOR).....	75
1.4.1.1 - Importance du phénomène dans la dynamique forestière.....	75
1.4.1.2 - Variations de susceptibilité des peuplements....	77
1.4.2 - A l'échelle de la trouée.....	81
1.4.3 - A l'échelle de l'arbre.....	82
CONCLUSION GENERALE.....	85
2.1 - Discussion approfondie.....	85
2.1.1 - Échelle du territoire.....	85
2.1.2 - Échelle de la trouée et de l'arbre.....	87
2.2 - Limites de l'étude.....	89
2.2.1 - Limites des données.....	89
2.2.2 - Études complémentaires potentielles.....	89
2.3 - Application dans l'aménagement.....	91
2.3.1 - Aménagement préventif.....	91
2.3.2 - Aménagement écosystémique.....	91
2.3.3 - Opérations de récupération.....	93

ANNEXES.....	95
Annexe A	
Tableau de correspondance des tables ECOFOR avec les variables de densité et de drainage utilisées dans les analyses.....	95
Annexe B	
Tableau de correspondance des tables ECOFOR avec la variables d'âge utilisée dans les analyses.....	96
Annexe C	
Tableau descriptif des dispositifs.....	98
Annexe D	
Directions et force des vents dominants annuels à 30m d'altitude sur les sites.....	100
Annexe E	
Schéma des dispositifs expérimentaux.....	102
Annexe F	
Test de corrélation de Pearson entre les variables.....	103
Annexe G	
Liste des modèles.....	104
Annexe H	
Impact du chablis à l'échelle de la trouée dans les différents dispositifs.....	107
Annexe I	
Tableau de sélection des modèles à l'échelle du chablis.....	109
Annexe J	
Tableau de sélection des modèles à l'échelle de l'arbre.....	110
Annexe K	
Analyses complémentaires.....	113
BIBLIOGRAPHIE.....	125

## LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Carte des chablis totaux et partiels de la pessière à mousse de l'Ouest selon la base ECOFOR (au Nord-Ouest : Till de Cochrane).....	32
1.2	Localisation des dispositifs d'échantillonnage dans la ceinture d'argile (au Sud) et la région du till de Cochrane (au Nord).....	36
1.3	Susceptibilité au chablis partiel en fonction de la densité, de l'âge et du drainage. L'axe x représente une échelle linéaire de 0 à 1, figurant les différentes classes des variables selon une progression positive de gauche à droite pour la densité, l'âge et le drainage (du moins bien drainé au mieux drainé). Pour l'âge, chaque cran correspond à 22 ans, de 10 à 120.....	50
1.4	État et répartition diamétrale des tiges des peuplements sur les deux types de sol (n=2019).....	64
1.5	Effet du DHP, de la hauteur moyenne du peuplement et du type de sol sur la mortalité de l'épinette noire lors d'un chablis.....	68
1.6	Effet de la densité initiale, de la hauteur moyenne du peuplement (A) et du DHP sur le type de mortalité (Bris=à ; Déraciné=1) de l'épinette noire lors d'un chablis sur chaque type de sol.....	72



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1-1	Composition des peuplements échantillonnés (nombre de tiges : 2018).....	40
1-2	Caractéristiques des chablis de la zone d'étude.....	46
1-3	Effets du drainage, de la densité et de l'âge des peuplements sur leur susceptibilité au chablis total.....	47
1-4	Effets du drainage, de la densité et de l'âge des peuplements sur leur susceptibilité au chablis partiel.....	49
1-5	Superficie de territoire couverte par les différentes classes d'âge, de drainage et de densité en pessière et dans les deux sévérités de chablis (base ECOFOR).....	51-52
1-6	Conditions générales des chablis.....	53
1-7	Table de sélection des modèles analysant le taux de mortalité (extrait).....	54
1-8	Effet de la densité initiale des peuplements sur leur taux de mortalité.....	54
1-9	Table de sélection des modèles analysant la densité de tiges au sol (extrait).....	55
1-10	Effet de la densité initiale des peuplements et de la profondeur de sol organique sur la densité des tiges au sol.....	56
1-11	Table de sélection des modèles analysant le volume de bois au sol (extrait).....	57
1-12	Effets de la hauteur moyenne des peuplements et du type de sol sur le volume de bois au sol.....	57
1-13	Couverture et régénération présentes dans les parterres forestiers (4 dispositifs par type de sol).....	60
1-14	Régénération par type de sol sur 1m <sup>2</sup> pour chaque type de milieu.....	62
1-15	Table de sélection des modèles d'analyse de la mortalité (extrait).....	65

1-16	Effet de la triple interaction du DHP, de la hauteur moyenne du peuplement et du type de sol sur la mortalité de l'épinette noire par le chablis.....	66
1-17	Table de sélection des modèles d'analyse des types de mortalité (extrait).....	70
1-18	Effet du DHP, de la densité, de la hauteur moyenne du peuplement et du type de sol sur le type de mortalité de l'épinette noire.....	71
1-19	Table de sélection des modèles d'analyse des types de survie (extrait).....	74
1-20	Effet de l'interaction du DHP et de la profondeur de sol organique sur le type de survie de l'épinette noire.....	74

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

AIC : *Akaike Information Criterion* : Critère d'information d'Akaike

ANCOVA : ANalyse(s) de COVariance

DHP : Diamètre(s) à Hauteur de Poitrine

cm : centimètre(s)

m : mètre(s)

m<sup>2</sup> : mètre(s) carré

m<sup>3</sup> : mètre(s) cube

km<sup>2</sup> : kilomètre(s) carré

ha: hectare(s)



## RÉSUMÉ

Le chablis est une perturbation couvrant un large gradient de sévérité, et étant donc susceptible d'accélérer la succession forestière, aussi bien que de simplifier la structure des peuplements, en fonction de la sévérité de la perturbation, qui dépend en partie de caractéristiques propres au peuplement et de facteurs édaphiques. La présente étude avait donc plusieurs objectifs. Dans un premier temps, à l'échelle du territoire, il s'agissait de mieux cerner l'importance relative des chablis totaux et partiels dans la dynamique de la pessière à mousse, une région où le chablis n'a été que peu étudié, et de tester l'effet de l'âge et de la densité des peuplements, ainsi que du type de drainage des sols sur leur susceptibilité. Ensuite, il convenait de déterminer quel est l'impact du chablis sur la structure et la composition des peuplements, en testant l'effet du type de sol, de la densité et d'autres variables propres aux peuplements touchés ou aux arbres sur les taux, ainsi que sur les types de mortalité (bris ou déracinement), de survie (couché ou sur pied) et de régénération (semis ou marcottes). Cet article utilise la sélection de modèle afin de faire ressortir les variables principales qui agissent sur la susceptibilité des peuplements au chablis, sur l'impact que ce dernier a sur eux, et sur les arbres qui les composent. Les résultats font ressortir que la susceptibilité aux chablis sévères est fortement conditionnée par la densité initiale du peuplement. En ce qui concerne les chablis de sévérité plus modérée, beaucoup plus présents à l'échelle du territoire, ils semblent conditionnés par le drainage du sol. La mortalité est plus forte dans les peuplements évoluant sur sol minéral et sa cause principale est le déracinement. La mortalité individuelle, le type de mortalité, et le type de survie sont étroitement liés au DHP des tiges. D'autres variables

entrent en jeu (densité, hauteur moyenne, profondeur de sol organique). Si la régénération semble comparable en abondance sur les deux types de sites, l'importance des puits comme microsites d'implantation des semis concerne surtout des essences feuillues pionnières compagnes de l'épinette noire. Par sa mortalité sélective, le chablis semble donc être un moteur d'hétérogénéité à l'échelle du territoire et un facteur de vieillissement des peuplements en conférant aux peuplements une structure ouverte de vieille forêt.

Mots-clefs : paludification, pessière à mousse, dynamique de trouées, perturbation secondaire.

## INTRODUCTION

La forêt boréale est le milieu terrestre le plus étendu au Québec en termes de superficie et représente donc un écosystème d'importance majeure. De plus, la pessière est une forêt qui, bien que multifonctionnelle par ses usages, a une importance économique majeure.

La littérature scientifique est importante en ce qui concerne l'impact des incendies sur la dynamique de la forêt boréale (Johnson, 1996 ; Stocks *et al.*, 2003 ; Bergeron *et al.*, 2004 ; Gauthier *et al.*, 2008 ; Angelstam *et Kuuluvainen*, 2004). Cependant, le feu ne touchent pas régulièrement l'ensemble du paysage (Gauthier *et al.*, 2001). Dans un tel contexte, les perturbations secondaires comme les épidémies d'insectes (MacLean, 1980 ; Bouchard, Kneeshaw *et Bergeron*, 2006) et particulièrement le chablis prennent plus d'importance, surtout lorsque le temps depuis le dernier feu s'allonge (Harper *et al.*, 2005). Une dynamique par trouées s'installe par exemple (Kneeshaw *et Bergeron*, 1998; De Grandpré, Archambault *et Morissette*, 2000; McCarthy, 2001; Pham *et al.*, 2004), permettant une évolution des peuplements vers une structure irrégulière (Groot *et Horton*, 1994; Treter, 1995; Linder, Elfving *et Zackrisson*, 1997).

Cependant, la connaissance sur les chablis reste partielle, car il s'agit d'une perturbation jugée jusqu'à présent d'ordre secondaire, dont les intervalles de retour sont souvent plus longs que ceux des incendies et des épidémies d'insectes. Les phénomènes intenses vont pourtant sans doute devenir plus fréquents avec les changements climatiques qui s'annoncent (Overpeck, Bartlein *et Webb*, 1991, Petterson *et al.*, 2013) et qui risquent de perturber les cycles naturels en place. Le chablis est une perturbation dont la sévérité, c'est-à-dire le taux de mortalité qu'il

entraîne, est variable en fonction de l'intensité du vent à son origine et des conditions des peuplements touchés.

L'effet que le chablis a sur les peuplement est donc conditionné par sa sévérité. Ainsi, si un chablis qui entraîne une forte mortalité est susceptible de réinitialiser un peuplement, une mortalité modérée peut accélérer le vieillissement des peuplements, en leur confiant une structure inéquienne et en initiant la dynamique d'ouverture des peuplements. Le chablis peut aussi avancer la succession forestière en favorisant l'établissement d'espèces de fin de succession.

## **0.1 - Revue de littérature**

### **0.1.1 - Aire d'étude**

La zone d'étude, dans la ceinture d'argile, appartient à l'écozone du bouclier boréal canadien et plus précisément au domaine bioclimatique de la pessière noire à mousse. Les peuplements dominants dans ce domaine sont les pessières noires (Robitaille et Saucier, 1998), des peuplements constitués majoritairement d'épinette noire (*Picea mariana*, (Mill.), BSP).

Un gradient de précipitation s'échelonne de l'Est à l'Ouest du domaine de la pessière à mousse, divisant ce dernier en deux sous-domaines, celui de l'Ouest ayant un climat continental et celui de l'Est un climat plutôt maritime (Bérard et Côté, 1996). Cette différence du régime de précipitation fait que le cycle de feu est généralement plus court dans la pessière à mousses de l'Ouest (Heinselman, 1981; Foster, 1983). Ainsi, la dynamique en pessière est reconnue pour être inféodée au régime des incendies récurrents qui la traversent et qui confèrent à ces

peuplements une structure équiennne (Johnson, 1996; Gauthier et al., 2008). Boucher, De Grandpré et Gauthier (2003) ont évalué que 67 % des pessières pures de la Côte-Nord (Québec) avaient une structure régulière. Ainsi, étant donné la grande fréquence des incendies à grande échelle en forêt boréale, les processus par trouées ont longtemps été peu considérés (McCarthy, 2001). Cependant, d'après la distribution théorique des classes d'âge de Van Wagner (1978) et pour un intervalle de retour du feu de 100 ans, la probabilité de survie d'un peuplement au-delà de cette limite est de 36,8 %. Il en résulte que certains secteurs brûlent plus d'une fois pendant la période de 100 ans alors qu'une proportion tout de même importante survit au-delà de l'étendue du cycle (Heinselman, 1981; Gauthier et al., 2001). Le temps passant, des perturbations secondaires peuvent ainsi apparaître et mener ces peuplements vers une distribution intermédiaire (à 2 classes d'âge) ou même inéquiennne (De Grandpré, Archambault et Morissette, 2000; Harper, 2005).

Un autre phénomène caractéristique des pessières à mousses de la ceinture d'argile est le processus de paludification. Avec l'âge, les forêts épargnées par les incendies connaissent ce phénomène qui résulte d'un amoncellement de matière organique sur les sol n'ayant pas un bon drainage. Il en résulte une baisse de la densité forestière et de la productivité des peuplements (Simard et al., 2007; Simard et al., 2009), ainsi qu'une fragilisation de leur enracinement. Le système racinaire de l'épinette noire est de type traçant, c'est-à-dire que la profondeur de son enracinement est superficiel et n'excède pas 20 cm, indépendamment de la profondeur du sol (Elie et Ruel, 2005). Ainsi, si dans les jeunes peuplements, l'enracinement se fait dans l'assise minérale du sol, en vieillissant l'accumulation de matière organique au sol conduit l'arbre à développer des racines adventives sur la tige, tandis que les racines les

plus profondes meurent d'asphyxie (Simard *et al.*, 2007). L'arbre est ainsi enraciné dans la couche organique, ce qui le rend plus susceptible aux renversements.

### **0.1.2 - Effets du phénomènes de chablis à l'échelle du territoire**

Le chablis est une perturbation causée par des vents violents et extrêmes causés par les tempêtes de vent, les orages, les ouragans et les tornades (Canham et Loucks, 1984). Ces événements peuvent différer dans leur intensité, c'est-à-dire dans les forces des vents impliqués. Ainsi, le chablis peut se définir comme étant un arbre ou groupe d'arbres renversé ou cassé par le vent.

L'impact des chablis à l'échelle du territoire a été peu étudié en pessière à mousse sur le continent américain. Ailleurs, cependant, des estimations quantitatives ont été réalisées. En Europe, par exemple, suite aux tempêtes Lothar et Martin de décembre 1999, d'importants dégâts ont été observés. En France, les pertes sont évaluées à 140 Millions de m<sup>3</sup>, c'est-à-dire plus de trois fois la récolte annuelle (IFN, 2003). La région de Lorraine a vu 16 % de son volume de bois sur pied cassé ou renversé, et l'Aquitaine 10 %. En Suède, au XX<sup>ème</sup> siècle, 77 tempêtes ont causé un total de 110,7 Millions de m<sup>3</sup>, de dommage. Sur celles-ci, 5 tempêtes ayant frappées en 1954 et 1969 ont causées 49 % des dommages recensés (Nilsson *et al.*, 2004). Cela met le doigt sur la grande variabilité de l'impact des chablis en fonction des tempêtes. Plus près d'ici, en Colombie Britannique, le Ministère des Forêts a estimé les dommages résultants de chablis à 4 % de la possibilité forestière (Mitchell, 1995).

Il y a deux facteurs qui agissent sur la dynamique successionnelle après un chablis : la période de rotation et la sévérité (Frelich et Reich,

1998).

#### 0.1.2.1 - Effet de la fréquence

La période de rotation affecte la distribution spatiale et l'abondance des espèces présentes. Ainsi, un intervalle de retour long permet à la végétation d'atteindre un stade de succession plus avancé que pour une courte période de rotation (Pickett et White, 1985), en fonction de la longévité des espèces en place. Généralement, les chablis sont considérés comme des perturbations secondaires au Québec, et ne sont pas réputés pour avoir beaucoup d'impact sur la dynamique forestière en pessière, en comparaison des incendies. Ainsi, il est estimé que seul 0,024 % du domaine bioclimatique de la pessière à mousses de l'Ouest est concerné annuellement par le phénomène, et que l'intervalle de retour est de 4160 ans en moyenne (Vaillancourt, 2008).

#### 0.1.2.2 - Effet de la sévérité

Il est aussi important de tenir compte de la sévérité de la perturbation, qui mesure le degré de modification de la végétation après un chablis. Il existe des chablis de sévérités variables en fonction du taux de mortalité qu'ils engendrent sur les peuplements (Frelich, 2002).

Un chablis total, de forte sévérité, peut ainsi causer une mortalité presque totale, y compris parmi la régénération pré-établie, et donc provoquer un retour à un stade de succession inférieur et à une structure équiennne sur la zone touchée (Pickett et White, 1985).

Un chablis partiel, de sévérité modérée, peut créer une dynamique

par trouées du peuplement (McCarthy, 2001). Il semble ainsi favoriser le développement de distributions irrégulières (Linder, Elfving et Zackrisson, 1997) dans des pessières originellement de structure équiennne. Ce phénomène s'observe fréquemment dans les pessières noires de la forêt boréale québécoise, tout particulièrement dans l'Est de la province (Boucher, De Grandpré et Gauthier, 2003 ; Pham *et al.*, 2004). Ainsi, un chablis faible à modéré peut avoir comme effet d'accélérer la succession de la forêt, en permettant la croissance de la végétation de sous étage qui est libérée du couvert forestier (Ulanova, 2000 ; Rich, Frelich et Reich, 2007).

A l'échelle du territoire, la juxtaposition de zones impactées de sévérités différentes favorise l'établissement d'une communauté végétale en mosaïque où les différentes parcelles sont à des stades de développement différents (Pickett et White, 1985).

### **0.1.3 - Effets d'un chablis sur un peuplement**

Bien que moins documenté que le régime des incendies, le phénomène de chablis est toutefois reconnu comme étant une composante importante de la dynamique en forêt boréale et ayant des conséquences variées sur la structure et la composition du peuplement en provoquant des trouées de dimensions variables dans le peuplement (Everham et Brokaw, 1996). Les dommages les plus sévères sont situés dans les trouées les plus étendues.

### 0.1.3.1 - Effets du chablis sur la structure et la composition des peuplements

#### - Effet sur la structure

A l'échelle de la communauté, lorsqu'une zone est affectée par un chablis, cela a pour effet de créer des ouvertures dans le couvert forestier, donc d'augmenter la luminosité au sol et de favoriser l'émergence d'une seconde cohorte (Richards et Williamson, 1975). De plus, en touchant certaines classes de hauteur plus que d'autres, un chablis de sévérité modérée initie une dynamique par trouée (Ulanova, 2000 : McCarthy, 2001), prémisses à l'établissement d'une structure inéquienne. Généralement, cela s'accompagne d'une baisse du DHP moyen, les arbres les plus gros étant plus souvent touchés (Rich, Frelich et Reich, 2007).

#### - Effet sur la composition

En ce qui concerne les effets du chablis sur la composition forestière, deux critères peuvent influencer un changement : la différence de susceptibilité des espèces du peuplement et la réponse de régénération aux conditions spécifiques créées par le chablis.

Ainsi, toutes les espèces arborées n'ont pas la même susceptibilité aux chablis. Suite à la tempête du 7 novembre 1994, qui a frappé les régions de la Gaspésie et de Charlevoix, une étude a montré que l'épinette noire était plus résistante au chablis que le sapin. À noter que la sensibilité de ce dernier augmente avec l'âge (Ruel et Benoit, 1999), qui s'accompagne d'une plus grande exposition au vent due à la hauteur, et d'un risque de carie plus élevé.

En plus des susceptibilités de mortalité différentes des différentes espèces, la composition forestière pourrait également être influencée pas

la présence d'une strate de régénération pré-établie (Papaik et Canham, 2006 ; Rich, Frelich et Reich, 2007 ; Lorimer, 1977) et donc dépendre en partie de l'âge du peuplement et de sa position dans la dynamique successionnelle. Les différentes espèces ont également des préférences de régénération différentes (Ruel et Pineau, 2002).

#### 0.1.3.2 - Formes de mortalité : impacts et variabilité d'occurrence

L'impact du chablis sur les peuplements a deux principaux comportements reconnus, c'est-à-dire que la mortalité des arbres est provoquée soit par bris de la tige ou par déracinement (Peterson et Pickett, 1991 ; Putz, 1983; Everham et Brokaw, 1996). Les effets de ces différents types de mortalité sont très différents. L'occurrence de l'une ou l'autre de ces mortalités semble de plus être liée à certains facteurs.

##### - Le bris

Si l'importance écologique du bois mort au sol n'est plus à prouver, les arbres brisés ont un intérêt particulier pour bon nombre d'espèces. En effet, les chandelles représentent une micro-niche écologique capitale pour bon nombre de lichens et insectes qui colonisent préférentiellement certaines strates verticales. Ces chandelles ont également une importance particulière pour certains oiseaux et mammifères (Stokland Siitonen et Jonsson, 2012).

Le bris de tige semble être dominant dans les forêts âgées (McCarthy, 2001). Malgré une variabilité importante des proportions observées d'un écosystème à l'autre, ceci semble vrai pour les forêts boréales et sub-alpines. Cette proportion élevée des bris pourrait être due à la vulnérabilités des vieux peuplements (McCarthy, 2001) à la carie.

Cette dernière augmente en effet avec le diamètre des arbres (Lavallée, 1987) et l'âge (Whitney, 1989).

- Le déracinement

Le déracinement des arbres déplace les roches (Lutz, 1960), et soulève la terre, produisant des paires de puits et de monticules (Ulanova, 2000; Schaetzl *et al.*, 1988), dont les dimensions sont principalement corrélées avec le DHP et le système racinaire de l'individu déraciné (Putz, 1983). Les paires puits-monticules influencent la régénération des espèces, particulièrement au niveau de l'installation et de la survie. Après une étude dans trois différents types de forêt russe, Ulanova (2000), estime que ces formations peuvent couvrir de 7 à 15 % de la surface du sol, dans des forêts d'épinette noire en Russie. Il trouve plus de la moitié des semis et des gaules sur des monticules, les autres se retrouvant principalement sur des débris ligneux et, dans une moindre proportion, dans des puits. Kuuluvainen et Kalmari (2003) ont trouvé en Finlande 63 % de *Picea abies*, l'espèce dominante en régénération, sur les 28 % de la surface de sol formés de microsites puits-monticules et de débris ligneux. Dans des peuplements dominés par le sapin, Ruel et Pineau (2002) ont constaté que l'épinette blanche s'installait et se développait principalement sur les buttes et surfaces de sol perturbé.

#### **0.1.4 - Variables influençant la susceptibilité au chablis**

De façon générale, quatre sources de facteurs influençant la susceptibilité des peuplements au chablis peuvent être distinguées : le site, le sol, le peuplement (incluant son histoire de croissance) et la sylviculture pratiquée (Ruel, 1995). Il est possible de diviser ces facteurs

entre ceux dépendant du milieu physique et ceux liés au peuplement. Ainsi, il est notoire que la susceptibilité d'une zone aux chablis varie en fonction des conditions stationnelles abiotiques (intensité du vent, topographie, caractéristiques du sol, historique des perturbations, ... ) et du type de peuplement en place (Schaetzl *et al.*, 1988; Everham et Brokaw, 1996, Ruel, 2000).

#### 0.1.4.1 - Variables abiotiques

Le premier facteur influençant la susceptibilité d'un peuplement au chablis est le climat, particulièrement la vitesse moyenne du vent, les rafales, les turbulences et la direction des vents (Ruel, 1995). La vitesse du vent peut beaucoup varier lors d'une tempête. Ainsi, même si certains arbres peuvent être bien adaptés à une vitesse de vent moyenne, les principaux dommages sont causés par des rafales beaucoup plus fortes (Gardiner *et al.*, 1997).

Ainsi, indirectement, la topographie a un effet important, car elle peut localement faire augmenter ou diminuer la vitesse moyenne. Les sommets subissent des vitesses généralement plus élevées alors que les vallées ont souvent des conditions plus calmes (Ruel, Pin et Cooper, 1998), même si parfois, par effet d'entonnoir, ces dernières augmentent la vitesse du vent.

Le type de sol, en influençant la capacité d'enracinement des arbres, fait varier la résistance au déracinement. Le drainage, l'épaisseur, la pierrosité et la texture du sol ont une influence sur cette résistance (Coutts, 1986).

#### 0.1.4.2 - Variables biotiques

##### Facteurs de susceptibilité des peuplements

En règle générale, les études montrent que la susceptibilité au chablis d'une forêt augmente avec la hauteur (Cremer *et al.*, 1982) et la densité du peuplement (Gardiner *et al.*, 1997). Le ratio entre ces valeurs,  $H/d$ , (Gardiner *et al.*, 1997) a également une grande importance, de même que le rapport entre la hauteur et le diamètre à hauteur de poitrine,  $H/DHP$ . Plus ce rapport augmente, plus le risque de chablis (Mason, 2002), et plus particulièrement de bris (Cremer *et al.*, 1982), augmente. L'âge d'un peuplement a également un impact. Ainsi, de manière générale, on constate que la susceptibilité d'un peuplement au chablis augmente avec l'âge (Whitney, 1989). Selon certains, ce phénomène serait dû à l'augmentation de la hauteur de la canopée, qui rend le peuplement plus exposé aux vents (Foster, 1988). De plus, l'âge d'un peuplement a un effet certain sur son état sanitaire et augmente le risque de carie du bois. Or, cette dernière, qu'elle soit située au tronc, à la souche ou dans les racines, réduit significativement la résistance de l'arbre au chablis, et plus particulièrement au bris (Whitney, 1989). Cependant, d'autres études ont démontré une plus grande susceptibilité des peuplements plus jeunes. Ceci serait dû au renforcement progressif des peuplements plus âgés face aux vents (Smith, 1946).

##### Facteurs de susceptibilité à l'échelle des arbres

À l'échelle de l'individu, plusieurs caractères peuvent influencer la

susceptibilité d'un arbre à mourir lors d'un épisode de vent violent. Les différentes espèces n'ont pas toute la même chance de mourir. Ainsi, la forme du houppier d'un arbre fait varier la susceptibilité. La surface de cime, en augmentant, fait croître la force appliquée à l'arbre par le vent (Raupach, 1992). Cependant, des particularités propres à chaque espèce (perméabilité du houppier, capacité de déformation de la cime des arbres sous l'effet du vent, ...), peuvent réduire l'impact global du houppier sur la vulnérabilité au chablis (Gardiner, Peltola et Kellomaki, 2000). La profondeur, la forme et l'architecture racinaire sont également très variables selon l'espèce et le type de sol (Stokes, 1996). De plus, ces caractéristiques s'adaptent également aux conditions particulières d'exposition d'un site au vent, afin d'augmenter au besoin la résistance au déracinements (Coutts, Nielsen et Nicoll, 1999).

En termes de type de mortalité, certaines espèces d'arbres sont plus résistantes au bris que d'autres. Cela est lié en partie à la densité de leur bois. En règle générale, les essences à croissance lente ont un bois plus dur que les espèces pionnières, ce qui augmente leur résistance au bris (Webb, 1989).

Enfin, pour la plupart des espèces, l'arbre semble avoir plus de chance de succomber en grossissant (augmentation du DHP). Ceci est particulièrement vrai pour l'épinette noire (Rich, Frelich et Reich, 2007).

## **0.2 - Hypothèses et objectifs**

### **0.2.1 - Hypothèses**

#### **0.2.1.1 - À l'échelle du territoire**

Les chablis catastrophiques sont rares à l'échelle du territoire par comparaison aux incendies. On a vu cependant qu'il existe de fortes variabilités locales dans l'intervalle de retour du cycle de feux. Ces particularités confèrent localement plus d'importance aux perturbations secondaires, dont le chablis, que ce qui est classiquement reconnu en pessière. Ainsi les chablis partiels sont importants dans la dynamique forestière.

- Hypothèse 1 : Les chablis de sévérité modérée sont plus fréquents que les chablis totaux, et la superficie touchée annuellement par ces derniers est plus importante.

Les peuplements denses sont reconnus pour résister aux événements de vents modérément intenses par « effet bloc », le vent ne pénétrant pas le couvert et étant grandement dispersé au dessus de la canopée. Cependant, dès qu'une ouverture du couvert, ces peuplements deviennent extrêmement susceptibles et la résistance individuelle des arbres est faible.

- Hypothèse 2 : Les risques de chablis totaux sont plus élevés pour les peuplements denses

À l'inverse, les peuplements âgés, plus ouverts, ne bénéficient pas de cet

« effet bloc » et sont donc potentiellement plus susceptibles de souffrir d'événements de vent d'intensité modérée, qui sont plus fréquents.

- Hypothèse 3 : Les risques de chablis partiels sont plus élevés pour les peuplements âgés

#### 0.2.1.2 - Effets du chablis sur les peuplements (à l'échelle de la trouée)

Dans le contexte de la ceinture d'argile, les peuplements situés dans les zones paludifiées seront plus ouverts (densité plus faible) et souvent inéquiens. Les plus petits individus auront plus de chance de survivre et le taux de survie y sera donc plus fort.

- Hypothèse 4 : Les peuplements enracinés sur sol organique auront un taux de mortalité plus faible.

La composition initiale des peuplements étant très majoritairement composée d'épinette noire, nous nous attendons avec l'ouverture du couvert à une régénération principalement composée de cette espèce. Le chablis aurait donc un impact négligeable sur la composition de ces peuplements.

- Hypothèse 5 : La régénération est cyclique dans l'ensemble suite au chablis.

Cependant, on a vu que les puits et monticules pouvaient recouvrir une part considérable du parterre forestier et représenter des microsites de régénération privilégiés pour l'établissement des semis de certaines espèces. On peut penser que ce rôle devrait varier en fonction de la profondeur de sol organique. En effet, les monticules peuvent représenter un bon support pour les semis sur sol très organique, à drainage déficient,

pour les protéger des inondations. Sur sol à couche organique plus mince, les puits exposent le sol minéral ce qui facilite l'établissement des semis. L'importance et le rôle des microsites pour la régénération diffèrent donc selon le type de sol.

- Hypothèse 6 : Les monticules seront des microsites de régénération privilégiés sur les sols organiques, tandis que les puits favoriseront l'implantation des semis sur les sols minéraux.

#### 0.2.1.3 - À l'échelle de l'arbre

On a vu que les plus gros arbres, les dominants du peuplement, étaient plus exposés au vent et donc plus susceptible de mourir lors d'un chablis.

- Hypothèse 7 : Les plus gros arbres auront plus de chances de succomber. Les survivants seront donc principalement des petits individus.

Ces gros individus étant les plus lourds, et l'enracinement de l'épinette noire étant relativement superficiel, on s'attend à ce que ces derniers succombent par déracinement plutôt que par bris.

- Hypothèse 8 : Les plus gros arbres auront plus de chances de déraciner plutôt que briser.

### **0.2.2 - Objectifs**

Suite à cette revue de littérature, et aux vues des hypothèses, le mémoire a donc pour but de présenter dans un premier temps une étude sur le phénomène de chablis abordant les problématiques soulevées (« Étude des facteurs influençant la susceptibilité des peuplements et l'impact du chablis sur leurs dynamiques »). Cette étude a donc deux objectifs principaux :

À l'échelle du territoire, dans un premier temps, il convient d'estimer l'importance des chablis totaux et partiels dans la dynamique des peuplements de la ceinture d'argile du sous-domaine bioclimatique de la pessière à mousse de l'Ouest. Si la fréquence d'apparition des chablis sur la zone est haute, et donc que l'intervalle de retour du phénomène est court, cela voudra dire qu'une grande partie de la forêt, ou de certains types de peuplements, est touchée, et donc que le phénomène des chablis est important à une grande échelle pour la dynamique globale, et pas seulement locale. Une superficie annuelle moindre signifiera au contraire que les chablis ont un rôle négligeable sur la dynamique globale forestière et n'ont d'effet qu'à une échelle locale, ou qu'ils ne provoquent que l'apparition de caractéristiques structurales ou de composition spécifiques et isolées dans le paysage. Il sera également possible d'étudier si l'importance du chablis dans la dynamique forestière varie en fonction des conditions de densité des peuplements, de leur stade de développement, et du drainage du sol. Nous pourrons donc vérifier si l'importance l'importance du chablis est plus forte sur certains types de sols ou dans certains peuplements.

À l'échelle du chablis ensuite, il apparaît nécessaire d'évaluer

l'impact de ce phénomène sur la structure et la composition de ce dernier. Pour ce faire, des études sur le terrain nous permettront d'effectuer un recensement de la mortalité, brisure ou déracinement, liée à des chablis totaux ou partiels, dans des peuplements évoluant sur des types de sols et de drainage différents. L'étude des caractéristiques du peuplement (densité, classe d'âge, ...) ou des arbres touchés (espèce, hauteur, DHP, ...) nous permettra d'évaluer la susceptibilité au chablis selon ces paramètres. Une étude sur différentes intensités de chablis et sur différents types de sols nous permettra d'étudier l'effet du chablis sur le sol, c'est à dire le bouleversement des horizons du sol et la création de micro-sites de régénération. Ainsi, nous pourrons dégager les préférences stationnaires (puits et monticules) de la régénération des différentes espèces en présence, en fonction des différents types de dépôt (organique ou minéral).

Enfin, la conclusion générale s'efforcera de revenir sur les hypothèses initiales, tout en ajoutant quelques éléments de réflexion supplémentaires, et conduira à envisager des implications dans les stratégies d'aménagement.



CHAPITRE 1  
ÉTUDE DES FACTEURS INFLUENCANT LA SUSCEPTIBILITÉ DES  
PEUPELEMENTS ET L'IMPACT DU CHABLIS SUR LEURS DYNAMIQUES.

Kerharo Laurent

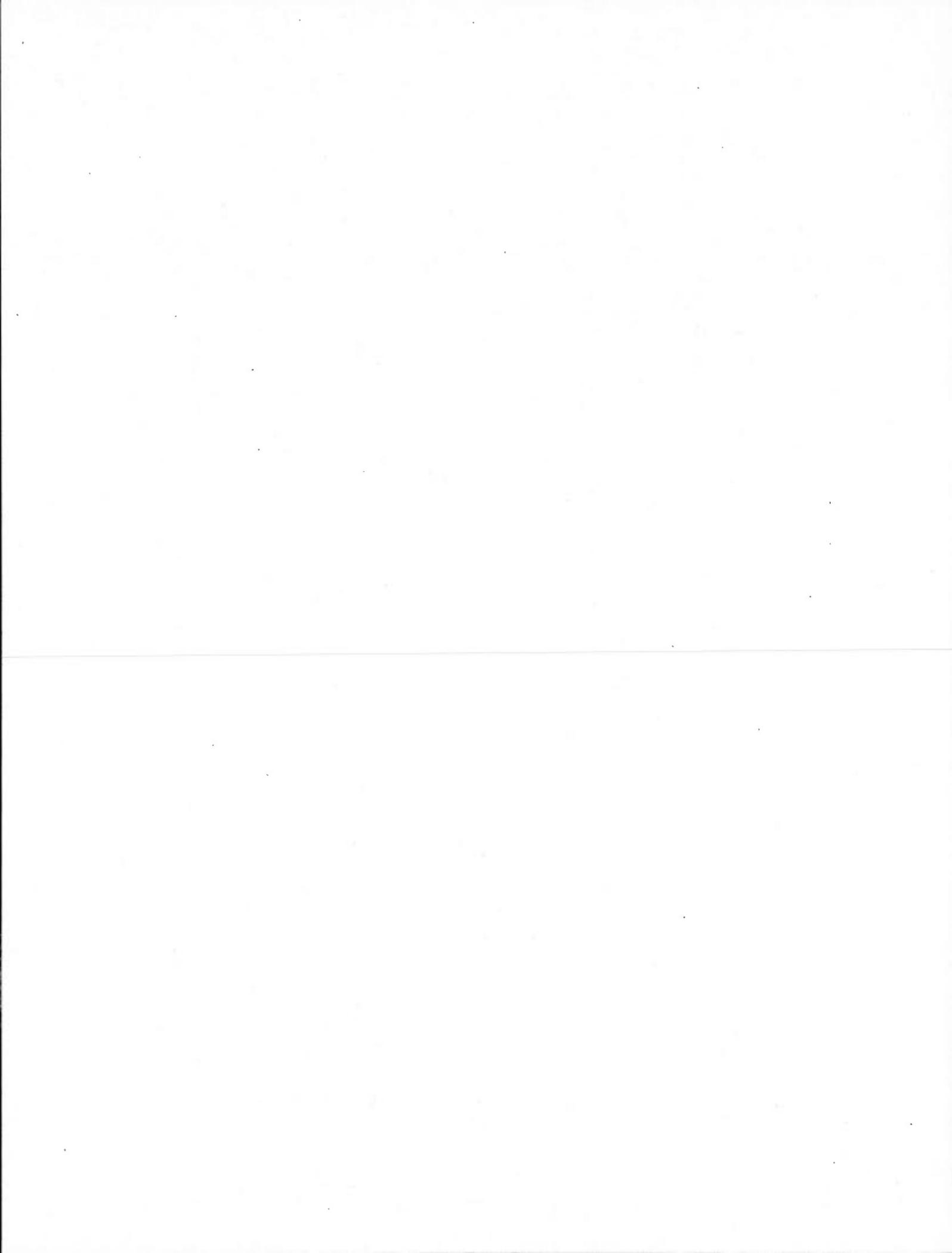
- Centre d'Étude de la Forêt et Département des Sciences Biologiques,  
Université du Québec à Montréal,  
C.P. 8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3P8.

Kneeshaw Daniel

- Centre d'Étude de la Forêt et Département des Sciences Biologiques,  
Université du Québec à Montréal,  
C.P. 8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3P8.

Bergeron Yves

- Centre d'Étude de la Forêt et Département des Sciences Biologiques,  
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue,  
445 boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, Québec, Canada J9X 5E4.  
- Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en Aménagement Forestier  
Durable



## RÉSUMÉ

Le chablis est une perturbation couvrant un large gradient de sévérité, et étant donc susceptible d'avancer la succession forestière, aussi bien que de simplifier la structure des peuplements. Cette sévérité dépend en partie de caractéristiques propres au peuplement et de facteurs édaphiques. La présente étude avait donc plusieurs objectifs. Dans un premier temps, il s'agissait de mieux cerner l'importance relative des chablis totaux et partiels à l'échelle du territoire de la pessière à mousse de l'Ouest, et d'étudier les facteurs faisant varier la susceptibilité des peuplements. Par la suite, il convenait de déterminer le réel impact du chablis sur la structure et la composition des peuplements en étudiant les variations de mortalité, de types de mortalité (bris ou déracinement), de survie (couché ou sur pied) ou de régénération. Pour cela, les effets de la profondeur de sol organique, de la densité des peuplements, et d'autres variables propres aux peuplements touchés ou aux arbres qui les composent ont été évalués. Cet article utilise donc la sélection de modèle par l'étude des variations d'AIC afin de faire ressortir les variables principales qui agissent sur la susceptibilité des peuplements au chablis, sur l'impact que ce dernier a sur eux, et sur les arbres qui les composent. Les résultats font ressortir que le chablis sévère est très rare à l'échelle du territoire. Ce dernier touche principalement les peuplements les plus denses. En ce qui concerne les chablis de sévérité plus faible, ils sont beaucoup plus présents dans le territoire et leur susceptibilité augmente avec l'âge et les drainages hydriques. Le type de sol agit également sur la densité de tiges et le volume de bois au sol. La mortalité individuelle augmente chez les arbres dominants, surtout sur sol minéral. La chance de déraciner augmente légèrement également avec la taille, mais le type

de sol, la densité et la hauteur moyenne du peuplement ont également un effet. Les plus gros arbres ont plus de chances de survivre sur pied dans les peuplements situés sur sol organique. Le chablis n'a que peu d'effets sur le type ou l'abondance de la régénération mais peut contribuer au maintien en faible nombre d'espèces pionnières dans les pessières. Par sa mortalité sélective, le chablis semble donc être un moteur d'hétérogénéité à l'échelle du territoire et un facteur de vieillissement des peuplements.

*Mots-clefs : pessière noire, paludification, tempête, perturbation secondaire, dynamique forestière, structure*

## 1.1 - INTRODUCTION

La dynamique de la forêt boréale est réputée pour être fortement liée avec le cycle des incendies (Gauthier *et al.*, 2008; Bergeron *et al.*, 2004) qui en est la perturbation principale. Cependant, le feu ne touche pas uniformément et régulièrement l'ensemble du territoire. Plus le temps depuis le dernier feu s'allonge, plus l'importance des perturbations secondaires dans la dynamique forestière se fait forte (Kneeshaw 2001, Kneeshaw *et al.*, 2011). Ces dernières, souvent moins connues que le phénomène des incendies, ont pourtant l'intérêt d'être des moteurs pour le vieillissement des forêts, contrairement aux feux intenses, qui rajeunissent les peuplements (Bergeron *et al.*, 2004).

En effet, il est important de tenir compte de la sévérité, qui mesure le degré de modification de la végétation après perturbation. Le chablis, quant à lui, peut avoir différents effets selon sa sévérité. Ainsi, le chablis total, de forte sévérité, en tuant une forte proportion des arbres sur de vastes étendues, rajeunit le peuplement vers un stade de succession inférieur ou le réinitialise localement (Pickett et White, 1985). Un chablis faible à modéré, lui, peut avoir comme effet d'accélérer la succession de la forêt, en permettant la croissance de la végétation de sous étage qui est libérée du couvert forestier (Rich, Frelich et Reich, 2007) et ainsi favoriser l'émergence de structures inéquiennes propres aux vieux peuplements (McCarthy, 2001). A l'échelle des territoires, les trouées provoquées par un chablis plus sévère favorisent l'établissement de nouveaux individus (Webb et Scanga, 2001) et créent ainsi, en initiant la succession secondaire (Ulanova, 2000), une communauté végétale en mosaïque où les différentes parcelles sont à des stades de développement

différents (Pickett et White, 1985).

Cependant, la plupart des études réalisées ont été faites sur des événements très sévères, voire catastrophiques (Foster, 1988; Foster Knight et Franklin 1998), et l'intervalle de retour très long du chablis total sur le territoire étudié (4160 ans) (Vaillancourt, 2008), comparé à celui des incendies (400 ans) (Bergeron *et al.*, 2004), fait que ce dernier est souvent considéré en pessière comme une perturbation secondaire mineure. On pourrait alors raisonnablement douter que le phénomène aie une influence marquée sur la dynamique forestière de cette région. Pourtant d'autres études démontrent que les événements de vent violent deviendront plus fréquents dans un contexte de changements climatiques (Overpeck, Bartlein et Webb, 1991). De plus, les méthodes d'échantillonnage et la gestion des bases de données servant à cette estimation d'un intervalle très long tendent à artificiellement minimiser l'impact du phénomène à cause des méthodes utilisées (carence de détection, mauvaise consignation de l'historique des peuplements). Enfin, ces estimations ne concernent que les chablis de forte sévérité, et font l'impasse sur les perturbations plus modérées.

La sévérité d'un chablis peut dépendre en partie des conditions biotiques du peuplement. Ainsi, l'âge d'un peuplement a un impact sur la susceptibilité de ce dernier au chablis. De manière générale, on constate que celle-ci augmente avec l'âge (Whitney, 1989). Rich, Frelich et Reich (2007), eux, trouvent une mortalité plus forte dans les peuplements matures (90 ans) que dans les plus âgés (126 ans à 200 ans), en forêt boréale septentrionale. Par contre d'autres études (Bouchard, Pothier et Ruel, 2009) trouvent une susceptibilité beaucoup plus faible dans les

peuplements plus jeunes (moins de 75 ans).

Le type de drainage du sol sur lequel le peuplement évolue est reconnu pour avoir un impact sur la susceptibilité de ce dernier au chablis. Ainsi, de nombreuses études laissent penser qu'un drainage déficient augmente la susceptibilité de ces derniers. Basnet *et al.* (1992) ont démontré que bien que les vallées aient des sols plus profonds, ces derniers sont plus saturés d'eau et limitent donc le développement racinaire, ce qui explique la vulnérabilité aux vents, et surtout au déracinement. Ainsi, Weaver (1989) recense plus de chablis dans les vallées aux sols saturés. Il faut relativiser ces résultats par l'effet d'engouffrement du vent dans les vallées, qui augmente sa vitesse (Ruel, 1995). Cependant, de plus gros dommages ont également été dénombrés dans les plaines inondées lors d'ouragans tropicaux (Lugo *et al.*, 1983 ; Reilly, 1991 ; Wunderle, Lodge et Waide, 1992).

Au contraire, d'autres travaux plus anciens trouvaient moins de dommages sur les zones de tourbières (Stoekeler et Arbogast, 1955). L'hypothèse alors avancée était que ce type de milieu permettrait à l'arbre de se pencher avec le vent, puis de se redresser sans briser, de par la plus grande élasticité du sol.

À l'échelle plus fine du peuplement, la profondeur de la couche de sol organique peut avoir de l'importance. Ainsi, différents auteurs (O'Conneide, 1975 ; Furley et Newey, 1979 ; Basnet, 1990) estiment que la relation entre le sol et les dégâts liés au chablis sont principalement indirects, de nature biotique, et qu'ils sont liés à l'ancrage et au développement racinaire. En Angleterre, d'autres études plus récentes (Nicoll *et al.*, 2004) trouvent ainsi un ancrage de l'épinette de Sitka au sol meilleur sur la tourbe que sur les sols plus minéraux. De plus, l'épinette

noire ne semble pas influencée dans sa résistance mécanique par les changements dans les conditions de sol (Elie et Ruel, 2005).

D'autres variables, biotiques celles-là, pouvant agir sur la vulnérabilité d'un peuplement au chablis sont la densité du peuplement et la hauteur moyenne des arbres. En ce qui concerne l'effet de la densité du peuplement également, une absence de consensus existe. Ainsi, de vieilles études estiment qu'une densité élevée représente une augmentation de la compétition au niveau racinaire et nuit donc à l'ancrage au sol des arbres (Curtis, 1943). Les densités faibles, en laissant le vent pénétrer sous le couvert, entraîneraient chez l'arbre un renforcement de l'assise du tronc, un meilleur enracinement, et créerait donc les conditions propices à un peuplement composé d'arbres plus forts individuellement (Bromley, 1939 ; King, 1945 ; Wiley, 1965). D'autres auteurs trouvent des relations inverses entre la densité d'un peuplement et la susceptibilité de ce dernier au chablis, et estiment qu'une densité forte en futaie régulière réduit la prise au vent individuelle des houppiers et augmente donc la stabilité du peuplement par « effet bloc » en dissipant une partie de l'énergie du vent au dessus de la canopée (Foster, 1988 ; Touliatos et Roth, 1971). De plus, les arbres s'appuyant les uns sur les autres, cela limiterait leur balancement. Il semblerait également que l'entrecroisement racinaire des arbres, plus important dans les peuplements denses, renforcerait la résistance globale du peuplement (Smith, Watts et James, 1987). *A contrario*, une faible densité hausserait la prise au vent individuelle des arbres, et offrirait moins de résistance à la pénétration du vent sous le couvert, fragilisant le peuplement et augmentent sa susceptibilité au chablis (Gardiner *et al.*, 1997; Liegel, 1984; Lohmander et Helles, 1987)

En règle générale, la hauteur moyenne des peuplements est aussi

reconnue pour augmenter la susceptibilité de ces derniers à être touchés plus sévèrement (Cremer *et al.*, 1982). Ainsi, Valinger et Fridman (2000) ont trouvé en Suède un lien direct entre l'accroissement de la surface terrière et la hauteur moyenne des peuplements et leur susceptibilité au chablis.

Notons qu'il est reconnu que le ratio entre la hauteur moyenne du peuplement et sa densité ( $H/d$ ), a également une grande importance (Gardiner *et al.*, 1997).

À l'échelle de l'arbre, la susceptibilité pour l'arbre de mourir par chablis semble beaucoup augmenter avec le DHP, et cette relation est particulièrement forte pour l'épinette noire (Rich, Frelich et Reich, 2007). Cependant la variable du DHP est souvent à considérer par rapport à la hauteur moyenne, pour définir la place, la dominance, de l'arbre dans le couvert forestier.

Tous ces facteurs agissent sur la mortalité ou la survie des individus, mais également sur les formes que cette mortalité ou cette survie peuvent prendre. Lors d'un chablis, la mortalité des arbres est provoquée soit par bris de la tige ou par déracinement (Peterson et Pickett, 1991), dans des proportions variables.

Le bris de tige semble être dominant dans les forêts âgées (McCarthy, 2001). Malgré une variabilité importante des proportions observées d'un écosystème à l'autre, ceci semble vrai pour les forêts boréales et sub-alpines. Cette proportion élevée des bris pourrait être due à la vulnérabilités des vieux peuplements à la carie (McCarthy, 2001). Cette dernière augmente en effet avec le diamètre des arbres (Lavallée, 1987) et l'âge (Whitney, 1989). En augmentant, le rapport  $H/d$  semble aussi favoriser le bris (Cremer *et al.*, 1982).

Bris et déracinement ont des effets très différents sur le peuplement. Ainsi, les chicots produits par les bris présentent un intérêt particulier pour la biodiversité en créant des niches écologiques spécifiques (Stokland, Siitonen et Jonsson, 2012). De même, si l'ouverture du couvert forestier par le chablis et la mise en lumière du sol favorise globalement la régénération (Richards et Williamson, 1975), les déracinements, eux, en bouleversant le sol, créent également des conditions particulières localement, qui favorisent l'émergence de puits et de monticules, considérés comme des microsites de régénération privilégiés pour certaines espèces (Schaetzl *et al.*, 1988; Ulanova, 2000; Ruel et Pinneau, 2002).

Au vue des connaissances, cette étude a donc deux objectifs principaux :

#### 1- L'étude de la dynamique de chablis à l'échelle du territoire.

On a vu que la plupart des études de fréquence précédentes ont été effectuées sur des chablis de sévérité forte. Dans un premier temps, il sera donc utile de déterminer l'intervalle de retour des chablis de sévérité forte, ainsi que ceux de sévérité modérée, pour permettre la comparaison des fréquences des deux événements et juger de leur importance dans la dynamique forestière. Par la suite, nous présenterons l'influence relative de certaines conditions biotiques (densité, âge) ou édaphiques (drainage) sur la susceptibilité des peuplements aux chablis sévères et modérés à l'échelle du territoire.

#### 2- L'étude de l'effet du chablis sur les peuplements.

Il a été vu également que la littérature n'était pas unanime sur l'effet du type de sol, de la densité et de la hauteur moyenne des

peuplements sur les caractéristiques globales d'un chablis. Une étude à l'échelle du chablis permettra de souligner l'effet de ces variables sur la sévérité et les caractéristiques générales de l'impact direct du chablis (taux de mortalité, densité de tiges et volume de bois au sol) à l'intérieur des trouées. Par la suite, une description de l'abondance et de la composition de la régénération des parterres forestiers et des microsites nous permettra de mieux cerner l'impact du phénomène sur la composition du peuplement à long terme.

Pour mieux étudier l'effet sur la structure des peuplements, des analyses à l'échelle plus fine de l'arbre seront effectuées. Nous tâcherons de déterminer l'effet des caractéristiques initiales du peuplement (densité, hauteur moyenne, type de sol), ainsi que celle de l'arbre (DHP) sur la mortalité ou la survie des arbres. Les facteurs influençant les formes que cette mortalité et cette survie peuvent prendre seront également examinés.

## 1.2 - MATÉRIELS ET MÉTHODES

### 1.2.1 - Acquisition des données

#### 1.2.1.1 - Fréquence du phénomène de chablis et des variations de susceptibilité des peuplements à l'échelle du territoire

Afin d'évaluer l'importance du phénomène de chablis sur la dynamique forestière, et d'étudier les facteurs capables de faire varier la susceptibilité des peuplements, des analyses ont été effectuées sur la base de données écoforestières ECOFOR (3eme inventaire décennal). Cette base de données gouvernementale provinciale renseigne, à l'échelle du territoire (1/20000), l'utilisateur sur une multitude de données stationnelles, écologiques ou d'aménagement (MNR, 2003 : normes d'inventaire 3eme décennal). Les photos aériennes ayant servi à la photo-interprétation sont issues d'une campagne d'échantillonnage de 1999. Une surface minimale de 2 ha de zone perturbée était nécessaire au photo-interprète pour identifier un événement de chablis.

La zone étudiée comprend l'ensemble des forêts productives du Sud de la Jamésie (43 682 km<sup>2</sup>). Bien que l'aire d'étude soit dans le cœur du domaine bioclimatique de la pessière noire à mousse, seuls 29,8 % (12 997 km<sup>2</sup>) des peuplements forestiers de la zone sont constitués de pessières pures, composées à plus de 75 % de *Picea mariana* ((Mill.) B.S.P.). Les autres peuplements sont parfois mixtes ou mélangés pour une part maximale de 25 % et peuvent comprendre du bouleau à papier (*Betula papyrifera*, (Marsh.)), du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*, (Michx.)), du pin gris (*Pinus banksiana*, (Lamb.)), du sapin baumier (*Abies balsamea*, (L.) Mill.) ou du mélèze laricin (*Larix laricina*,

(Du Roi) K. Koch).

#### 1.2.1.1.1 - Régime de perturbation par le chablis

Après sélection exclusive des pessières (pures, mixtes ou mélangées) de la ceinture d'argile, l'analyse de la base ECOFOR a eu pour objectif de déterminer l'importance des chablis totaux (supérieur à 75% de mortalité) et partiels (entre 25 et 75% de mortalité) dans la dynamique forestière à l'échelle du territoire.

Concernant ces analyses, ont été étudiés tour à tour les chablis de sévérité forte (chablis totaux), puis les chablis de faible sévérité (chablis partiels), même s'il faut noter que, bien souvent, les zones de chablis totaux sont adjacentes à d'autres parcelles chabilisées de mortalité plus basse (voir Figure 1.1) et ont souvent pour origine par les mêmes épisodes de vent. Les deux analyses ont donc fait appel à deux variables différentes de la base ECOFOR nous renseignant sur l'historique des peuplements:

- Pour l'étude de la fréquence d'apparition du chablis total, nous avons étudié la perturbation d'origine du peuplement. Il s'agit d'une perturbation ayant occasionné au moins 75 % de disparition de la surface terrière (représentant ici la mortalité). Cela peut être un feu sévère, un chablis total, une épidémie, une coupe totale, etc. Nous étions intéressés de savoir quelle part des peuplements avaient pour origine un chablis total.
- Pour l'étude de la fréquence d'apparition du chablis partiel, les variables étudiées étaient les perturbations secondaires. Ces dernières peuvent être du même type que les précédentes, mais cependant elles ne réinitialisent pas le peuplement mais entraînent entre 25 % et 75 % de diminution de la surface terrière (c.a.d. de mortalité). Nous voulions savoir la part des

peuplements ayant subie le chablis partiel.

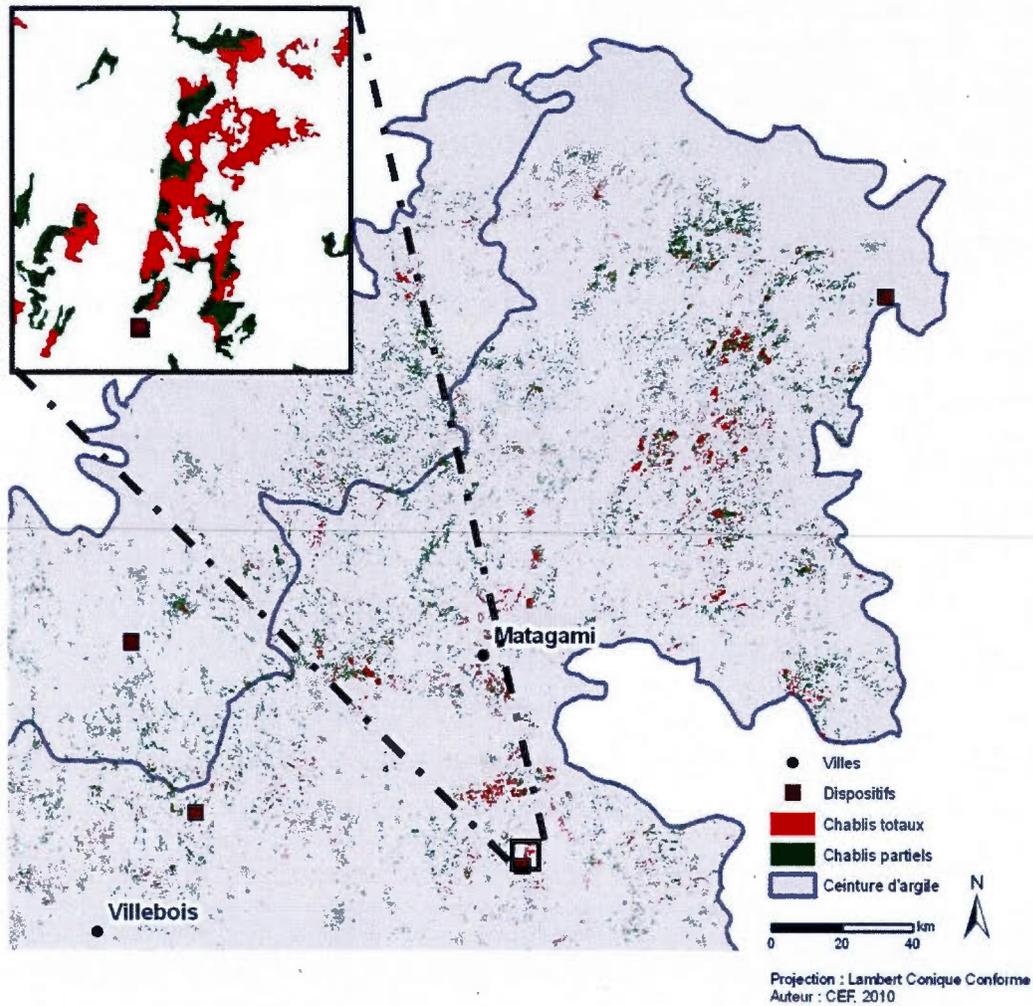


Figure 1.1 : Carte des chablis totaux et partiels de la pessière à mousse de l'Ouest selon la base ECOFOR (Au Nord-Ouest : Till de Cochrane - Dans la boîte : agrandissement d'une zone particulièrement touchée par le chablis sévère).

#### 1.2.1.1.2 - Facteurs influençant la susceptibilité des peuplements au chablis

Par la suite, pour étudier les facteurs influençant la susceptibilité au chablis, trois variables explicatives ont été testées: La densité des peuplements pré-chablis, leur âge et la qualité du drainage sur lesquels ils évoluaient. Il est important ici de bien expliquer les méthodes d'échantillonnages dont sont issues ces variables étudiées, afin de mieux définir leur pouvoir explicatif.

Depuis une unique campagne d'échantillonnage sur le terrain dans les années 60, le drainage est estimé à chaque inventaire par les photo-interprètes à partir du type de dépôt de sol et des pentes (Annexe A).

Les classes de densité, elles, sont estimées par les photo-interprètes à partir du pourcentage de couvert forestier (Annexe A). L'âge, quant à lui, est estimé par les photo-interprètes à partir des hauteurs de peuplements et du pourcentage de couvert forestier (Annexe B). Il ne s'agit donc pas de l'âge réel du peuplement, mais bien d'une estimation de son âge biologique, c'est-à-dire de son stade d'avancement dans la dynamique successionnelle. De plus, il faut noter que dans la base ECOFOR, la dernière classe d'âge comprend des peuplements âgés minimalement de 120 ans, mais sans limite supérieure. Une variable continue fixée à 120 ans consiste donc en une approximation basse, choisie afin de ne pas gonfler artificiellement l'effet de l'âge.

Le fait que l'âge et la densité du peuplement soit tout deux estimés à partir du couvert aérien explique pourquoi ces deux variables étaient étroitement corrélées dans la base de données (coefficient de corrélation  $r$

de Pearson=75,6%). A cause de cette interdépendance de ces deux variables, il n'était pas possible de tester un modèle unique regroupant drainage, densité et âge.

Deux modèles, composés chacun d'un couple de variables (âge+drainage, densité+drainage), ont donc été examinés pour chaque sévérité de chablis (chablis total et chablis partiel). Pour les besoins de l'analyse, ces variables, semi-quantitatives dans la base de données, ont été converties en variable continue en utilisant la médiane de chaque classe (voir Annexe A et Annexe B). Cette transformation suppose une réponse linéaire, ce qui n'est pas forcément le cas. Une réponse modale aurait pu être adaptée pour l'étude de ces variables. Cependant, les résultats des régressions (voir figure 1.3) ne diffèrent pas des tendances des classes (voir tableau 1.5).

Les tendances observées lors des analyses sont à considérer par rapport aux moyennes de drainage, de densité et d'âge des peuplements de la zone d'étude.

#### 1.2.1.2 - Effet global du chablis à l'échelle de la trouée

##### 1.2.1.2.1 - Aire d'étude

Pour étudier l'impact que le chablis a sur le peuplement, une campagne d'échantillonnage a été réalisée durant les étés 2009 et 2010 au Nord du Québec et de l'Ontario, plus précisément sur la ceinture d'argile et la région du till de Cochrane (voir Figure 1.2). Ces zones sont de bons exemples de régions ayant des sols organiques profonds. Quatre zones d'échantillonnage (Régions de Matagami, Amos, Villebois et Kapuskasing) ont été inventoriées, comprenant au total 15 dispositifs situés dans des peuplements chabilisés.

Les sites étaient homogènes en ce qui concerne la pente (très faible ou nulle), l'altitude (comprise entre 259 m et 389 m) (Annexe C) et les directions et vitesses moyennes des vents dominants (Annexe D). Lors de l'analyse toutefois, l'intégration de la zone d'échantillonnage comme variable aléatoire dans les modèles a permis de prendre en compte l'éloignement géographique, afin de mieux discriminer les variables d'intérêt et d'éviter les biais qu'il pourrait causer, ainsi que des pseudo-répliques lors des itérations des régressions.

Les quinze dispositifs d'échantillonnage ont été regroupés en deux classes (sol minéral et sol organique) distinctes en fonction de l'épaisseur de la couche organique du sol. La limite de 40 cm de matière organique est fixée pour discriminer les sites que nous considérerons sur les sols minéraux, par opposition aux sols dits organiques. En effet, les peuplements de la région d'étude ont souvent une couche organique assez épaisse. Cette profondeur maximale sert toutefois à s'assurer que les arbres ont la capacité de s'enraciner dans la couche minérale du sol et ne dépendent pas uniquement des racines adventives enfoncées dans la couche organique. Trois des zones d'échantillonnage comprenaient chacune 2 dispositifs sur chaque type de sol. La dernière zone ne comptait que 3 dispositifs sur sol minéral.

Dans cette étude, le terme peuplement dans les analyses de terrain évoque un peuplement chabilisé, ou une trouée. Du fait des tailles réduites des arbres de la zone, le terme arbre comprend toutes les tiges supérieure à 2 m de hauteur.

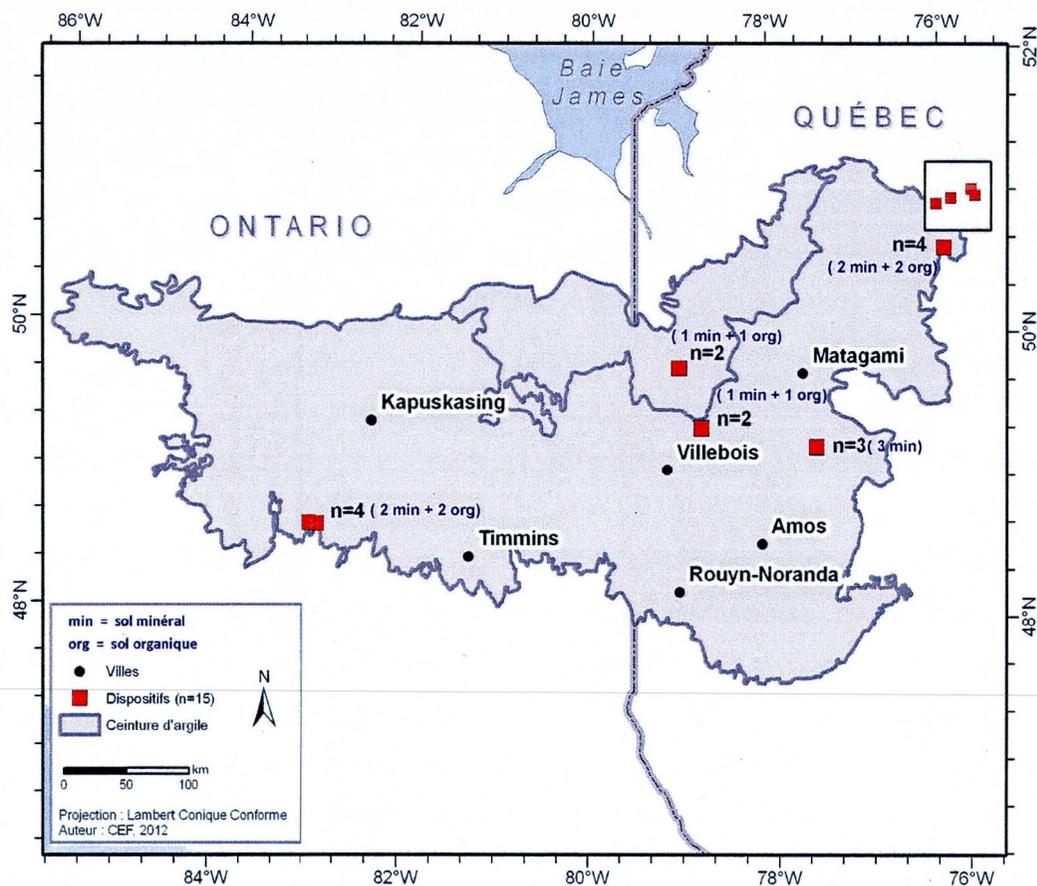


Figure 1.2 : Localisation des dispositifs d'échantillonnage dans la ceinture d'argile (au Sud) et la région du till de Cochrane (au Nord)

#### 1.2.1.2.2 - Mortalité

Dans chaque dispositif, la technique du « line-intersect » (Van Wagner, 1968, 1982) a été appliquée. Le transect triangulaire pouvait mesurer 60 m ou 90 m de longueur totale. En effet, si un minimum de dix

tiges n'était pas rencontré sur le premier segment de 20 m, ce dernier était prolongé de 10 m supplémentaires, afin de pallier à un éventuel manque de données. Ce transect nous a permis d'estimer la densité des tiges au sol et le volume total de bois au sol, ainsi que le recouvrement des puits et monticules (Annexe E). La forme triangulaire des transects utilisés lors de cette méthode a pour objectif de supprimer un possible biais d'échantillonnage lié à la direction du vent.

Il faut noter que la densité initiale relative est estimée à partir de l'ensemble des tiges présentes dans le quadrat, incluant les tiges couchées à l'intérieur mais dont la souche étaient cependant à l'extérieur des limites de ce dernier, ce qui ne nous permet pas de dégager une valeur absolue en nombre de tiges par hectare. Les dispositifs ont ainsi été classés de 0 (la densité la plus faible) à 1 (la densité la plus forte) afin de permettre les comparaisons.

La profondeur de la couche organique (supérieure ou inférieure à 40 cm) a également été estimée en creusant le sol.

Les densités de tiges au sol (morts ou vivants couchés) des peuplements ont été calculées sur chaque dispositif suivant la méthode du "line-intersect" (Marshall, Davis et Lemay, 2000) :

$$\text{Densité} = ((10000 \times \pi) / (2 \times l)) \times (n / \text{hmoy})$$

où ***l*** représente la longueur du transect (en m), ***n*** le nombre de tiges le coupant, et ***hmoy*** la hauteur moyenne du peuplement (en m). Cette dernière a été estimée pour chaque dispositif à partir de relations allométriques (Sainte-Marie, 2009; Poulin *et al.*, 2006), permettant, pour chaque espèce et pour un DHP donné, d'estimer la hauteur de chaque arbre.

Les volumes de bois au sol (morts ou vivants couchés) ont quant à

eux été estimés, suivant la même méthode d'échantillonnage (Van Wagner, 1968 ; Van Wagner, 1982), grâce à la formule :

$$\text{Volume} = (\pi^2 / 8l) \Sigma d^2$$

où **l** est la longueur du transect (en m) et **d** le diamètre des tiges (en m) à l'intersection de celui-ci.

Les taux de mortalités, pour chaque dispositif, étaient calculés comme suit :

$$\text{Taux de mortalité} = (M / \text{Tot}) \times 100$$

où **M** est le nombre des arbres morts du quadrat et **Tot** le total des arbres du quadrat.

#### 1.2.1.2.3 - Régénération

En ce qui concerne l'étude de la dynamique de régénération, six quadrats carrés (4m<sup>2</sup>), deux par coté du triangle, complétaient chaque dispositif, grâce auxquels l'abondance et le type (semis ou marcotte) de régénération par espèce ont été enregistrés, ainsi que la couverture par les débris ligneux, les ericacés, les mousses et les herbacées (Annexe E). Les espèces autres que l'épinette ont été regroupées en deux groupes, les feuillus (*Alnus rugosa*, *Betula papyrifera*, *Populus tremuloides*, *Salix spp.*) et les résineux (*Pinus banksiana*, *Larix laricina*, *Abies balsamea*). Afin d'effacer l'effet des variations d'âge des chablis, nous avons considérés uniquement les peuplements dont la date du chablis était renseignée et ayant touchés des sites sur sols minéraux et organiques. Il s'agissait des peuplements des zones de Kapuskasing (2 dispositifs sur sol minéral, et 2 sur sol organique) touchés en 2006, et de Matagami (2 dispositifs sur chaque type de sol) frappés en 2004. A chaque fois l'abondance des semis

et des marcottes a été déterminée et comparée.

À l'intérieur du triangle de chaque dispositif, une vingtaine de puits et monticules a été aléatoirement sélectionnée, mesurée (longueur, largeur et profondeur/hauteur), et la régénération (taille inférieure à 1 m) présente identifiée et dénombrée par espèce.

La régénération présente dans les quadrats a été comparée, en termes d'abondance et de type d'essence, à celle présente dans les microsites échantillonnés.

#### 1.2.1.3 - Mortalité et survie à l'échelle de l'arbre

À l'échelle plus fine de l'arbre, des quadrats rectangulaires (trois par dispositif, de 40m<sup>2</sup> ou 60m<sup>2</sup>, suivant la longueur du transect), disposés sur chaque côté du transect, nous ont permis de relever, en plus des variables précédentes, l'état des arbres (mort ou survivant), leurs DHP et leur espèce.

Afin de limiter le nombre d'interaction des modèles, seule l'épinette noire a été étudiée. Le faible échantillon d'individus des espèces compagnes de l'épinette ne permettait pas d'analyses significatives. Il faut noter que cette espèce représente 92,5 % de la composition forestière de l'ensemble des dispositifs (Tableau 1.1) et que cette variable est représentative de la composition des dispositifs, tant sur sol minéral que sur sol organique.

Tableau 1.1 : Composition des peuplements échantillonnés (nombre de tiges=2018).

		<b>Espèces résineuses (n=1963)</b>							
		<b><i>Picea mariana</i></b>		<b><i>Pinus banksiana</i></b>		<b><i>Abies balsamea</i></b>		<b><i>Larix laricina</i></b>	
Total de tiges		92,5 %		3,7 %		1 %		0,1 %	
<i>Sol min</i> (n=1354)	<i>Sol org</i> (n=672)	91,7 %	93,2 %	4,8%	1,3 %	1,5 %	0 %	0 %	0,3 %
		<b>Espèces feuillues (n=55)</b>							
		<b><i>Betula papyrifera</i></b>		<b><i>Populus tremuloides</i></b>		<b><i>Salix spp.</i></b>		<b><i>Alnus rugosa</i></b>	
Total de tiges		0,1 %		1,2 %		0,9 %		0,5 %	
<i>Sol min</i>	<i>Sol org</i>	0,3 %	0 %	1,7 %	0,1 %	0,1 %	2,7 %	0 %	1,5 %

(Sol min : Sol minéral; Sol org : Sol organique; n : le nombre de tiges)

Chaque type de mortalité a également été renseigné (bris ou déracinement), ainsi que pour la survie (couchée ou sur pied).

## 1.2.2 - Analyses statistiques

### 1.2.2.1 - Susceptibilité des peuplements à l'échelle du territoire (Étude de la base ECOFOR)

#### 1.2.2.1.1 Régime des perturbations

Dans un premier temps, la superficie totale de la pessière a été calculée, ainsi que les aires des peuplements ayant connu le chablis total

ou partiel. Pour chacune de ces sévérités de chablis, par la suite, les intervalles de retour ont été estimés, en ne retenant pour cela que les peuplements matures (âge  $\geq$  à 50 ans), considérés comme les principales forêts susceptibles au chablis. Il faut noter que cet échantillonnage représentait 97% des pessières de la zone. L'intervalle de retour a par la suite été estimé selon la formule suivante (Zhang, Pregitzer et Reed, 1999) :

$$\text{Intervalle de retour} = 1 / ((CH / TOT) / 10)$$

où **TOT** représente l'aire de l'ensemble des pessières matures (+ de 50 ans), **CH** la surface totale de celle-ci touchée par un chablis, et **10** l'âge maximal estimé de détection d'un chablis pour l'épinette (Reyes *et al.*, non publié).

#### 1.2.2.1.2 - Facteurs influençant la susceptibilité des peuplements au chablis

Dans un premier temps, la variable réponse fut la perturbation d'origine du peuplement. Des tests GLM (Modèle Linéaire Général) ont été effectués en Bootstrap (X 5000) pour équilibrer l'échantillonnage. Ces régressions opposaient en variable réponse binaire le chablis total à l'ensemble des autres types de perturbation d'origine, avec comme variables explicatives testées la densité, le drainage et l'âge. Par la suite, les mêmes analyses ont été effectuées avec comme réponse la variable perturbation secondaire. Là encore, dans des régressions, le chablis partiel a été opposé à l'ensemble des autres perturbations secondaires en variable réponse, et les variables explicatives testées étaient le drainage, l'âge et la densité. Afin d'équilibrer la variable réponse, nous avons effectué cette analyse en opérant un rééchantillonnage (« Bootstrap »)

avec 5000 itérations. En complément de ces analyses, et afin de vérifier plus précisément dans quels peuplements les chablis totaux ou partiels étaient observés. Les taux des superficies de chacune des classes de variables (structure d'âge, drainage et densité) ont été calculés pour l'ensemble des pessières, et pour chaque sévérité de chablis.

#### 1.2.2.2 - Impact des chablis à l'échelle de la trouée

##### Analyse des données de mortalité

Pour tester l'effet du type de sol (minéral vs organique), des hauteurs moyennes des peuplements et de leurs densités initiales sur les densités de tiges au sol, les taux de mortalité et les volumes de bois mort au sol, les données issues des transects ont donné lieu à des analyses de covariance (ANCOVA).

##### Description des données de régénération

Les données de régénération issues des quadrats ont été comparés, en termes d'abondance et de type d'essence, à celle présente dans les microsites échantillonnés.

#### 1.2.2.3 - Analyses des données de mortalité et de survie dans les trouées de chablis

Après sélection exclusive des individus morts, nous avons employé des ANCOVA mixtes qui nous ont permis d'étudier les variations des types de mortalité suivant le type de sol, de la densité du peuplement, sa

hauteur moyenne, l'espèce et le DHP tout en atténuant l'effet de la zone d'échantillonnage (variable aléatoire).

La même manœuvre a été opérée sur les arbres survivants afin de comparer les facteurs influençant le fait que l'arbre survive couché ou sur pied.

#### 1.2.2.4 - Protocole d'analyse

La procédure de sélection et d'estimation des variables décrite ci-dessus a été utilisée pour l'ensemble des régressions précédentes. Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (3.0.0., GNU General Public License) (R Core Team, 2013). Les modèles généralisés mixtes et les modèles linéaires mixtes ont été construits avec le paquet lme4 (0.999999-2, Bates *et al.*, 2013). Avant leur inclusion dans chaque modèle, les variables explicatives ont été analysées pour détecter une éventuelle co-linéarité par l'étude du coefficient de corrélation de Pearson (Annexe F).

Tous les modèles testés comprenaient un maximum de trois interactions pour faciliter l'interprétation des résultats. Pour prendre en compte d'éventuelles différences régionales de mortalité, nous avons également inclus la zone d'échantillonnage en effet aléatoire dans tous les modèles. La liste complète des modèles testés figure à l'annexe G.

Le modèle contenant tous les effets et leurs interaction a été simplifié en utilisant la méthode des AIC ( $\Delta$  AIC le plus bas), un écart minimal de 2 étant la valeur retenue pour souligner une différence significative (Burnham et Anderson, 2002). Afin d'éviter des erreurs de sélection de modèles liées à la présence de facteurs non significatifs, lorsque plusieurs modèles candidats étaient significativement égaux et

avaient des variables significatives communes, les modèles qui incluaient en sus des variables non significatives ont été exclus de la sélection (Arnold, 2010). Le paquet AICcmodavg (1.30; Mazerolle, 2013) nous a servi à sélectionner le meilleur modèle candidat en créant la table des AIC pour chaque analyse.

Enfin, afin de permettre une étude de l'importance relative de chacun des effets présents dans le modèle, nous avons également construit un modèle similaire après avoir centré et réduit chacune des variables continues. Les modèles linéaires mixtes ont ici été reconstruits avec le paquet nlme (3.1-109, Pinheiro *et al.*, 2013) afin d'obtenir les données de valeur de P des variables le composant. Une valeur de P inférieure à 0,05 décrivait une variable significative au sein du modèle.

## 1.3 - RESULTATS

### **1.3.1 - A l'échelle du territoire**

Cette section s'attachera à estimer si les phénomènes de chablis totaux et partiels ont de l'importance au sein de la dynamique de la pessière à mousse de l'Ouest et déterminer les facteurs influençant la susceptibilité des peuplements à l'échelle du territoire.

#### 1.3.1.1 Impact des chablis

On constate que même s'il peut être important localement (Figure 1.1 - Boite), le chablis total est quasiment inexistant (0,12 %) dans l'ensemble des peuplements dominés par l'épinette noire, même en comparaison avec sa faible présence dans les peuplements de toute composition (1,15 %) du territoire de la zone. Par contre le chablis partiel est, avec une aire approximative de 1862 km<sup>2</sup>, la plus importante des perturbations secondaires en pessière à mousse. Il touche 14,33 % des pessières noires contre 4,64 % en moyenne pour l'ensemble des peuplements. Ainsi, si dans les pessières noires de la ceinture d'argile l'intervalle de retour des chablis de forte sévérité (mortalité supérieure à 75%) est en moyenne très long (presque 400 000 ans), en revanche celui des chablis partiels (entre 25 et 75 % de mortalité) est très court (71 ans) (voir tableau 1.2).

Tableau 1.2 : Caractéristiques des chablis de la zone d'étude

	SUPERFICIE TOTALE		INTERVALLE DE RETOUR MOYEN (années)
	ha	% Aire	
<b>Pessières matures</b>	1 299 687	100%	
<b>Chablis total</b>	1550	0,12%	399 850
<b>Chablis partiel</b>	186 258	14,33%	71

Rappelons que les superficies ne comptabilisent que les forêts productives de plus de 4m de haut, excluant les parcelles en régénération et les boisés improductifs (principalement des dénudés humides)

### **1.3.1.2 Variations de susceptibilité des peuplements**

#### Chablis total

Ni l'âge d'un peuplement ni le drainage du sol (Tableau 1.3) ne semblent avoir d'effets significatifs sur la susceptibilité des peuplements au chablis de forte intensité (Valeur de P du modèle : 0,3569). La seule variable influençant la susceptibilité des peuplements au chablis sévère est la densité. Ainsi les peuplements de forte densité étaient beaucoup plus susceptibles de subir le chablis total (Pente : 10,76; Valeur de P <0,000). D'ailleurs, dans le tableau 1.5, notez que 94 % des chablis totaux occurrent dans des peuplements relativement denses (entre 61 % et 80 % de couvert) en comparaison de la moyenne régionale (35 %).

Tableau 1.3 : Effets du drainage, de la densité et de l'âge des peuplements sur leur susceptibilité au chablis total.

<b>Modèles</b>	Pente des modèles	Valeur de P modèles (intercept)	<b>Variables</b>	Pente des variables	Valeur de P des variables
<b><i>Drainage X Densité</i></b>	<b>- 6.921</b>	<b>0,000</b>	<b><i>Densité</i></b>	<b>10,757</b>	<b>*** &lt;0,000</b>
			<i>Drainage</i>	-2,212	0,1224
			<i>Drainage X Densité</i>	-1,504	0,4654
<i>Drainage X Âge</i>	0,3569	0,3569	<i>Drainage</i>	- 3,861	<b>*** &lt;0,000</b>
			<i>Âge</i>	12,784	0,0665
			<i>Drainage X Âge</i>	-4,975	0,3630

(En gras : modèle retenu; En italique : modèle ou variable non significative ; X marque une interaction)

### Chablis partiel

La densité d'un peuplement semble au contraire n'avoir aucun effet sur la susceptibilité d'un peuplement au chablis partiel (Tableau 1.4). En effet, le modèle incluant le drainage et la densité n'expliquait pas significativement la susceptibilité des peuplements au chablis partiel (valeur de P = 0,2580). Ainsi, les chablis partiels affectent quasiment exclusivement les peuplements ayant un couvert inférieur à 60 %, et la grande majorité des événements (67,8 %) touchent des peuplements qui ont entre 25 et 40 % de couvert, ce qui est très proche de la densité moyenne de la zone (Tableau 1.5). Notons toutefois que dans le premier modèle non significatif, une densité de peuplement forte semble

également légèrement accroître la susceptibilité de chablis de sévérité modérée (pente:1,961; valeur de  $P < 0,000$ )(voir figure 1.3).

En règle générale, les peuplements situés sur des sols au drainage hydrique étaient moins susceptibles au chablis partiel (pente:-4,815, valeur de  $P < 0,000$ ). Cependant, l'intervalle de retour du chablis partiel ne varie presque pas entre l'ensemble des pessières de la zone (71 ans) et celles situées sur des sols au drainage déficient (70 ans). Il faut considérer que les sols aux drainages imparfaits, mauvais ou très mauvais représentent 55,8% de l'ensemble des pessières (Tableau 1.5). Notons que 56,5 % des chablis partiels s'observent sur ce type de sol.

Les peuplements les plus âgés (pente :3,679; valeur de  $P < 0,000$ ) sont plus susceptibles d'être touchés par le chablis partiel (voir figure 1.3), même ceux situés sur les sols au drainage hydrique de la zone d'étude (pente :3,465; valeur de  $P < 0,000$ ). Ainsi, 95% des chablis partiels touchent des vieilles pessières (90 ans et +), et l'intervalle de retour dans ces forêts y est de 44 ans. Or, ces vieux peuplements représentent 57% de la superficie des pessières du territoire (Tableau 1.5).

Tableau 1.4 : Effets du drainage, de la densité et de l'âge des peuplements sur leur susceptibilité au chablis partiel.

<b>Modèles</b>	Pente des modèles	Valeur de P modèles (intercept)	<b>Variables</b>	Pente des variables	Valeur de P des variables
<i>Drainage X Densité</i>	0,077	0,258	<i>Densité</i>	1,961	*** <0,000
			<i>Drainage</i>	-2,587	*** <0,000
			<i>Drainage X Densité</i>	-0,536	0,1018
<b>Drainage X Âge</b>	<b>-2,367</b>	<b>0,000</b>	<b>Drainage</b>	<b>-4,815</b>	<b>*** &lt;0,000</b>
			<b>Âge</b>	<b>3,679</b>	<b>*** &lt;0,000</b>
			<b>Drainage X Âge</b>	<b>3,465</b>	<b>*** &lt;0,000</b>

(En gras : modèle retenu; En italique : modèle ou variable non significative ; X marque une interaction)

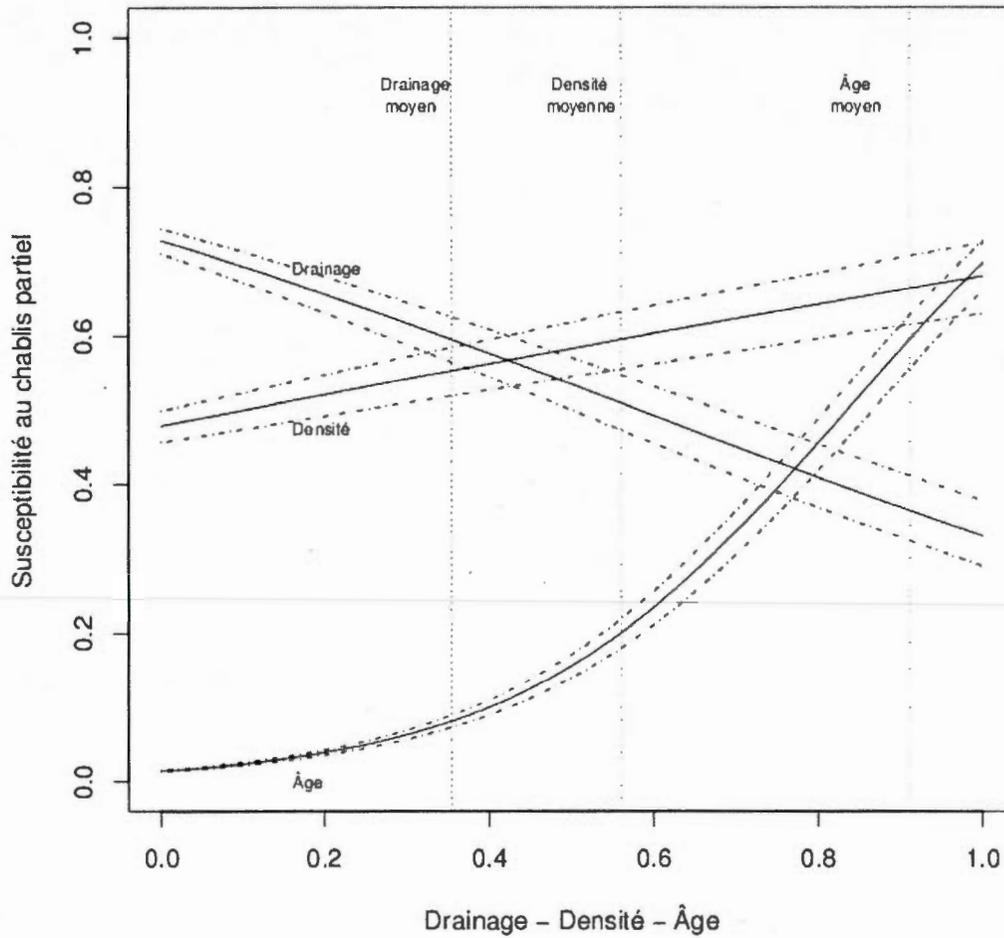


Figure 1.3 : Susceptibilité au chablis partiel en fonction de la densité, de l'âge et du drainage. L'axe x représente une échelle linéaire de 0 à 1, figurant les différentes classes des variables selon une progression positive de gauche à droite pour la densité, le drainage (du moins bien drainé au mieux drainé), et l'âge. Pour l'âge, chaque cran correspond à 22 ans, de 10 à 120.

Tableau1.5 : Superficie de territoire couverte par les différentes classes d'âge, de drainage et de densité en pessière et dans les deux sévérités de chablis (base ECOFOR).

		PESSIÈRES		CHABLIS TOTAL		CHABLIS PARTIEL	
		Aire (ha)	Taux (%)	Aire (ha)	Taux (%)	Aire (ha)	Taux (%)
<b>SUPERFICIE TOTALE</b>		<b>1422200</b>	<b>100</b>	<b>384</b>	<b>100</b>	<b>194 780</b>	<b>100</b>
<b>STADE DE DEVELOPP EMENT</b>	<i>Jeunes (- de 50 ans)</i>	86 478	6,1	362	94,3	180	0,1
	<i>Matures (de 50 à 90 ans)</i>	509 665	35,8	21,9	5,7	9 808	5
	<i>Âgés (+ de 90 ans)</i>	812 821	57,2	0	0	184 792	94,9
	<b>Total</b>	<b>1408964</b>	<b>99,1</b>	<b>384</b>	<b>100</b>	<b>194 780</b>	<b>100</b>
	<i>NA</i>	13 235	0,9	0	0	0	0
<b>DRAINAGE</b>	<b>Excessif</b>	0	0	0	0	0	0
	<b>Rapide</b>	1 346	0,1	0	0	33	0
	<b>Bon</b>	46 129	3,2	11	2,9	4 502	2,3
	<b>Modéré</b>	264 006	18,6	73	19	36 790	18,9
	<b>Imparfait</b>	443 431	31,2	188	49,1	59 145	30,4
	<b>Mauvais</b>	286 233	20,1	82	21,3	44 870	23
	<b>Très mauvais</b>	63 577	4,5	29,8	7,7	6 027	3,1
	<b>Complexe</b>	1 343	0,1	0	0	207	0,1
	<b>Total</b>	<b>1106068</b>	<b>77,8</b>	<b>384</b>	<b>100</b>	<b>151 577</b>	<b>77,8</b>
	<i>NA</i>	316 132	22,2	0	0	43 202	22,2

<b>DENSITE</b> <b>(Couvert forestier)</b>	<b>+ de 80 %</b>	69 416	4,9	0	0	0	0
	<b>61 à 80 %</b>	312 663	22	362	94,3	170	0,1
	<b>41 à 60 %</b>	578 819	40,7	21	5,7	62 540	32,1
	<b>25 à 40 %</b>	441 614	31,1	0	0	132 069	67,8
	<b>- de 25 %</b>	5 561	0,4	0	0	0	0
	<b>Total</b>	<b>1408075</b>	<b>99</b>	<b>384</b>	<b>100</b>	<b>194780</b>	<b>100</b>
	<i>NA</i>	14124,9	1	0	0	0	0

### 1.3.2 - A l'échelle de la trouée

On constate que la grande majorité des peuplements évoluant sur un sol minéral (couche organique inférieure à 40 cm) a subi une mortalité forte en comparaison de ceux évoluant sur sol organique (tableau 1.6). Les conditions initiales des deux types de peuplement étaient également différentes. On constate des tendances à des hauteurs moyenne de peuplement et de densités plus basses sur les sols organiques (couche organique supérieure à 40 cm). Les volumes de bois plus élevés sur sol minéral sont le reflet de peuplements initialement plus denses, plus hauts, et qui ont connu une mortalité plus importante.

Tableau 1.6 : Conditions générales des chablis

Type de Sol		Densité initiale relative	Densité de tiges au sol (tiges/ha)	Hauteur moyenne (en m)	Volume de bois au sol (m <sup>3</sup> /ha)	% de mortalité
<b>Sol Minéral</b> (n=9)	<i>MOY</i>	0,4470	2056	10,8	170,45	81,89
	<i>Écart-type</i>	0,2870	606	1,1	132	8,95
<b>Sol Organique</b> (n=6)	<i>MOY</i>	0,3306	1411	9,1	68,89	59,00
	<i>Écart-type</i>	0,1356	279	1,16	64,44	14,43

Pour le tableau détaillé par dispositif, voir l'annexe H

### 1.3.2.1 - Mortalité

#### - Taux de mortalité

Seule la densité initiale du peuplement semble expliquer les variations de taux de mortalité. En effet, un seul modèle (tableau 1.7) semble représenter les variations de taux de mortalité et fait appel à la densité initiale comme variable explicative (tableau 1.8). Toutefois, ce modèle n'est pas significatif (valeur de  $p$  : 0,1696).

Tableau 1.7 : Table de sélection des modèles analysant le taux de mortalité (extrait)

<b>Modèles</b>	<b>K</b>	<b>Aicc</b>	<b><math>\Delta</math> AICC</b>	<b>AICcWt</b>	<b>Cum.Wt</b>	<b>LL</b>
<b>Dens + (zone)</b>	<b>4</b>	<b>119,92</b>	<b>0,00</b>	<b>5,730637e-01</b>	<b>0,57</b>	<b>-53,96</b>
Hmoy + (zone)	5	122,32	2,40	1,726674e-01	0,74	-52,83
Sol + (zone)	3	124,33	4,41	6,326277e-02	0,81	-56,17
Hmoy X Sol + (zone)	5	124,59	4,66	5,569008e-02	0,86	-53,96
<b>14 modèles au total</b>	-	-	<b>-&gt; 4,66</b>	-	-	-

(Dens= Densité initiale du peuplement; Hmoy = Hauteur moyenne du peuplement; X marque une interaction) - *Pour le tableau complet de sélection des modèle de taux de mortalité, voir annexe I-1*

Tableau 1.8 : Effet de la densité initiale des peuplements sur leur taux de mortalité

<b>Variable significative</b>	<b>Pente des variables</b>	<b>Valeur de P des variables</b>	<b>Écart- type des estimés</b>	<b>Valeur de T</b>
Densité du peuplement	0,21	0,1696	0,141866	1,480166
Variance de la zone d'échantillonnage : 76,385415016 - Résidus :13.80246				

(Tailles d'effet et pentes des variables suivant le modèle standardisé)

- Couverture par le bois au sol

- Densité de tiges au sol

Les deux facteurs qui semblent influencer la densité de tige au sol sont la densité initiale du peuplement et la profondeur de sol organique (Tableau 1.9). On constate que la densité de tige au sol est plus forte dans les peuplements initialement plus denses (Pente : 404; Valeur de P :0,0012) (Tableau 1.10), qui étaient situés sur sol minéral (Tableau 1.6). Elle est par contre beaucoup plus faible sur les sols organiques (Pente : -447; Valeur de P :0,0276), et chute à 1411 tiges par hectare, contre 2056 sur les sols minéraux (Tableau 1.6).

Tableau 1.9 : Table de sélection des modèles analysant la densité de tiges au sol (extrait)

Modèles	K	Aicc	$\Delta$ AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
<b>Dens + Sol + (zone)</b>	<b>6</b>	<b>5 228,35</b>	<b>0,00</b>	<b>6,072543e-01</b>	<b>0,61</b>	<b>-105,84</b>
Dens + (zone)	1	4 230,48	2,14	2,085015e-01	0,82	-109,24
Dens X Sol + (zone)	7	6 232,41	4,06	7,974870e-02	0,89	-104,95
Dens + Hmoy + (zone)	8	5 233,61	5,27	4,356586e-02	0,94	-108,47
<b>14 modèles au total</b>	-	-	<b>&gt; 5,27</b>	-	-	-

(Dens= Densité initiale du peuplement; Hmoy = Hauteur moyenne du peuplement; X marque une interaction) - Pour le tableau complet de sélection des modèle de densité de tiges au sol, voir annexe I-2

Tableau 1.10 : Effet de la densité initiale des peuplements et de la profondeur de sol organique sur la densité de tiges au sol

<b>Variable significative</b>	<b>Taille d'effet et pente des variables</b>	<b>Valeur de P des variables</b>	<b>Écart-type des estimés</b>	<b>Valeur de T</b>
Densité initiale	404	** 0,0012	3,0040	4,669
Sol organique	- 447	* 0,0276	-2.624	170,6712
Variance de la zone d'échantillonnage : 0,000702				

(Tailles d'effet et pentes des variables suivant le modèle standardisé)

- Volume de bois au sol

La hauteur moyenne du peuplement et la profondeur de sol organique sont les deux variables influençant le volume de bois au sol (voir tableau 1.11). Les peuplements les plus hauts sont ceux qui laissent un plus haut volume de bois au sol (Pente : -63,45; valeur de P :0,0462) (Tableau 1.12). Les volumes de bois au sol sont par contre beaucoup plus bas sur sol organique (Taille d'effet : -101,56; valeur de P :0,1138 ). Ils passent d'ailleurs de 170,45m<sup>3</sup>/ha en moyenne sur sol minéral à 68,89m<sup>3</sup>/ha sur sol organique (Tableau 1.6).

Tableau 1.11 .Table de sélection des modèles analysant le volume de bois au sol (extrait)

<b>Modèles</b>	<b>K</b>	<b>Aicc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>AICcWt</b>	<b>Cum.Wt</b>	<b>LL</b>
<b>Hmoy + (zone)</b>	<b>4</b>	<b>191,86</b>	<b>0,00</b>	<b>0,55</b>	<b>0,55</b>	<b>-89,93</b>
<b>Sol + (zone)</b>	<b>4</b>	<b>193,77</b>	<b>1,91</b>	<b>0,21</b>	<b>0,76</b>	<b>-90,88</b>
Dens + Hmoy + (zone)	5	195,98	4,12	0,07	0,83	-89,66
Sol + Hmoy + (zone)	5	196,21	4,35	0,06	0,89	-89,77
<b>14 modèles au total</b>	-	-	<b>&gt; 4,35</b>	-	-	-

(Dens= Densité initiale du peuplement; Hmoy = Hauteur moyenne du peuplement; X marque une interaction) - Pour le tableau complet de sélection des modèle de volume de bois au sol, voir annexe I-3

Tableau 1.12 : Effets de la hauteur moyenne des peuplements et du type de sol sur le volume de bois au sol

<b>Modèles</b>	<b>Variable significative</b>	<b>Taille d'effet et pente des variables</b>	<b>Valeur de P des variables</b>	<b>Écart-type des estimés</b>	<b>Valeur de T</b>
<b>Hauteur moyenne</b>	Hauteur moyenne	63,45	* 0,0462	19,85657	2,274853
Variance de la zone d'échantillonnage : 0,000026412 - Résidus :104,359					
<b>Sol</b>	Sol organique	- 101,56	0,1138	58,61823	-1,732537
Variance de la zone d'échantillonnage : 0,01045704 - Résidus :111,2203					

(Tailles d'effet et pentes des variables suivant le modèle standardisé)

Les densités de tiges et les volumes de bois morts au sols sont plus importants sur sol minéraux. Tandis que la densité initiale influence fortement la densité de tiges au sol, c'est la hauteur moyenne des peuplements qui agit sur le volume de bois au sol.

#### 1.3.2.2 - Régénération

##### Parterres de régénération :

Dans un premier temps, si l'on compare la couverture et la régénération de ces parterres forestiers sur les différents types de sol, en ne retenant que les sites dont la date du chablis était connue, (voir Tableau 1.13), des différences apparaissent. Ainsi, concernant la couverture du sol des quadrats de régénération par le bois mort est plus forte sur les peuplements situés sur les sols minéraux. Cela paraît logique quand on se souvient que ces types de sols avaient un volume de bois au sol supérieur. La couverture par les mousses et les herbacées ne semble pas directement liée au type de sol. Par contre, la sphaigne, elle, est bien plus présente sur les sites organiques, ainsi que les éricacées. De plus, sur sol organique, la couverture par les aulnes est de 50% supérieure à celle sur sol minéral. Il faut aussi constater une grande variation entre les sites.

Concernant la régénération, en règle générale, on constate que la régénération est plus abondante sur sol minéral que sur sol organique. Ainsi, l'épinette noire est bien plus présente sur sol minéral que sur sol organique, que ce soit sous forme de semis (28 contre 9) ou de marcottes (119 contre 48). Cependant, elle domine toujours légèrement plus en régénération sur sol organique que sur sol minéral.

Les autres résineux, peu nombreux, sont donc en général très marginaux même s'ils paraissent légèrement favorisés en sol minéral (sauf *Larix laricina*). Concernant les feuillus, ils semblent être plus présents en régénération sur sol organique, mais il s'agit principalement de saules. Ces derniers doublent leur abondance sur ces types de sol, tandis, que celle des bouleaux, minoritaires, est alors divisée par deux. Ainsi, la répartition de la régénération varie en fonction des types de sol. Tandis que sur sol minéral 66,5% de la régénération est composée d'épinette noire, presque 26% de feuillus et moins de 8% d'autres résineux. Sur sol organique, ces taux passent à plus de 82% pour l'épinette noire et se réduisent à 17% de feuillus et moins de 1% d'autres résineux.

Tableau 1.13 : Couverture et régénération présentes dans les parterres forestiers (4 dispositifs par type de sol)

	RÉGÉNÉRATION (pour 1 m <sup>2</sup> )				COUVERTURE DU SOL (en %)				
	Autres résineux	Feuillus	Épinettes		Débris ligneux	Ericaceae	Herbacées	Mousses	
			Marcottes	Semis				Autres mousses	<i>Sphagnum</i> spp
<b>Sol minéral</b>	0,07	0,25	1,2	0,3	24,9 %	15,8 %	6,6 %	41,9 %	1,25%
<b>Sol organique</b>	0,01	0,4	0,5	0,09	6,4 %	32,5 %	6,9 %	46,6 %	21 %

Les pourcentages de couverture sont à considérer pour chaque différente strate présentée ici :

- Débris ligneux
- Les éricacées
- Les herbacées et petits arbustes (poacées, gaultheria, cornouiller , etc.)
- Les mousses, divisées entre les sphaignes (*Sphagnum spp.*) et les Autres Mousses (*Pleurozium schreberi* majoritairement, parfois accompagné de *Polytric spp.*). Notez que les lichens sont aussi regroupé dans cette catégorie.

### Comparaison avec les microsites de régénération :

Il ressort que sur sol minéral, les puits représentent 7,8 % de la superficie et les monticules 6,7 %, tandis que sur les sol organique, les puits ne couvrent que 4 % de la superficie et les monticules 3,9 %. Ces microsites avaient également des mesures variables. Ainsi les puits pouvaient mesurer de 0,18 m<sup>2</sup> à 6,72 m<sup>2</sup> sur sol minéral (moyenne: 1,54 m<sup>2</sup>), tandis que sur sol organique, leurs superficies variaient de 0,52 m<sup>2</sup> à 9,46 m<sup>2</sup> (moyenne : 3,43 m<sup>2</sup>). En ce qui concerne les monticules, leurs surfaces variaient de 0,09 m<sup>2</sup> à 3,15 m<sup>2</sup> sur sol minéral (moyenne : 0,75 m<sup>2</sup>) et de 0,42 m<sup>2</sup> à 9,7 m<sup>2</sup> sur sol organique (moyenne : 3,51 m<sup>2</sup>). Ces variations de taille des microsites expliquent la grande variabilité dans l'abondance de régénération présente (voir Tableau 1.14).

Les puits ne semblent pas favoriser la régénération d'épinette noire qui y est moins bien représentée que dans les parterres forestiers. Par contre, si les monticules abritent deux fois moins de régénération d'épinette que les parterres sur sol minéral, il y en a deux fois plus sur sol organique.

Pour les autres résineux, la régénération semble également être plus abondante sur sol minéral généralement. Les monticules accueillent exclusivement du sapin baumier et semblent avoir un intérêt particulier sur sol organique (trois fois plus que dans les parterres). Les puits, eux, ne comprenaient que du pin gris et en abritaient deux fois plus que les parterres sur sol minéral.

En ce qui concerne les feuillus, la régénération semble être beaucoup plus forte dans les monticules que dans les puits qui n'en abritaient aucun. Ces monticules semblent donc favoriser les feuillus. En

effet, on y trouve plus de régénération au m<sup>2</sup> que dans les parterres sur les deux types de sol. Cependant, cela est particulièrement vrai sur les sols organiques. Notons que les feuillus présents dans les microsites sur sol organique étaient tous des saules, tandis qu'il s'agissait de bouleaux à papier sur sol minéral.

Tableau 1.14 : Régénération par type de sol sur 1m<sup>2</sup> pour chaque type de milieu

	<i>Picea mariana</i>			Autres résineux			Feuillus		
	<i>Min</i>	<i>Org</i>	<b>Moy</b>	<i>Min</i>	<i>Org</i>	<b>Moy</b>	<i>Min</i>	<i>Org</i>	<b>Moy</b>
<b>Parterres</b> <i>n</i> = 221	1,66	0,59	<b>1,3</b>	0,07	0,01	<b>0,04</b>	0,05	0,08	<b>0,06</b>
<i>Écart-types</i>	1,64	0,65	<b>1,6</b>	0,12	0,02	<b>0,15</b>	0,08	0,14	<b>0,18</b>
<b>Monticules</b> <i>n</i> = 140	0,8	1,05	<b>0,89</b>	0,05	0,03	<b>0,04</b>	0,7	0,19	<b>0,53</b>
<i>Écart-types</i>	9,04	2,3	<b>8,59</b>	0,25	0,07	<b>0,24</b>	2,2	0,79	<b>2,1</b>
<b>Puits</b> <i>n</i> = 764	1	0,2	<b>1</b>	0,15	Na	<b>0,09</b>	Na	Na	<b>Na</b>
<i>Écart-types</i>	1,03	0,43	<b>0,95</b>	0,7	-	<b>0,63</b>	-	-	-

(Min : Sol minéral; Org : Sol organique; Moy : Moyenne ; Les feuillus comprennent le Bouleau à papier et des saules ; Les autres résineux comprennent le Sapin baumier, le Pin gris, et le Mélèze laricin)

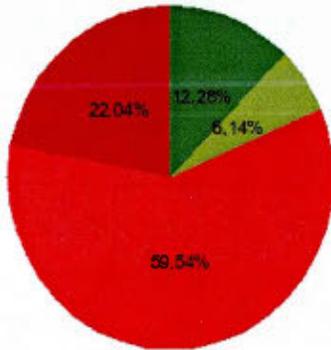
### **1.3.3 - À l'échelle de l'arbre**

Le total de 2019 tiges examinées se composait des arbres morts (74,7%), dont 50,4% de déracinés, 21,7% de bris et 2,6% de morts sur pied, et des survivants (25,3%), dont 18% d'arbres vivants sur pied et 7,3% de survivants couchés.

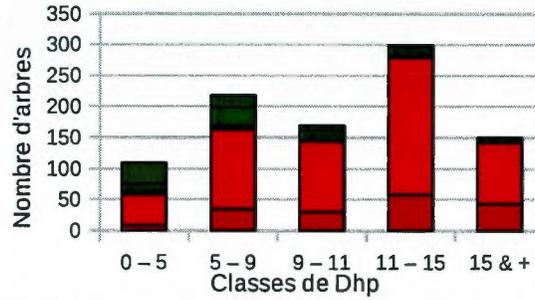
La profondeur de la couche organique semble avoir un effet sur la mortalité et la survie des arbres, et sur les formes que cette mortalité et cette survie peuvent prendre à l'échelle plus fine de l'arbre (voir figure 1.4). Sur sol organique, les parts des morts par bris et par déracinement sont sensiblement similaires (respectivement 29% et 32%). Sur sol minéral, par contre, les déracinements se font bien plus fréquents (60% de n, contre 22% pour les bris). Les arbres dominants et intermédiaires survivants sont assez rares. La plupart des survivants sur pied sont des arbres opprimés. Ils prennent une part importante sur sol organique.

Figure 1.4: État et répartition diamétrale des tiges des peuplements sur les deux types de sol.(n=2019)

**Sol minéral**

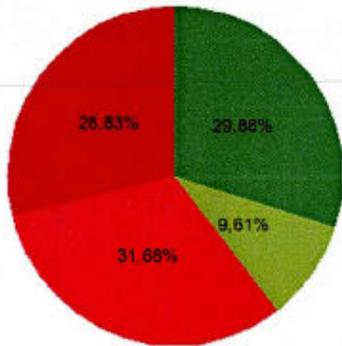


A

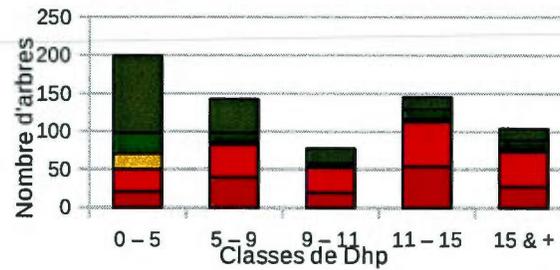


B

**Sol organique**



A



B

**Légende A**

- Morts brisés
- Morts déracinés
- Vivants couchés
- Vivants sur pied

**Légende B**

- Vivants sur pied
- Vivants couchés
- Morts sur pied
- Morts déracinés
- Morts brisés

### 1.3.3.1 Mortalité

Les variables semblant influencer la susceptibilité des arbres à succomber sont le DHP, la hauteur moyenne du peuplement et la profondeur de la couche organique (voir tableau 1.15). En effet, seuls deux modèles se démarquent par la sélection des AIC. Le premier inclue une triple interaction du DHP, de la hauteur moyenne du peuplement et du type de sol (avec toujours l'effet aléatoire de la zone échantillonnage). Le second modèle présente exactement la même triple interaction et ajoute comme variable la densité. Cependant, cette variable n'est pas significative (valeur de P : 0,2743).

Tableau 1.15 : Table de sélection des modèles d'analyse de la mortalité (extrait)

Modèles	K	AICc	$\Delta$ AICc	AICcWt	Cum.Wt	Log.Lik
<b>DHP X Hmoy X Sol + (zone)</b>	9	1607,39	<b>0,00</b>	0,62	0,62	-794.65
<b>DHP X Hmoy X Sol + Dens + (zone)</b>	10	1608,33	<b>0,94</b>	0,38	1,00	-794,11
DHP X Sol + (zone)	5	1651,12	43,74	0,00	1,00	-820,55
DHP X Sol + Hmoy + (zone)	6	1651.33	43,94	0,00	1,00	-819.64
<b>... 45 modèles au total</b>	-	-	<b>&gt; 43,94</b>	<b>0,00</b>	<b>1,00</b>	-

(Dens = Densité initiale du peuplement; Hmoy = Hauteur moyenne du peuplement; X marque une interaction) - Pour le tableau complet de sélection des modèle de mortalité à l'échelle de l'arbre, voir annexe J-1

Nous ne présenterons donc que le premier modèle qui comprend comme variables explicatives une triple interaction du DHP de l'arbre, (voir tableau 1.16.), de la hauteur moyenne de son peuplement et de la profondeur du sol organique (inférieur ou supérieur à 40 cm) sur lequel il pousse.

Tableau 1.16 : Effet de la triple interaction du DHP, de la hauteur moyenne du peuplement et du type de sol sur la mortalité de l'épinette noire par le chablis.

<b>Variable significative</b>	<b>Taille d'effet et pente des variables</b>	<b>Valeur de P des variables</b>	<b>Écart-type des estimés</b>	<b>Valeur de Z</b>
DHP	1.394	*** 0,0009	0.23806	-3.299
Sol org X Hmoy	0.086	** 0,0048	0.29505	-2.819
Sol org	- 1.567	** 0,0096	2.91296	2.589
DHP X Hmoy X Sol org	- 0.479	* 0,0150	0.03033	2.432
DHP X Hmoy	- 0.333	* 0,0204	0.02210	2.320
Hmoy	- 0.087	* 0,0356	0.21825	-2.101
Variance de la zone d'échantillonnage : 0.37078				

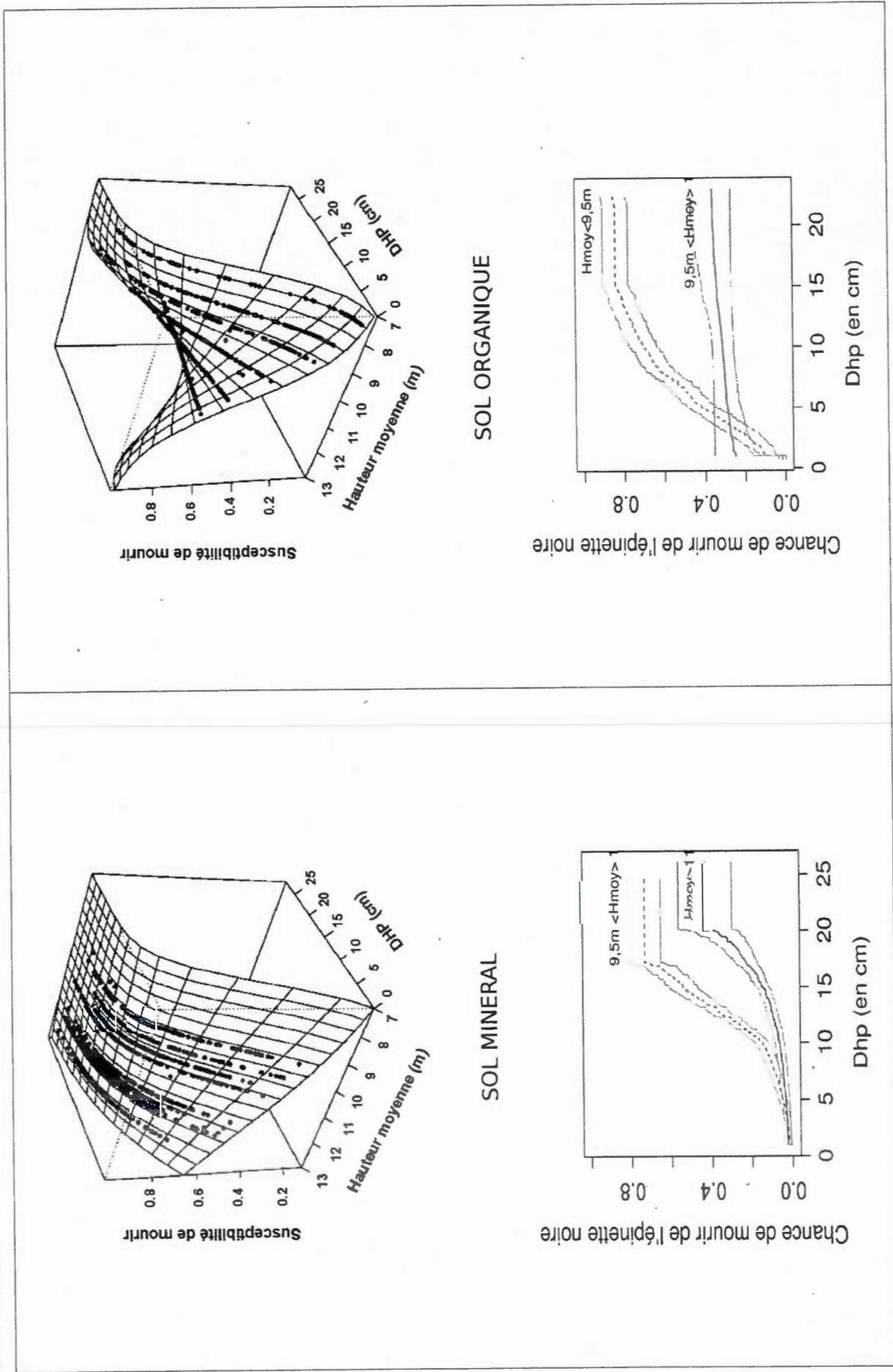
(Sol Org = Sol organique; Hmoy = Hauteur moyenne du peuplement; X marque une interaction; Taille d'effet et pentes des variables suivant le modèle standardisé)

Sur sol minéral, il faut noter que les plus gros arbres ont plus de chance de succomber (Taille d'effet : 1,394; Valeur de P:0,0009), mais que cet effet réduit dans les peuplements les plus hauts (Pente :-0.333; Valeur de P :0,0204). La triple interaction entre le type de sol, le DHP et la

hauteur moyenne des peuplements laisse penser que la place de dominance de l'arbre a un effet légèrement plus important sur les sols organiques (Taille d'effet : - 0.479; Valeur de P:0,0150) que sur les sols minéraux (Taille d'effet : - 0.333; Valeur de P:0,0204). Ainsi, sur sol organique, le risque semble moindre pour les dominants. Notons que le simple fait pour un arbre de pousser sur un sol organique réduit sa probabilité de mourir (Taille d'effet : -1,567; Valeur de P:0,0009).

Si la hauteur moyenne de peuplement étudiée isolément ne semble pas agir sur la mortalité des arbres, aussi bien sur sol organique (Taille d'effet : 0,086; Valeur de P:0,0048) que sur sol minéral (Taille d'effet : 0,087; Valeur de P:0,0356), sur les deux types de sols cependant, les grands arbres ont plus de chances de succomber lorsque la hauteur moyenne du peuplement est basse (voir figure 1.5).

Figure 1.5 : Effet du DHP, de la hauteur moyenne du peuplement et du type de sol sur la mortalité de l'épinette noire lors d'un chablis



### 1.3.3.2 Types de mortalité

Les facteurs semblant agir sur les formes de mortalité des arbres sont le DHP, la hauteur moyenne du peuplement ainsi que sa densité initiale, et le type de sol sur lequel il pousse (voir tableau 1.17). Il faut rappeler que si dans les sites situés sur sol organique la part des bris et des déracinements sont similaires (respectivement 29% et 32% de n), sur les sols les plus superficiels (inférieurs à 40 cm), on constate beaucoup plus de déracinements (60% de n, contre 22% pour les bris). (Figure 1.4-A).

La triple interaction entre la densité, la hauteur moyenne du peuplement et le type de sol (voir tableau 1.18) suggère que le rapport h/d (interaction entre la densité et la hauteur moyenne) a des effets très différents sur le type de mortalité sur sol organique et sur sol minéral. Sur sol organique, un rapport h/d élevé semble fortement favoriser le déracinement des arbres (Pente :1,721; Valeur de P : 0,0417), tandis que sur sol minéral il favorise plutôt légèrement le bris (Pente :-0,274; Valeur de P : 0,0156) (voir Figure 1.6-A).

Sur les deux types de sol, les plus gros DHP semblent plutôt déraciner que briser (Pente :0,393; Valeur de P : 8.47e-07). Mais l'effet n'est pas fort (voir Figure 1.6-B). Par contre, si les arbres ont plus de chance de déraciner dans les peuplements à forte densité sur sol minéral (Pente :0,459; Valeur de P : 0,0061), l'effet de la densité semble beaucoup moins important sur sol organique (Pente :0,046 Valeur de P : 0,0015).

Tableau 1.17 : Table de sélection des modèles d'analyse des types de mortalité (extrait)

<b>Modèles</b>	<b>K</b>	<b>Aicc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>AICcWt</b>	<b>Cum.Wt</b>	<b>Log.Lik</b>
<b>DHP + Hmoy X Dens X Sol + (zone)</b>	<b>10</b>	<b>1484,30</b>	<b>0,00</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>-732,07</b>
Dens X Hmoy X Sol + (zone)	9	1508,36	24,06	0	1	-745,12
DHP + Sol X Hmoy + (zone)	6	1508,94	24,65	0	1	-748,44
DHP + Hmoy X Sol + (zone)	6	1508,94	24,65	0	1	-748,44
<b>... 45 modèles au total</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>&gt; 24,65</b>	<b>0,00</b>	<b>1,00</b>	<b>-</b>

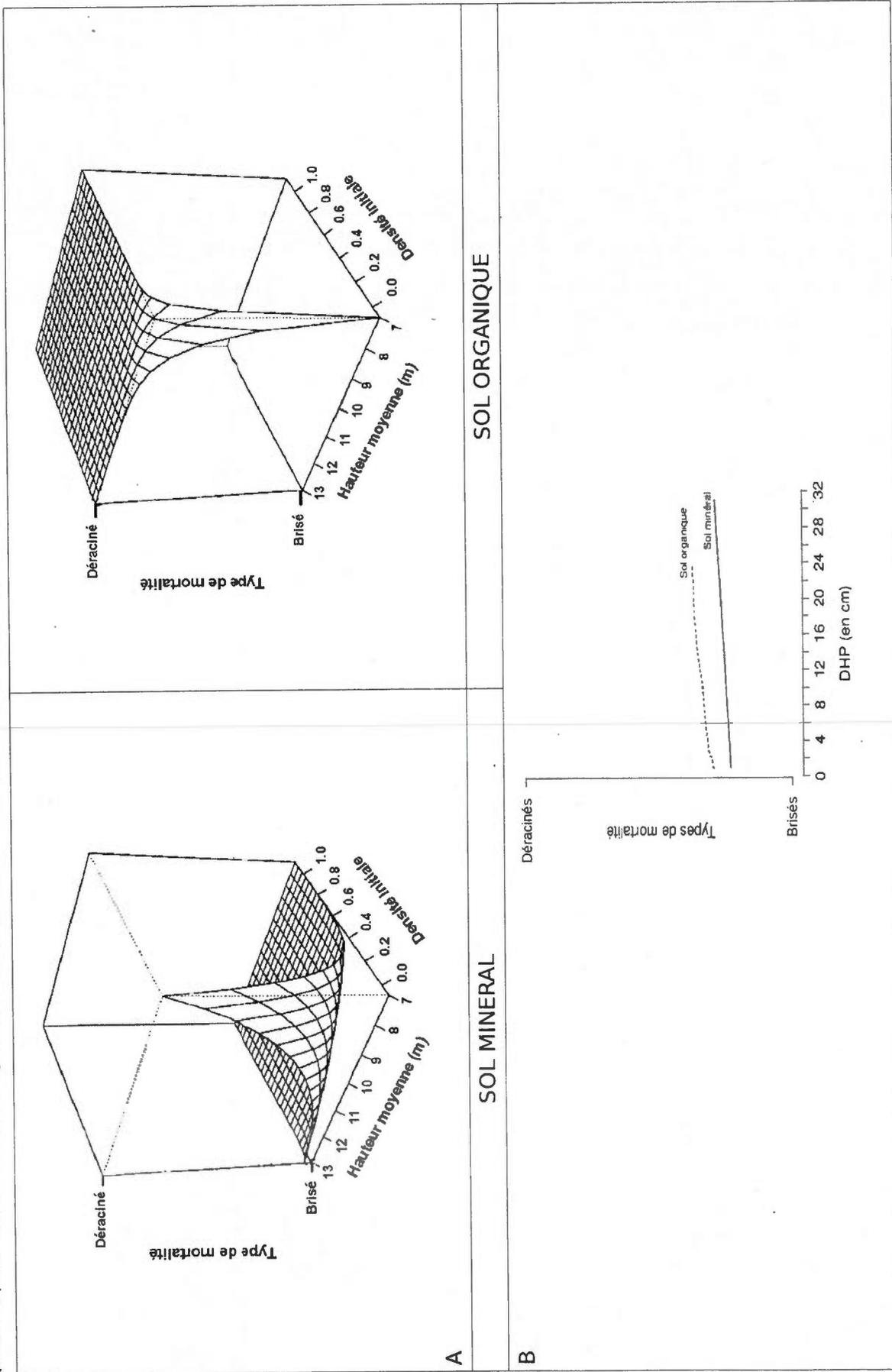
(Dens = Densité du peuplement; Hmoy = Hauteur moyenne du peuplement; X marque une interaction) - Pour le tableau complet de sélection des modèle de type de mortalité à l'échelle de l'arbre, voir annexe J-2

Tableau 1.18 : Effet du DHP, de la densité, de la hauteur moyenne du peuplement et du type de sol sur le type de mortalité de l'épinette noire.

<b>Variable significative</b>	<b>Taille d'effet et pente des variables</b>	<b>Valeur de P des variables</b>	<b>Écart- type des estimés</b>	<b>Valeur de Z</b>
DHP	0,393	8.47e-07 ***	0.015181	-2.068
Sol org X Dens	0,046	0.0015 **	0.138884	-3.168
Dens	0,459	0,0061 **	0.048250	2.743
Dens X Hmoy	-0,274	0.0156 *	0.004368	-2.419
Dens X Hmoy X Sol org	1,721	0.0417 *	0.016960	2.037
Variance de la zone d'échantillonnage : 0.0076354				

(Sol Org = Sol organique; Dens = Densité du peuplement; Hmoy = Hauteur moyenne du peuplement; X marque une interaction; Taille d'effet et pente de chaque variable suivant le modèle standardisé)

Figure 1.6 : Effet de la densité initiale, de la hauteur moyenne du peuplement (A) et du DHP (B) sur le type de mortalité (Bris=0, Déraciné=1) de l'épinette noire lors d'un chablis sur chaque type de sol



### 1.3.3.3 Types de survie

Cette section tache de déterminer quelles variables conditionnent les différentes formes de survie. Rappelons que sur l'ensemble ( $n = 2019$ ) des arbres échantillonnés, 21 % des arbres étaient des survivants sur pied, 7,9 % étaient des survivants couchés et enfin 71,1 % étaient des arbres morts (tous types de mort confondus). Il y a deux fois plus d'individus survivants sur pied que couchés sur sol minéral, et trois fois plus sur sol organique.

Le DHP et la profondeur de la couche organique sont en effet les deux facteurs influençant les types de survie (voir tableau 1.19). Ainsi, trois modèles ressortent de la table des AIC concernant les types de survie. Le premier modèle (voir tableau 1.20) comprend une interaction entre le DHP et la profondeur du sol organique. Le second modèle reprend cette interaction et y rajoute la densité initiale du peuplement. Cependant cette variable n'est pas significative (Valeur de P : 0,2216). Le dernier modèle utilise également l'interaction entre le DHP et le type de sol, mais en y ajoutant la hauteur moyenne du peuplement. Cependant, là encore, cette variable n'était pas significative (Valeur de P : 0,4349). Ne sera donc étudié que le premier modèle.

Si sur sol minéral, les plus gros arbres ont plus tendance à survivre couchés (Pente : -1,17 ; Valeur de P : 4,69e-05), leur chance de survivre sur pied augmente sur sol organique (Pente : 0,9162 ; Valeur de P : 0,00328).

Tableau 1.19 : Table de sélection des modèles d'analyse des type de survie (extrait)

Modèles	K	Aicc	$\Delta$ AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
<b>DHP X Sol + (zone)</b>	<b>5</b>	<b>402,56</b>	<b>0,00</b>	<b>3.736023e-01</b>	<b>0,374</b>	<b>196,22</b>
DHP X Sol + Dens + (zone)	6	403,18	<b>0,61</b>	2.746790e-01	0,648	195,50
DHP X Sol + Hmoy + (zone)	6	404,03	<b>1,46</b>	1.798081e-01	0,828	195,92
Dens X DHP X Sol + (zone)	9	407,29	4,73	3.516968e-02	0,863	194,45
<b>... 45 modèles au total</b>	-	-	<b>&gt; 4,73</b>	-	-	-

(Dens = Densité du peuplement; Hmoy = Hauteur moyenne du peuplement; X marque une interaction) - Pour le tableau complet de sélection des modèle de type de survie à l'échelle de l'arbre, voir annexe

J-3

Tableau 1.20 : Effet de l'interaction du DHP et de la profondeur de sol organique sur le type de survie de l'épinette noire.

Variable significative	Taille d'effet et pente des variables	Valeur de P des variables	Écart-type des estimés	Valeur de Z
DHP	-1,1752	4,69e-05 ***	0,05362	-4,070
DHP X Sol org	0,9162	0,00328 **	0,05787	2,940
Variance de la zone d'échantillonnage : 6,7278				

(Sol Org = Sol organique; X marque une interaction; Taille d'effet et pentes des variables suivant le modèle standardisé)

## 1.4 - DISCUSSION

### 1.4.1 - A l'échelle du territoire (ECOFOR)

#### 1.4.1.1 Importance du phénomène dans la dynamique forestière

L'étude des trois critères principaux caractérisant les perturbations des milieux (Vaillancourt, 2008) peut être utilisée afin de déterminer comment le chablis s'inscrit dans la dynamique des perturbations forestières :

##### - Fréquence :

Si les chablis de forte sévérité semblent très marginaux (intervalle de retour de l'ordre de 400 0000 ans), le chablis partiel, lui, est très présent. Son intervalle de retour de 71 ans en fait une des perturbations les plus fréquentes de l'ensemble de la zone d'étude.

##### - Sévérité :

Un chablis total peut avoir sur la structure d'un peuplement un effet comparable à celui d'un incendie sévère, avec une mortalité très élevée et quelques îlots de survie. Seul le bouleversement du sol est moins important que lorsque les feux sévères brûlent la couche organique des sols profonds. Le chablis partiel, par contre, peut conférer aux peuplement touchés une structure irrégulière (McCarthy, 2001), en créant une dynamique de trouées (Kneeshaw et Bergeron, 1998).

##### - Taille :

On considère généralement que les plus grosses trouées ont subi la mortalité la plus forte (Nagel, 2008). Cependant, pour le chablis partiel, l'analyse est plus complexe et dépend beaucoup de l'échelle d'observation (Lindemann et Baker 2001). Une des zones

d'échantillonnage de cette étude, par exemple, appartenait à un chablis partiel qui couvrait 18 000 hectares, issu d'une tempête ayant frappée l'Ontario une nuit d'été 2006. Il est évident cependant que certaines zones ont connu une mortalité presque totale tandis que des îlots de survie de tailles diverses subsistaient au niveau du paysage.

Cette étude a permis dans un premier temps de mieux cerner l'importance du phénomène de chablis dans la dynamique forestière.

L'analyse à large échelle de la base ECOFOR a ainsi révélé que les chablis entraînant une forte mortalité (> 75 %) sont très rares dans le territoire, avec un intervalle de retour avoisinant les 400 000 ans. Cette faible présence des chablis de forte sévérité doit être nuancée. En effet, une grande partie des chablis de forte sévérité situés près des routes a fait l'objet de coupes de récupération, leur perturbation initiale devenant suite à cela « coupe totale » dans la base de données, ne laissant aucune trace du chablis. Ce long intervalle de retour, même s'il est très haut, va dans le sens de la littérature existante pour la zone d'étude. Certaines études avancent pour la zone un intervalle de retour de 4160 ans (Vaillancourt, 2008) ou de 4600 ans (Waldron, Ruel et Gauthier, 2013) pour les chablis de forte sévérité, ce qui suggère une importance marginale dans la dynamique de la pessière à mousse. Ces phénomènes sont ainsi considérés comme une perturbation secondaire du milieu par comparaison aux incendies dont l'intervalle de retour moyen (pour l'ère industrielle) sur la zone est proche de 400 ans (Bergeron et al, 2004).

Il faut noter que la plupart des études précédentes entreprises pour déterminer l'intervalle de retour des chablis a été effectuée sur des événements ayant connu une forte sévérité (Bouchard et al, 2009; Vaillancourt, 2008), voire parfois exceptionnelle (Foster, Knight et Franklin,

1998).

Ainsi, le phénomène de chablis est toutefois très présent dans la dynamique forestière à l'échelle du territoire. Les chablis partiels, ou de sévérité modérée (entre 25 et 75 % de mortalité) sont très fréquents, avec un intervalle de retour moyen de 71 ans, en faisant la perturbation principale de la zone (85 % de l'ensemble des perturbations partielles), ce qui rejoint d'autres études (Waldron, Ruel et Gauthier, 2013). Ces perturbations de sévérité modérée sont donc susceptibles de participer dans une large mesure à la dynamique de trouées et d'ouverture des peuplements en facilitant la transition vers des structures inéquiennes. Cependant, là encore, il est nécessaire de nuancer ces résultats. L'analyse n'ayant été effectuée que sur les données du troisième inventaire décennal, les résultats ne représentent qu'un instantané, qui n'est pas corroboré par une analyse sur une autre base de données (deuxième inventaire décennal, par exemple). Or, il est envisageable qu'il y aie eu des problèmes de détection des chablis partiels par les photo-interprètes (confusion avec une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette). Cependant, même si l'on envisage la situation extrême de 50% d'erreur d'interprétation, l'intervalle de retour moyen du chablis partiel se situe autour de 150 ans, ce qui le rend très fréquent sur le territoire à l'échelle du territoire.

#### 1.4.1.2 Variations de susceptibilité des peuplements

Certains peuplements sont plus susceptibles d'être frappés par le chablis en fonction de certaines conditions biologiques ou édaphiques. Des facteurs différents influencent la susceptibilité des peuplements au

chablis total ou partiel.

Ainsi, les chablis catastrophiques, à mortalité forte, même s'ils sont largement marginaux à l'échelle du territoire, ont toutefois plus de chances de toucher les peuplements les plus denses ce qui rejoint le résultat d'autres études dans d'autres types de forêts (Gardiner *et al.*, 1997). Tandis que les peuplements âgés, inéquiens et ouverts ne connaissent que très peu de chablis totaux, les peuplements les plus jeunes et denses ont plus de risques de subir une mortalité forte (Lavoie *et al.*, 2012).

En ce qui concerne les chablis de sévérité modéré, ils sont étroitement liés à la structure d'âge. Rappelons que dans ECOFOR, « l'âge des peuplements » représente une variable estimée par le photo-interprète à partir de la hauteur du couvert dominant (Lord et Faucher, 2003). On peut donc assumer que la classe de « 120 ans et plus » correspond pour la zone a une structure de vieille forêt. Ces peuplements représentent une grande part de la superficie forestière de la zone d'étude. Notons que 93% des événements des chablis partiels enregistrés frappent ces vieux peuplements. Cependant, ce lien très ténu entre le chablis partiel et la structure d'âge des peuplements est à relativiser car l'absence de graduation au dessus de 120 ans ne nous offre pas une image fidèle des effets de l'évolution vers les structures de peuplements sénescents, qui pourtant semblent représenter la quasi totalité du territoire. On peut donc imaginer que pour la zone d'étude, d'autres facteurs entrent en jeu pour faire varier la susceptibilité des peuplements au chablis partiel.

Conformément à des études précédentes (Coutts, 1986), le risque de chablis partiel semble également lié à un drainage déficient du sol. Le fait que l'effet de ce dernier semble moindre que celui de l'âge peut

s'expliquer en partie par le fait que le drainage est en moyenne imparfait sur l'ensemble de la zone de la ceinture d'argile. De plus, les données de drainage n'ont été inventoriées sur le terrain qu'une fois lors d'une étude pédologique des années 60 et leur classification dans ECOFOR s'appuie sur des variables fixes (Lord et Faucher, 2003), et ne sont donc que rarement mis à jour lors des inventaires décennaux .

Pour expliquer la susceptibilité des peuplements aux chablis partiels, la force de l'interaction entre le drainage et la structure d'âge prend du sens avec le phénomène de paludification. Il s'agit d'une accumulation progressive de la matière organique qui touche une part non négligeable des vieilles pessières à mousses installées sur des sols mal drainés (Simard *et al.*, 2007 ; Simard *et al.*, 2009). Ce phénomène semble étroitement lié avec la dynamique d'ouverture du couvert forestier avec l'âge, et entraîne une baisse progressive de la densité et de la productivité du peuplement (Fenton *et al.*, 2005).

Le lien entre l'ouverture du couvert et la structure d'âge ECOFOR est clair, la paludification affaiblit l'enracinement des arbres, augmentant ainsi encore leur vulnérabilité au chablis. Cela est particulièrement vrai pour l'espèce dominante, l'épinette noire qui possède un système racinaire plutôt traçant avec un enracinement superficiel n'excédant pas 20 cm, indépendamment de la profondeur du sol (Elie et Ruel, 2005). Chez cette espèce donc, cette modification des conditions d'ancrage racinaire des arbres se traduit par la production de racines adventives ancrées dans la couche organique de sphaigne, tandis que les racines plus profondes, enfoncées dans le sol minéral, dépérissent (Fenton et Bergeron, 2006; Fenton *et al.*, 2007). Le phénomène de chablis et celui de la paludification semblent donc être étroitement liés, agissant l'un pour l'autre en renforcement positif.

Pour récapituler, à l'échelle du territoire on observe que le chablis total, très minoritaire, a donc très peu d'impact sur la dynamique de la pessière. L'effet que le chablis sévère a alors sur la forêt est sensiblement similaire à celui des incendies sévères qui dynamisent la zone, en réinitialisant les peuplements avec des legs d'îlots de survie minimales. Ces événements sévères sont de plus difficiles à prévoir et à intégrer dans les scénarios sylvicoles. (Bouchard, Pothier et Ruel, 2008) .

Au contraire, le chablis partiel est extrêmement fréquent. Son impact sur la structure des peuplements est donc plus fort, du fait de la mortalité sélective qu'il entraîne. Il participe donc grandement au processus de vieillissement structural des forêts. Les peuplements courant le plus de risque d'être touchés sont les peuplements les plus âgés, ainsi que ceux évoluant sur des sols au drainage déficient. L'ouverture progressive des peuplements s'effectue alors lorsque la régénération présente dans les trouées ne parvient pas à croître pour atteindre la canopée, du fait de conditions édaphiques défavorables (Harper *et al.*, 2005; St-Denis *et al.*, 2010).

On peut donc souligner que le phénomène de chablis est sans doute particulièrement important dans la dynamique forestière de la zone d'étude à l'échelle du territoire. Cela confirme l'importance de celui-ci dans la dynamique forestière, et indique que le chablis partiel est le moteur de la dynamique d'ouverture des peuplements avec le temps.

#### **1.4.2 - A l'échelle de la trouée**

À l'échelle de la trouée, comme attendu, on a observé que la densité de tige au sol était étroitement liée à la densité initiale du peuplement. L'effet des sols organiques qui fait baisser la densité de tige au sol est sans doute dû au fait que les densités initiales étaient déjà inférieures dans les peuplements sur ce type de sol, les DHP plus bas. Le lien positif entre le volume de bois au sol et la hauteur moyenne du peuplement découle quant à lui de relations allométriques, le volume individuel d'un arbre étant corrélé à sa hauteur. S'agissant du taux de mortalité enfin, on observe une tendance assez marquée des sols organiques à réduire la mortalité, confirmant alors le lien précédemment évoqué entre les types de drainage et l'occurrence de chablis partiel. Pour bien envisager l'effet réel du type de sol sur le taux de mortalité, et donc la sévérité du chablis, il faut rappeler que les peuplements aux densités les plus faibles et aux hauteurs moyennes les plus basses sont souvent situés sur les sols organiques. L'impact du type de sol est donc clair sur ces caractéristiques. L'effet du type de sol est ainsi étroitement lié aux caractéristiques des arbres des peuplements. Ainsi, concernant les taux de mortalité, il est vrai que l'on constate souvent beaucoup plus de survie sur les sols organiques (proche de 40%) que sur les sols minéraux (16%). Cependant, il ne faut sans doute pas voir ici un effet direct du sol. En effet, les résultats qui opposent simplement les peuplements sur sol organique et ceux sur sol minéral sont à relativiser car les forêts avaient déjà une structure différente lors du chablis. Ainsi, le fait que les peuplements situés sur sol organique profond soit plus résistants semble s'expliquer par la présence d'arbres de seconde cohorte, plus petits et donc moins frappés par les vents, sans doute renforcés individuellement

par une densité plus faible (Smith, 1946). Les arbres survivants sur pied, les plus petits, de deuxième cohorte, faisaient partis de ces arbres sous couverts et sont nettement plus présents dans les peuplements âgés.

### **1.4.3 - A l'échelle de l'arbre**

À l'échelle plus fine de l'arbre, on constate que c'est principalement le DHP qui régit non seulement la susceptibilité d'un arbre de succomber ou survivre, mais aussi la façon dont cet arbre va mourir ou survivre. Ce dernier est en interaction avec la hauteur des peuplements. Cette dernière considérée isolément n'a presque pas d'effet sur la place de l'arbre à mourir sur les deux types de sol et prend le plus de sens en interaction avec le DHP. Cela laisse penser que la place de dominance de l'arbre est le facteur important, comme le suggéraient d'autres études (Rich, Frelich et Reich, 2007). En effet, les arbres dominants ont plus de superficie de houppier exposée au vent ne bénéficient que moindrement de la résistance par effet bloc due au couvert forestier.

Ainsi, si le type de sol a toujours un effet certain sur le nombre d'arbres morts, individuellement, on constate que les survivant sur pieds sont composés majoritairement des individus opprimés du peuplement, qui, sous couvert, n'ont pas été directement touchés par l'épisode de vent violent, et il se trouve que ces arbres étaient plus nombreux sur sol organique que sur sol minéral. Contrairement à d'autres études (Gardiner *et al.*, 1997), la densité quant à elle ne semble pas avoir d'effet direct sur la mortalité individuelle des arbres.

De la même façon, quand on observe les types de mortalités

séparément, la variable explicative la plus forte est là encore le DHP, les plus gros arbres étant en règle générale plus sujets aux déracinements. Cependant, d'autres variables influencent aussi la propension à briser ou déraciner. Ainsi, sur sol minéral, où les déracinements sont beaucoup plus fréquents, surtout dans les peuplements à forte densité. Cela pourrait alors être très important pour la création de lits de régénération (puits) de qualité pour les pins gris, compagnons sur ces sols de l'épinette noire.

Certaines études (Smith, Watts et James, 1987) estimaient que l'augmentation de la densité des peuplements renforçait la stabilité des épinettes noires de deux façons : en dissipant par effet bloc une partie de l'énergie au dessus de la canopée et par un entrecroisement racinaire plus important qui semble renforcer l'ancrage des arbres. Cela peut expliquer en partie que dans nos résultats, les peuplements denses les plus hauts semblent favoriser le bris plutôt que le déracinement des arbres.

Sur sol organique, où les peuplements sont en moyenne moins denses, et donc plus résistants individuellement (Gardiner *et al.*, 1997), l'effet de la densité seule semble beaucoup moins important. Par contre, cet effet est beaucoup plus marqué dans les peuplements les plus hauts, qui connaissent beaucoup plus de déracinements. Cela est sans doute dû aux mauvaises conditions d'ancrage de gros individus dans un sol meuble, aggravé peut-être par l'entrecroisement racinaire plus important dans les peuplements denses, ce qui peut conduire les arbres à tomber en groupe.

Il faut noter aussi que, sur sol organique comme minéral, 10 % de l'ensemble des tiges (n total=2019) sont des survivants couchés. Même si une partie de ces arbres finira par mourir le temps passant, la question peut se poser de leur valeur dans la dynamique régénérative des sites, spécialement sur sol organique, où l'implantation des semis est difficile,

tandis que le processus de paludification recouvre progressivement les branches des arbres couchés, facilitant le marcottage par la cime.

Concernant la régénération, d'ailleurs, comme on pouvait s'y attendre, la dynamique régénérative obéit à une logique de succession cyclique, l'essentiel du recrutement étant composé de semis ou marcottes d'épinette noire. Notons que même si la composition des peuplements des différents dispositifs était assez similaires, la présence de semenciers survivants d'essences compagnes à proximité des quadrats joue beaucoup sur la composition et l'abondance de régénération. On a vu que la régénération est plus abondante sur sol minéral que sur sol organique. Cela laisse suggérer que la couverture du sol par les débris ligneux ne nuit pas à la régénération. Sur sol organique, la sphaigne rend l'implantation de la régénération plus difficile et la compétition avec les éricacées s'intensifie. La composition du peuplement ne semble pas fondamentalement perturbée, même si les puits et monticules peuvent contribuer à maintenir certaines espèces de début de succession compagnes de l'épinette noire à l'échelle du territoire. Ce maintien dans le paysage peut revêtir beaucoup d'importance si une perturbation plus sévère touche le peuplement.

Il semble donc que l'effet général du chablis sur la structure soit plus complexe qu'il n'y paraît de prime abord. Sa mortalité partielle sélective suggère qu'il accélère la succession en conférant aux forêts touchées une structure de vieux peuplements. Cependant, la création de microsites encourage le maintien dans les peuplements d'espèces feuillus de début de succession. Il permet en plus de créer et maintenir des conditions uniques (niches écologiques, microsites de régénération).

## **CONCLUSION GENERALE**

### **2.1 - DISCUSSION APPROFONDIE (Reprise des résultats et analyses complémentaires)**

#### **2.1.1 - Échelle du territoire**

Un certain nombre d'études européennes ou russes décrivent l'impact des chablis et tentent de déterminer les facteurs influençant la susceptibilité des peuplements de forêts résineuses s'apparentant à la forêt boréale canadienne. Cependant, en Amérique du Nord, la littérature scientifique est plus restreinte en ce qui concerne les chablis dans ce type de milieu. Cela est sans doute dû au fait que le régime de feu est prépondérant dans ces écosystèmes.

Ainsi, une bonne partie des études portant sur les chablis ont été faites suite à des perturbations dites catastrophiques (« large infrequent disturbance »; sensu Foster, Knight et Franklin, 1998) de par la superficie couverte, ou au moins très sévères au point de vue de la mortalité (Bouchard, Pothier et Ruel, 2009). Bien que le chablis total représente un phénomène très marginal à l'échelle du territoire dans notre étude (intervalle de retour de près de 400 000 ans), nos résultats laissent apparaître une corrélation positive assez forte entre la susceptibilité des peuplements et leur densité initiale. Cela laisse sous entendre que lorsque, par l'ouverture du couvert, le vent s'engouffre sous la canopée, dissipant l'effet bloc de résistance, la stabilité de ce type de peuplements est compromise.

Cependant, les résultats de cette étude font ressortir que les chablis de loin les plus fréquents, et ceux qui ont un fort impact sur la

structure des peuplements, sont les chablis de sévérité modérée, qui semblent influencer fortement la dynamique de trouées des peuplements sénescents (Kneeshaw et Bergeron, 1998). On a vu que l'occurrence de ces chablis partiels est en effet étroitement corrélée avec la maturité structurale des peuplements (c.a.d. l'âge des peuplements dans ECOFOR). Il a été vu également que le risque de chablis partiel est accru sur les sols au drainage déficient. Or, les pessières à mousse de la zone d'étude, situées à l'Ouest du Québec et à l'Est de l'Ontario ont comme particularité d'évoluer dans la ceinture d'argile, zone caractérisée par des sols mal drainés qui peuvent avoir tendance à paludifier lors de l'ouverture du peuplement. En effet, la remontée de la nappe phréatique, ainsi que la mise en lumière du sol, favorisent la couverture de ce dernier par les sphaignes (*Sphagnum spp.*), bryophytes héliophiles. L'accumulation de bois mort peut peut-être contribuer à les protéger d'une dessiccation excessive durant les étés secs. Ce phénomène fragilise les peuplements, en inhibant la régénération par semis dans les trouées et en affaiblissant l'enracinement des arbres. Une étude supplémentaire à l'échelle du territoire, basée sur ECOFOR, a également été effectuée sur les tailles des zones touchées par les phénomènes de chablis totaux et partiels (voir annexe K-1).

En conclusion, à l'échelle du territoire, rappelons que la variation de sévérité des chablis contribue à la création d'une mosaïque forestière composée de peuplements de stades de développements différents. De plus, nos résultats montrent que les chablis de sévérité modérée, très fréquents, par la mortalité partielle qu'ils entraînent, conduisent les peuplements vers des stades de développement plus avancés, aux couvert plus ouverts et ouvrent la voie à l'apparition de structures

bi-étagées ou inéquiennes.

### 2.1.2 - Échelle de la trouée et de l'arbre

A l'échelle plus fine de l'arbre, rappelons que la variable principale conditionnant la mortalité est le DHP, les plus gros arbres ayant un plus gros risque de succomber. Ce sont au contraire les plus petits arbres qui survivent, souvent des individus de seconde cohorte qui n'ont pas été directement frappés par le vent, ni emporté par la chute d'un dominant.

Le DHP influence également fortement les formes que cette mortalité peut prendre, mais le type de sol a également de l'importance. Les déracinements sont ainsi en proportion plus nombreux sur sol minéral, tandis que les proportions de bris sont similaires sur les sols organiques et minéraux. Une analyse complémentaire sur le nombre de tiges impliquées dans les phénomènes de déracinement et renversements, et sur les facteurs agissant sur l'abondance de régénération dans les microsites ainsi créés (puits et monticules) a également été effectuée (voir annexe K-3). Une analyse supplémentaire sur les hauteurs de bris a également été réalisée (voir annexe K2), les chandelles représentant un habitat spécifique pour de nombreux organismes.

Dans l'ensemble, la régénération suite au chablis est cyclique, la grande majorité étant composée de semis ou marcottes d'épinette noire. Même si les puits et monticules ne semblent pas avoir un impact majeur sur la composition de la régénération à l'échelle de la trouée, les microsites semblent favoriser la régénération feuillue de début de succession dans une certaine mesure, permettant un maintien relatif dans les peuplements. Cela peut contribuer à garder au niveau du territoire un

pool de semenciers qui seront alors présents pour de futures perturbations plus sévères.

Pour conclure, nous pouvons souligner que le type de sol a un effet certain sur la mortalité et la survie dans les peuplements. Ainsi, la mortalité est bien plus forte sur les sols minéraux, et les peuplements y connaissent en proportion plus de déracinements, ce qui peut avoir un intérêt par la création de puits de qualité pour les semis. Les survivants sont composés majoritairement d'arbres opprimés. Les plus gros arbres ont également plus de chance de succomber. Le chablis est donc susceptible d'avoir un fort impact sur la structure des peuplements, en supprimant une grande part des dominants.

## 2.2 - LIMITES DE L'ÉTUDE

### 2.2.1 - Limites des données

Plusieurs limites à l'étude sont liées aux données elles-mêmes. Ainsi, l'étude de la base ECOFOR s'inscrit dans un contexte plus large de dynamique des masses d'air polaires et tempérées à l'échelle continentale. Les bases de données écoforestières actuelles ne nous permettent pas de constater l'évolution de la fréquence du phénomène de chablis dans le contexte de changements climatiques.

De plus, à l'échelle du territoire, il aurait été utile de valider les résultats de l'étude de la base ECOFOR (intervalles de retour et variations de susceptibilité des peuplements) en y incorporant un nouvel inventaire

décennal (2ème ou 4ème).

Enfin, à l'échelle de la trouée, le peu d'échantillons étudiés pour la régénération ne nous permettait pas de dégager une grande puissance d'analyse. Une étude de plus grande ampleur sur les proportions de chaque type de régénération (semis ou marcotte) en fonction des types de sols et des types de mortalité serait intéressante et pourrait permettre également d'évaluer la valeur des survivants couchés dans la régénération.

#### 2.2.2 - Études complémentaires potentielles

Des études complémentaires seraient également utiles pour éclaircir certains points.

À l'échelle du territoire, les perturbations secondaires favorisent la création de mosaïques forestières par la juxtaposition de peuplements à différents stades de développement. Ces patrons structuraux sont d'une très grande importance pour la biodiversité en général et pour le maintien dans le paysage de certaines espèces animales. Ainsi, une étude regroupant des données météorologiques et des analyses de photointerprétation plus fines permettrait de mesurer l'impact des événements climatiques et des conditions stationnelles (densité et composition des peuplements, type de sol, ...) sur l'abondance et la tailles des trouées et sur les patrons des bouquets de survie. Même si la topographie est assez uniforme sur la zone d'étude, il serait intéressant d'ajouter à cette étude l'analyse des conditions de topographie et d'exposition aux vents (Waldron, Ruel et Gauthier, 2013).

Aux échelles plus fines du peuplement et de l'arbre, on ignore encore quelles conditions un peuplement chablisé doit réunir pour avoir une dynamique régénérative optimale. Ainsi, une étude temporelle de l'évolution de la survie et du succès de régénération permettrait de déterminer quels facteurs du peuplement post-chablis (type de sol, couverture par les débris ligneux, structure des survivants) et de l'état des arbres le composant (sur pied ou couché) a un effet sur le succès de régénération des forêts. Dans ce cadre, une étude dendrochronologique pourrait permettre de comparer la réponse de croissance des arbres survivants sur pied et couchés, tandis que la production de cônes ou de marcottes serait quantifiée. Dans le contexte de la paludification, le succès reproductif des individus couchés ou sur pied sera ainsi évalué sur le moyen terme sur différents types de sols et les potentiels de semis et de marcottage des deux types de survivants seraient comparés.

### 2.3- APPLICATION DANS L'AMÉNAGEMENT

Ainsi, beaucoup d'études restent encore à réaliser pour parfaire notre compréhension des dynamiques de chablis en forêt boréale. Une connaissance améliorée de ces mécanismes est importante dans un contexte décisionnel d'aménagement : l'estimation du bien-fondé de coupes de récupération suite au chablis, par exemple, ou la création d'attributs comparables à ceux des chablis lors des opérations de coupe, dans un cadre d'aménagement écosystémique.

### 2.3.1 - Aménagement préventif

Une politique d'aménagement préventif, censée réduire la susceptibilité des peuplements aux chablis, semble difficilement envisageable à grande échelle. Nos résultats laissent penser que rajeunir la forêt la rendrait plus résistante au chablis partiel, le plus commun, tout en augmentant la possibilité forestière. Cependant, cela résulterait irrémédiablement en de nombreuses pertes d'habitats, tout en accentuant les différences entre forêts naturelles et aménagées au niveau du paysage, ce qui n'est pas compatible avec la politique d'aménagement écosystémique en vigueur au Québec (Gauthier et al., 2008).

### 2.3.2 - Aménagement écosystémique

Si ce sont bien les incendies qui réinitialisent la pessière à mousse, on sait qu'ils ne frappent pas uniformément l'ensemble du paysage. Une grande partie des peuplements a donc le temps de vieillir et de subir d'autres perturbations, et l'aménagement écosystémique doit en tenir compte en tentant de recréer les attributs de peuplements d'un stade de développement avancé lors de certaines opérations forestières.

La faible représentation des chablis de forte intensité au niveau du territoire rend l'émulation de leurs attributs discutable à cette échelle, et ne justifie pas l'usage de coupes de fortes intensités supplémentaires. Des événements catastrophiques surviennent et touchent parfois de grandes superficies mais leur fréquence est irrégulière et imprévisible à l'échelle du territoire. De plus, les coupes envisagées alors différeraient assez peu somme toutes des CPRS déjà en application, qui émulent les incendies sévères.

Le chablis partiel a beaucoup d'importance dans le processus de vieillissement structural. Ce phénomène pourrait, sous certaines conditions, être émulé lors des aménagements. Une coupe totale de grande envergure ne sera pas adapté. À l'échelle de la zone d'aménagement, l'aménagiste pourrait envisager entre 50% et 75% (données ECOFOR) de la surface en coupes partielles par trouées (Bérard et Côté, 1996) dispersées, le reste du territoire restant inexploité. Les trouées des coupes, elles, devront être réduites (entre 2 et 20 ha) et comprendre plusieurs îlots de rétentions comprenant aussi bien l'épinette noire que les essences compagnes. Ces derniers doivent être suffisamment nombreux pour conserver un pool de semenciers important car il faudra s'attendre à une mortalité supplémentaire des gros DHP dans les îlots résiduels (Lavoie *et al.*, 2012). En ajout des îlots de rétention, il serait intéressant également de conserver des zones de bois mort, y compris dans les pentes, en protection contre une érosion excessive (Stokland, Siitonen et Jonsson, 2012). Sur les sols organiques, nos résultats de régénération sur les microsites laissent penser qu'une préparation de terrain (brûlage dirigé, scarifiage) est envisageable pour faciliter l'implantation des semis des essences compagnes de l'épinette noire. Ces aménagements pourraient être complétés localement par des zones de coupe partielle sélective des plus grosses tiges marchandes, afin d'émuler la mortalité plus forte des arbres dominants, voire de coupes avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM). Ce type d'aménagement est pertinent pour entretenir et conserver une hétérogénéité structurale, et une mosaïque de peuplements de stade de développement différents au niveau du paysage.

Il faut noter que dans tous les cas, ces aménagements seraient à inclure dans les possibilités de coupe forestière déjà existantes, et non

pas en sus, en l'absence de moyen efficace de prévenir les chablis naturels.

### 2.3.3 - Opérations de récupération

Il faut noter que les volumes de récupération de bois dans les chablis occupent la seconde place en importance après les feux (Nappi *et al.*, 2007) et peuvent atteindre sporadiquement des sommets lorsque des grands événements occurred.

Cependant, les coupes de récupération ont un impact important sur la biodiversité du sous-bois (Rumbaitis del Rio, 2006) et sur les attributs du leg suite au chablis (survivants, bois au sol, ...).

Ainsi, ces opérations ne doivent pas être systématiquement appliquées, ni artificiellement justifiées écologiquement par de prétendus risques d'incendies ou d'épidémies. En effet, il est souvent avancé par l'industrie qu'un volume important de bois mort au sol peut augmenter la susceptibilité aux incendies. Cependant, des études réalisées en forêts boréales et subalpines tendent à laisser penser que ce n'est pas toujours le cas et que le volume de bois au sol n'a qu'un effet minime sur le déclenchement des incendies en comparaison des conditions météorologiques (Bessie et Johnson, 1995; Johnson, 1996). De la même façon, on ne peut envisager les zones chabilisées comme des « nids d'épidémies » pour des insectes saproxyliques, comme cela a souvent été fait. Même si certaines études démontrent un accroissement des populations d'insectes dans les zones à forte concentration de bois mort, la relation entre ces aires et les épidémies n'est pas démontrée (Bouget *et al.*, 2011). Cette relation ne sera jamais linéaire, les insectes décomposeurs du bois mort n'étant en effet pas les mêmes que les

défoliateurs ravageurs.

Il faut noter que les résultats de cette étude montrent que les volumes de bois les plus importants sont situés sur les sols minéraux. Sur les sols organiques, le bien-fondé économique d'une opération de récupération est plus discutable : les volumes sont très faibles, et beaucoup de régénération pré-établie serait sacrifiée. En l'absence d'opération de scarifiage, les microsites de régénération seraient perdus également. Une récupération systématique du bois au sol supprimerait la possibilité pour les survivants couchés de marcotter. Dans un contexte de souhait de régénération naturelle, cela peut être problématique, et un regarnis nécessiterait souvent un brûlage dirigé de la matière organique, ou du moins des opérations de scarifiage, pour être efficace. L'aménagiste souhaitant récupérer du bois sur une parcelle chabilisée devra également garder le maximum de legs sur pied, et conserver également quelques zones intouchées, aussi bien parmi les îlots résiduels survivants (pool de semencier, maintien de biodiversité, ...) que parmi les zones touchées par le chablis (conservation de bois mort, protection des pentes contre l'érosion ... ). Sur les sols minéraux, il sera nécessaire de conserver plusieurs puits pour maintenir certaines espèces compagnes (pin gris, ...) au niveau du paysage.

Pour conclure, il faudra retenir que si les chablis de forte sévérité sont extrêmement rares dans la région d'étude, les chablis de sévérité modérée, eux, sont très présents à l'échelle du territoire. Ils participent activement au vieillissement structural des peuplements avec l'âge en amorçant les dynamiques de trouées. Ils permettent également le maintien dans le paysage de quelques espèces compagnes de l'épinette noire.

## ANNEXES

ANNEXE A : Tableau de correspondance des tables ECOFOR avec les variables de densité et de drainage utilisées dans les analyses.

	<b>CODE ECOFOR</b>	<b>Signification du code</b>	<b>Valeur retenue</b>
<b>Densité du peuplement</b>	A	Sup à 80 % de couvert	0,9
	B	De 61 % à 80 % de couvert	0,7
	C	De 41 % à 60 % de couvert	0,5
	D	De 25 % à 40 % de couvert	0,32
	E	Inf à 25 % de couvert	0,13
<b>Drainage du sol</b>	0	Excessif	1
	1	Rapide	0,858
	2	Bon	0,715
	3	Modéré	0,572
	4	Imparfait	0,429
	5	Mauvais	0,286
	6	Très mauvais	0,143
	16	Complexe	0,572

ANNEXE B : Tableau de correspondance des tables ECOFOR avec la variable d'âge utilisée dans les analyses.

	<b>CODE ECOFOR</b>	<b>Signification du code</b>	<b>Valeur retenue</b>
	10	100 % 10 ans	10
	30	100 % 30 ans	30
	50	100 % 50 ans	50
	70	100 % 70 ans	70
	90	100 % 90 ans	90
	120	100 % 120 ans	120
	3030	75 % 30 ans , 25 % 30 ans	30
	3050	75 % 30 ans , 25 % 50 ans	35
	3070	75 % 30 ans , 25 % 70 ans	40
	3090	75 % 30 ans , 25 % 90 ans	45
	30120	75 % 30 ans , 25 % 120 ans	52,5
<b>Age du peuplement</b>	5030	75 % 50 ans , 25 % 30 ans	45
	5050	75 % 50 ans , 25 % 50 ans	50
	5070	75 % 50 ans , 25 % 70 ans	55
	5090	75 % 50 ans , 25 % 90 ans	60
	50120	75 % 50 ans , 25 % 120 ans	67,5
	7030	75 % 70 ans , 25 % 30 ans	60
	7050	75 % 70 ans , 25 % 50 ans	65
	7070	75 % 70 ans , 25 % 70 ans	70
	7090	75 % 70 ans , 25 % 90 ans	75
	70120	75 % 70 ans , 25 % 120 ans	82,5
	9030	75 % 90 ans , 25 % 30 ans	75
	9050	75 % 90 ans , 25 % 50 ans	80

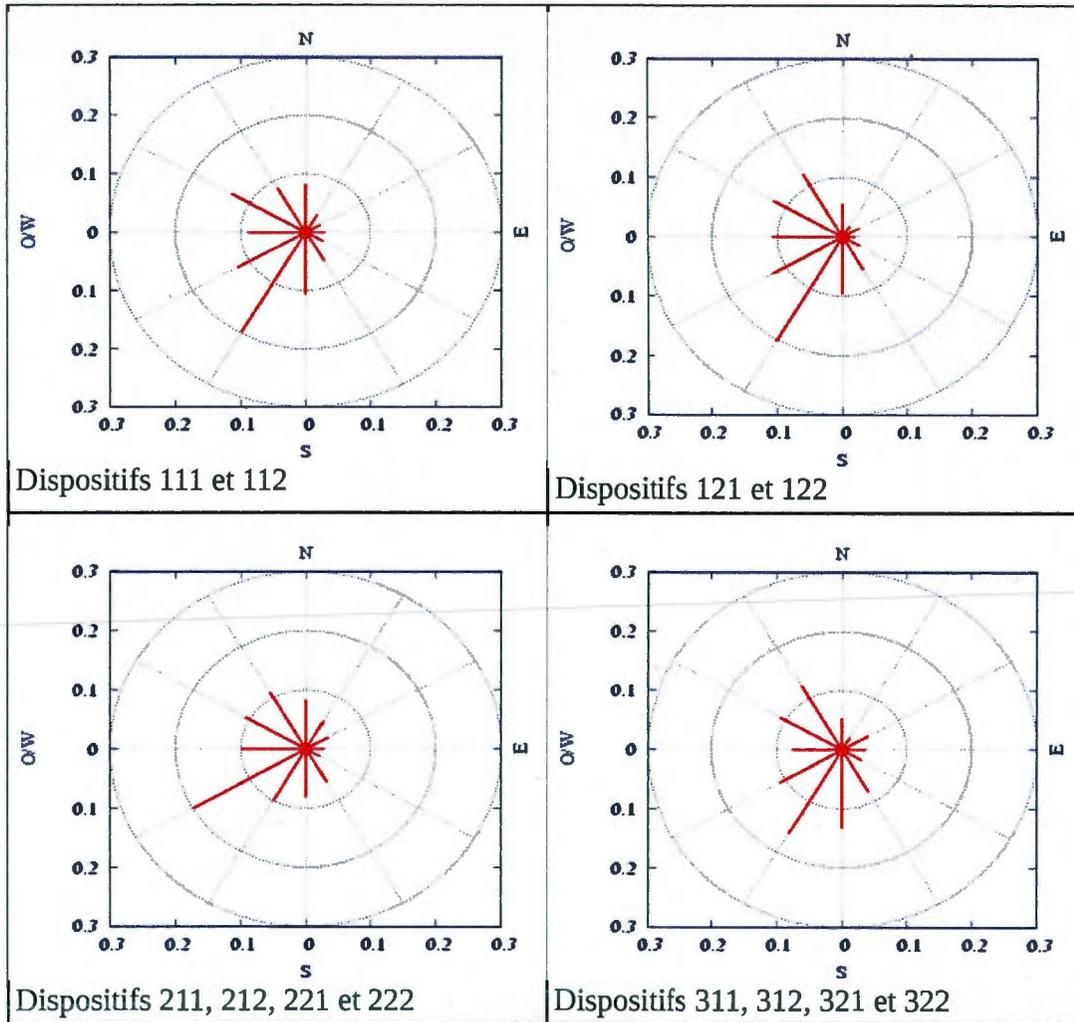
	<b>CODE ECOFOR</b>	<b>Signification du code</b>	<b>Valeur retenue</b>
	9070	75 % 90 ans , 25 % 70 ans	85
	9090	75 % 90 ans , 25 % 90 ans	90
	90120	75 % 90 ans , 25 % 120 ans	97,5
	12030	75 % 120 ans , 25 % 30 ans	97,5
	12050	75 % 120 ans , 25 % 50 ans	102,5
	12070	75 % 120 ans , 25 % 70 ans	107,5
	12090	75 % 120 ans , 25 % 90 ans	112,5
	12012	75 % 120 ans , 25 % 120 ans	120
	JIN , JIR	Jeune inéquien , Jeune irrégulier	45
	VIN , VIR	Vieux inéquien , Vieux irrégulier	120

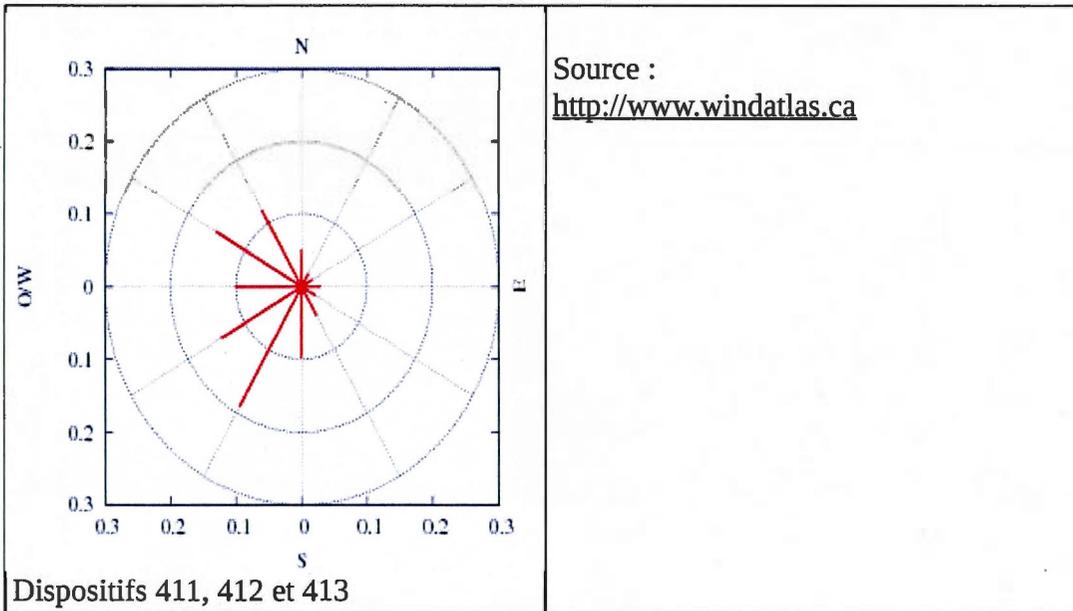
ANNEXE C : Tableau descriptif des dispositifs.

Dispo	Date du chablis	Région	Type éco	Sol	Long	Lat	Alt (m)	L transect (m)	Aire quadrat (m <sup>2</sup> )	H moy
111	Non connue	Villebois	RE22	Min	-79,012635	49,813714	259	90	180	11,4 m
112	Non connue	Villebois	RE22	Min	-79,014234	49,812979	264	60	120	12,4 m
121	Non connue	Villebois	RE39	Org	-78,770903	49,392041	291	90	180	8,2 m
122	Non connue	Villebois	RE39	Org	-78,770436	49,391431	295	60	120	9,4 m
211	2006	Kapuskasing	ST5A	Min	-82,970322	48,668811	302	60	120	10 m
212	2006	Kapuskasing	ST5A	Min	-82,971242	48,668713	306	60	120	11,2 m
221	2006	Kapuskasing	ST12	Org	-83,06882	48,673922	312	60	120	10,5 m
222	2006	Kapuskasing	ST12	Org	-83,068957	48,674262	314	60	120	10 m
311	2004	Matagami	RE11	Min	-76,015422	50,616316	384	60	120	9,6 m
312	2004	Matagami	RE11	Min	-76,016634	50,616301	387	60	120	9,1 m
321	2004	Matagami	RE26	Org	-76,013723	50,616422	379	60	120	8,7 m
322	2004	Matagami	RE26	Org	-76,013579	50,61611	389	60	120	7,4 m
411	Non connue	Amos	XX	Min	-77,51299	49,24503	287	90	180	11,7 m
412	Non	Amos	XX	Min	-77,51411	49,24506	291	90	180	10,2

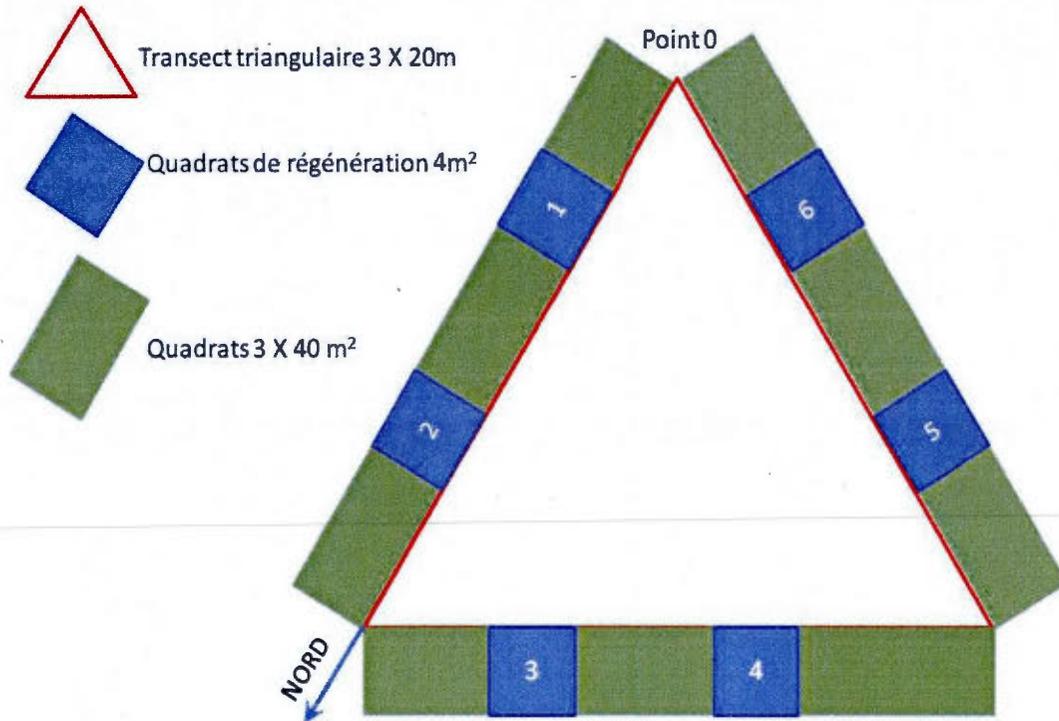
	connue									m
413	Non connue	Amos	XX	Min	-77,51398	49.24573	304	90	180	11,6 m

ANNEXE D : Directions et force des vents dominants annuels à 30m d'altitude sur les sites (Source : <http://www.windatlas.ca>)





ANNEXE E : Schéma des dispositifs expérimentaux.



## ANNEXE F: Test de corrélation de Pearson entre les variables

- Analyses issues des données du transect :

	Densité	Hauteur moyenne
Densité	1	- 0,04142
Hauteur moyenne	- 0,04142	1

- Analyses issues des données du quadrat :

	DHP	Hauteur moyenne	Densité
DHP	1	- 0,1345	0,0651
Hauteur moyenne	- 0,1345	1	- 0,1104
Densité	0,0651	- 0,1104	1

## ANNEXE G : Liste des modèles

Échelle du dispositif :

# 1 variable

modele01= lmer(reponse ~ (1|zone))

# 2 variables

modele02= lmer(reponse ~ dens + (1|zone))

modele03= lmer(reponse ~ sol + (1|zone))

modele04= lmer(reponse ~ hmoy + (1|zone))

# 3 variables

modele05= lmer(reponse ~ hmoy + sol + (1|zone))

modele06= lmer(reponse ~ hmoy \* sol + (1|zone))

modele07= lmer(reponse ~ dens + sol + (1|zone))

modele08= lmer(reponse ~ dens \* sol + (1|zone))

modele09= lmer(reponse ~ dens + hmoy + (1|zone))

modele10= lmer(reponse ~ dens \* hmoy + (1|zone))

# 4 variables

modele11= lmer(reponse ~ dens + hmoy + sol + (1|zone))

modele12= lmer(reponse ~ dens \* hmoy + sol + (1|zone))

modele13= lmer(reponse ~ dens + hmoy \* sol + (1|zone))

modele14= lmer(reponse ~ dens \* sol + hmoy + (1|zone))

modele15= lmer(reponse ~ dens \* hmoy \* sol + (1|zone))

Échelle de l'arbre :

## # 1 variable

```

modele01 = glmer(reponse ~ sol + (1|zone))
modele02 = glmer(reponse ~ dhp + (1|zone))
modele03 = glmer(reponse ~ dens + (1|zone))
modele04 = glmer(reponse ~ hmoy + (1|zone))

```

## # 2 variables

```

modele05 = glmer(reponse ~ sol + dens + (1|zone))
modele06 = glmer(reponse ~ sol * dens + (1|zone))
modele07 = glmer(reponse ~ sol + dhp + (1|zone))
modele08 = glmer(reponse ~ sol * dhp + (1|zone))
modele09 = glmer(reponse ~ sol + hmoy + (1|zone))
modele10 = glmer(reponse ~ sol * hmoy + (1|zone))
modele11 = glmer(reponse ~ dhp + hmoy + (1|zone))
modele12 = glmer(reponse ~ dhp * hmoy + (1|zone))
modele13 = glmer(reponse ~ dens + hmoy + (1|zone))
modele14 = glmer(reponse ~ dens * hmoy + (1|zone))

```

```

modele16 = glmer(reponse ~ dhp * dens + (1|zone))

```

## # 3 variables

```

modele17 = glmer(reponse ~ dhp + hmoy + sol + (1|zone))
modele18 = glmer(reponse ~ dhp * hmoy + sol + (1|zone))
modele19 = glmer(reponse ~ dhp + hmoy * sol + (1|zone))
modele20 = glmer(reponse ~ dhp * hmoy * sol + (1|zone))
modele21 = glmer(reponse ~ dhp + sol * hmoy + (1|zone))
modele22 = glmer(reponse ~ dhp * sol + hmoy + (1|zone))
modele23 = glmer(reponse ~ dens + hmoy + sol + (1|zone))
modele24 = glmer(reponse ~ dens * hmoy + sol + (1|zone))
modele25 = glmer(reponse ~ dens + hmoy * sol + (1|zone))
modele26 = glmer(reponse ~ dens + sol * hmoy + (1|zone))
modele27 = glmer(reponse ~ dens * sol + hmoy + (1|zone))
modele28 = glmer(reponse ~ dens * hmoy * sol + (1|zone))
modele29 = glmer(reponse ~ dens + dhp + sol + (1|zone))
modele30 = glmer(reponse ~ dens * dhp + sol + (1|zone))

```

```
modele31 = glmer(reponse ~ dens + dhp * sol + (1|zone))
modele32 = glmer(reponse ~ dens + dhp * hmoy + (1|zone))
modele33 = glmer(reponse ~ dens * sol + dhp + (1|zone))
modele34 = glmer(reponse ~ dens * dhp * sol + (1|zone))
```

```
# 4 variables
```

```
modele35 = glmer(reponse ~ dens + dhp + hmoy + sol + (1|zone))
modele36 = glmer(reponse ~ dens * dhp + hmoy + sol + (1|zone))
modele37 = glmer(reponse ~ dens + dhp * hmoy + sol + (1|zone))
modele38 = glmer(reponse ~ dens + dhp + hmoy * sol + (1|zone))
modele39 = glmer(reponse ~ dhp * hmoy + dens + sol + (1|zone))
modele40 = glmer(reponse ~ dhp + hmoy * dens + sol + (1|zone))
modele41 = glmer(reponse ~ dhp + hmoy + dens * sol + (1|zone))
modele42 = glmer(reponse ~ dens * dhp * hmoy + sol + (1|zone))
modele43 = glmer(reponse ~ dens + dhp * hmoy * sol + (1|zone))
modele44 = glmer(reponse ~ dhp * hmoy * dens + sol + (1|zone))
modele45 = glmer(reponse ~ dhp + hmoy * dens * sol + (1|zone))
```

## ANNEXE H : Impact des chablis à l'échelle de la trouée dans les différents dispositifs

Type de Sol	Dispositif	Densité initiale relative	Hauteur moyenne (en m)	Densité de tiges au sol (tiges/ha)	Volume de bois au sol (m3/ha)	% de mortalité
Sol Minéral	413	0	11,6	1053	51,33	88,42
	411	0,1106	11,7	1149	102,26	72,27
	112	0,3640	12,37	1969	274,46	93,10
	111	0,4424	11,44	2533	329,54	94,24
	412	0,4608	10,24	2181	398,12	70,25
	212	0,5230	11,23	2005	172,65	81,29
	312	0,5369	9,12	2210	38,08	72,34
	311	0,5852	9,61	2698	88,62	82,43
	211	1	9,97	2704	78,96	82,69
	<b>MOY</b>	<b>0,4470</b>	<b>10,81</b>	<b>2056</b>	<b>170,45</b>	<b>81,89</b>
Sol Organique	322	0,0668	7,4	1273	13,49	41,10
	121	0,3433	8,21	1467	32,77	68,14
	321	0,3433	8,72	1171	71,58	43,36
	222	0,3779	10,06	1302	195,27	55,93
	221	0,3986	10,49	1947	63,41	71,07
	122	0,4539	9,42	1306	36,80	74,42
	<b>MOY</b>	<b>0,3306</b>	<b>9,05</b>	<b>1411</b>	<b>68,89</b>	<b>59,00</b>

## ANNEXE I : Tableaux de sélection des modèles à l'échelle du chablis

## I-1 - Taux de mortalité

Modnames	K	AICc	Delta_AICc	Modellik	AICcWt	LL	Cum.Wt
1 tauxmort 1	4	119.924182164411		0	1 0.573063715665699	-53.9620910822055	0.573063715665699
3 tauxmort 3	5	122.323441978067	2.39925981365624	0.301305702463113	0.172667365404775	-52.8283876557003	0.745731081070475
2 tauxmort 2	4	124.331582096328	4.40739993191667	0.110393947947452	0.0632627659977725	-56.1657910481638	0.808993847068247
5 tauxmort 5	5	124.586571750483	4.66238958607212	0.0971795682271404	0.0556900844550334	-53.9599525419082	0.86468393152328
7 tauxmort 7	5	124.634873405867	4.71069124145555	0.0948607150388703	0.0543612338308801	-53.9841033695999	0.919045165354161
4 tauxmort 4	6	125.846021632534	5.9218394681229	0.0517712794599463	0.0296682417720841	-51.6730108162669	0.948713407126245
6 tauxmort 6	6	126.071159834418	6.14697767000689	0.046259481297642	0.0265096302371947	-51.7855799172089	0.975223037363439
9 tauxmort 9	6	126.835619378975	6.91143721456449	0.0315646136429864	0.018088534777802	-52.1678096894877	0.993311572141241
8 tauxmort 8	6	129.873918075705	9.94973591129425	0.00690943123059732	0.00395954433414273	-53.6869590378526	0.997271116475384
0 tauxmort 10	7	132.97202943403	13.047847269619	0.00146789829164664	0.000841199249230353	-51.486014717015	0.998112315724614
2 tauxmort 12	7	132.985411454689	13.0612292902784	0.00145810935447468	0.000835589564522172	-51.4927057273447	0.998947905289137
1 tauxmort 11	7	133.335262773789	13.4110806093785	0.00122411113225297	0.000701493673836633	-51.6676313868947	0.999649398962973
4 tauxmort 14	4	134.722388680282	14.7982065158708	0.000611801143034388	0.000350601036275808	-61.3611943401409	0.999999999999249
3 tauxmort 13	10	174.64545894017	54.7212767757588	1.31046590682648e-12	7.50980461819201e-13	-49.8227294700849	1

## I-2 - Densité de tiges au sol

Modnames	K	AICc	Delta_AICc	Modellik	AICcWt	LL	Cum.Wt
6 denssol 6	5	228.350372003965		0,00	1 0.607254298113181	-105.841852668649	0.607254298113181
1 denssol 1	4	230.48837501102	2.13800300705469	0.343351181259288	0.208501480581941	-109.24418750551	0.815755778695122
7 denssol 7	6	232.41050644598	4.06013444201488	0.131326692939172	0.0797486987443024	-104.95525322299	0.895504477439425
8 denssol 8	5	233.619719459249	5.26934745528374	0.0717423731436508	0.0435658644483216	-108.476526396291	0.939070341887746
0 denssol 10	6	233.830200089964	5.47982808599869	0.0645758974050679	0.0392139912537433	-105.665100044982	0.97828433314149
1 denssol 11	7	237.284938984741	8.93456698077588	0.0114784548696192	0.00697034105527446	-103.642469492371	0.985254674196764
9 denssol 9	6	237.775808173572	9.42543616960702	0.0089803350667943	0.00545334706780736	-107.637904086786	0.990708021264571
2 denssol 2	4	238.348453162709	9.99808115874359	0.00674441462651962	0.00409557477021145	-113.174226581354	0.994803596034783
3 denssol 13	7	239.785821967538	11.4354499635727	0.00328718079823469	0.00199615466840313	-104.892910983769	0.996799750703186
4 denssol 4	5	240.819169876848	12.4687978728823	0.00196080743009157	0.00119070873969536	-112.07625160509	0.997990459442881
2 denssol 12	7	241.190357710258	12.8399857062925	0.00162866787459776	0.000989015567048351	-105.595178855129	0.99897947500993
5 denssol 5	6	241.562669428272	13.2122974243064	0.00135202918892454	0.000821025536148906	-109.531334714136	0.999800500546079
3 denssol 3	4	244.39215494377	16.0417829398044	0.000328527020281331	0.000199499445112155	-116.196077471885	0.999999999991191
4 denssol 14	10	278.263196344239	49.912824340274	1.45066758336061e-11	8.80924125129192e-12	-101.63159817212	1

## I-3 - Volume de bois au sol

ModnamesK	AICc	Delta_AICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
3 volsol 3	4 191.856758864471		0	1 0.549779320102439	-89.9283794322355	0.549779320102439
2 volsol 2	4 193.767020757716	1.91026189324501	0.384761758001397	0.211534057715428	-90.883510378858	0.76131337781786
8 volsol 8	5 195.978291010414	4.12153214594284	0.127356368243151	0.0700178975434356	-89.6558121718735	0.83133127536130
4 volsol 4	5 196.208466915856	4.35170805138526	0.11351117080746	0.0624060943105571	-89.7709001245948	0.89373736967186
1 volsol 1	4 196.596731125372	4.73997226090069	0.0934820228226248	0.0513944829492234	-92.2983655626858	0.94513185262108
9 volsol 9	6 198.073265772086	6.21650690761481	0.0446789210345343	0.0245635468292768	-87.7866328860429	0.96969539945036
6 volsol 6	5 198.41526673199	6.55850786751861	0.037656340454104	0.0207026772524033	-90.8743000326614	0.99039807670276
10 volsol 10	6 201.705091464621	9.84833260014977	0.00726878373887121	0.00399622698192828	-89.6025457323103	0.99439430368469
5 volsol 5	6 202.031644969453	10.1748861049822	0.00617378576845486	0.00339421974223923	-89.7658224847266	0.99778852342693
7 volsol 7	6 204.008668127205	12.1519092627337	0.00229745191926762	0.001263091554143	-90.7543340636023	0.99905161498107
11 volsol 11	7 205.146730401579	13.2899715371079	0.00130052692650909	0.000715002809431084	-87.5733652007894	0.99976661779050
13 volsol 13	7 208.661301945544	16.8045430810733	0.000224357108643633	0.000123346898650245	-89.3306509727721	0.99988996468915
12 volsol 12	7 208.889702186131	17.0329433216605	0.00020014435819036	0.000110035229168235	-89.4448510930657	0.9999999991832
14 volsol 14	10 237.116786686402	45.2600278219312	1.48562716878017e-10	8.16767094777673e-11	-81.058393343201	

## ANNEXE J : Tableaux de sélection des modèles à l'échelle de l'arbre

## J-1 – Mortalité individuelle

Modnames	K	AICc	Delta_AICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
mort20	9	1607.38779336659		0	10.615780979167086	-794.645326796627	0.615780979167086
mort43	10	1608.33115055016	0.943357183564103	0.62395402464411	0.384219020250594	-794.106180026699	0.9999999941768
mort8	5	1651.1230664087	43.7352730421076	3.1842424418698e-10	1.96079592875998e-10	-820.545378115498	0.9999999961376
mort22	6	1651.33220046126	43.9444070946677	2.86809309641595e-10	1.76611717525337e-10	-819.643470920286	0.99999999790371
mort31	6	1653.01537498102	45.627581614428	1.23622220789389e-10	7.61242121644998e-11	-820.485058180166	0.99999999866496
mort34	9	1653.05644770346	45.6686543368705	1.2110936102052e-10	7.45768409155162e-11	-817.479653965062	0.99999999941073
mort18	6	1654.79306692769	47.4052735610976	5.08247954737673e-11	3.12969423228033e-11	-821.373904153501	0.9999999997237
mort39	7	1656.76734615387	49.379552787276	1.89394059473642e-11	1.16625259391108e-11	-821.35348439769	0.99999999984032
mort37	7	1656.76734616131	49.3795527947207	1.89394058768654e-11	1.1662525895699e-11	-821.353484401412	0.99999999995695
mort7	4	1661.33660862887	53.948815262276	1.9282512127898e-12	1.18738041989182e-12	-826.657540051787	0.99999999996882
mort17	5	1661.75451495743	54.3667215908317	1.56464712684324e-12	9.63479939818501e-13	-825.86110238986	0.99999999997845
mort29	5	1663.03687122685	55.6490778602592	8.24055156180108e-13	5.07437490960273e-13	-826.502280524574	0.99999999998353
mort19	6	1663.5716567121	56.1838633455086	6.30709087498081e-13	3.88378659469148e-13	-825.763199045706	0.99999999998741
mort21	6	1663.57165671225	56.1838633456528	6.30709087452621e-13	3.88378659441154e-13	-825.763199045778	0.9999999999913
mort35	6	1663.7349566779	56.3471633113106	5.81258011048356e-13	3.57927627192069e-13	-825.844849028607	0.99999999999488
mort33	6	1664.56260560024	57.1748122336487	3.84279548296339e-13	2.36632036523805e-13	-826.258673489776	0.99999999999724
mort38	7	1665.57595704787	58.1881636812784	2.31526550114876e-13	1.42569645732916e-13	-825.757789844691	0.99999999999867
mort41	7	1665.71949050987	58.3316971432773	2.15492870026384e-13	1.32696410508372e-13	-825.82955657569	0.99999999999999
mort32	6	1676.59343473054	69.2056413639416	9.37963458966791e-16	5.77580057185517e-16	-832.274088054923	1
mort45	10	1687.57541839094	80.187625024344	3.86792876806984e-18	2.38179696415059e-18	-833.728313947089	1
mort40	7	1698.8723562702	91.4845622604305	1.36263555111777e-20	8.39085053915182e-21	-842.405989134267	1
mort36	7	1698.94113518663	91.5533418200353	1.31657142194257e-20	8.10719639347201e-21	-842.440378914069	1
mort42	10	1700.126110069	92.7383167024095	7.27998354329908e-21	4.48287539461298e-21	-840.003659786121	1
mort44	10	1700.12611006901	92.7383167024132	7.27998354328584e-21	4.48287539460483e-21	-840.003659786123	1
mort30	6	1705.11029946097	97.7225060943786	6.02320192215973e-22	3.70897317734859e-22	-846.532520420141	1
mort12	5	1706.76608793795	99.3782945713531	2.63194932587959e-22	1.62070433300828e-22	-848.36688888012	1
mort11	4	1714.1127934865	106.725000119911	6.68283415253707e-24	4.11516215806052e-24	-853.045632480604	1
mort15	4	1725.80819417003	118.420400803436	1.92901983447271e-26	1.18785372250434e-26	-858.893332822367	1
mort16	5	1745.49055552172	138.102762155129	1.02651719892584e-30	6.32109765886411e-31	-867.729122672008	1
mort2	3	1756.78043303708	149.392639670489	3.62911288299045e-33	2.23473868459574e-33	-875.383761435163	1
mort9	4	1893.75981241141	286.372019044816	6.53290253070709e-63	4.02283711716195e-63	-942.869141943057	1
mort10	5	1895.75185937802	288.364066011429	2.41289640312786e-63	1.48581570974682e-63	-942.859774600158	1
mort23	5	1895.76645350349	288.378660136895	2.39535343063336e-63	1.47501308096665e-63	-942.867071662891	1
mort27	6	1896.10583669157	288.718043324977	2.02149875887525e-63	1.24480048512525e-63	-942.030289035441	1
mort25	6	1897.73117124854	290.343377881945	8.96884594539077e-64	5.52284473825148e-64	-942.842956313924	1
mort26	6	1897.73117125599	290.343377889398	8.96884591196902e-64	5.522844717671e-64	-942.842956317651	1
mort5	4	1902.56092163982	295.173128273223	8.01621935008939e-65	4.93623540061618e-65	-947.269696557261	1
mort6	5	1902.97300003319	295.585206666593	6.52360874499513e-65	4.01711418069606e-65	-946.47034492774	1
mort1	3	1904.63920199132	297.251408624723	2.83580750900976e-65	1.7462363246274e-65	-949.31314591228	1
mort13	4	1912.58589706654	305.198103699941	5.33425579741281e-67	3.28473325805856e-67	-952.28218427062	1
mort28	9	1919.46634458461	312.078551218016	1.71002965862109e-68	1.05300373759045e-68	-950.684602405635	1
mort24	6	1930.84670155621	323.458908189618	5.77817279785791e-71	3.55808890326156e-71	-959.400721467761	1
mort14	5	1935.24195913122	327.854165764627	6.41759741514561e-72	3.95183442019852e-72	-962.604824476757	1
mort4	3	1940.79395579984	333.406162433248	3.99734572432201e-73	2.46148946419237e-73	-967.390522816543	1
mort3	3	2005.53173235514	398.143938988549	3.50059724794475e-87	2.15560120100903e-87	-999.759411094193	1

## J-2 – Types de mortalité

Modnames	K	AICc	Delta_AICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
45 type45	10	1484.29637287212	0.00	0.00	10.999979684496101	-732.068821356697	0.999979684496101
28 type28	9	1508.36059652059	24.0642236484696	5.95004470949106e-06	5.94992383133456e-06	-745.115410012279	0.999985634419933
21 type21	6	1508.94459863989	24.6482257677624	4.44330146835178e-06	4.44321120044347e-06	-748.442083492605	0.999990077631133
19 type19	6	1508.94459864266	24.6482257705361	4.44330146218952e-06	4.44321119428133e-06	-748.442083493992	0.999994520842327
38 type38	7	1510.94645320099	26.6500803288716	1.63308423156137e-06	1.63305105463229e-06	-748.432909825839	0.999996153893383
20 type20	9	1511.81760801082	27.5212351386922	1.05642755885361e-06	1.05640609699541e-06	-746.843915757391	0.999997210299478
41 type41	7	1512.60440137169	28.3080284995704	7.12836147720639e-07	7.128216660951e-07	-749.261883911189	0.999997923121144
43 type43	10	1513.81460307745	29.5182302053313	3.89222334481516e-07	3.89214427233662e-07	-746.827936459362	0.999998312335577
31 type31	6	1514.21574736429	29.9193744921711	3.18486023204479e-07	3.18479553000433e-07	-751.077657854809	0.999998630815129
8 type8	5	1514.72574086454	30.4293679924169	2.46800875822371e-07	2.46795861938216e-07	-752.341303214441	0.999998877610983
35 type35	6	1515.16212555951	30.8657526873835	1.9842069388248e-07	1.984166628661e-07	-751.550846952415	0.999999076027649
29 type29	5	1515.57810243378	31.2817295616546	1.61160547267405e-07	1.61157273209678e-07	-752.76748399906	0.999999237184922
7 type7	4	1515.72136252193	31.4249896498036	1.50020359073768e-07	1.50017311334579e-07	-753.846313444871	0.999999387202234
37 type37	7	1515.73069371742	31.4343208452995	1.49322054694712e-07	1.49319021141927e-07	-750.825030084053	0.999999536521258
39 type39	7	1515.73069371887	31.4343208467512	1.4932205458632e-07	1.49319021033538e-07	-750.825030084779	0.999999685840273
22 type22	6	1516.74047308665	32.4441002145229	9.01266343487647e-08	9.01248033807732e-08	-752.340020715985	0.99999977596508
33 type33	6	1516.96687078077	32.6704979086419	8.04806580292246e-08	8.04790230241025e-08	-752.453219563045	0.999999856444103
17 type17	5	1517.72813873975	33.4317658676241	5.50027345525813e-08	5.5001617144313e-08	-753.842502152045	0.99999991144572
32 type32	6	1517.8837680174	33.5873951452807	5.08850040536107e-08	5.08839702991124e-08	-752.911668181364	0.99999996232969
18 type18	6	1518.48552476259	34.189151890464	3.76634410943614e-08	3.7662675942577e-08	-753.212546553956	0.99999999992366
27 type27	6	1536.28215014753	51.9857772754106	5.1455511049958e-12	5.14544657053226e-12	-762.110859246429	0.9999999999751
24 type24	6	1538.21801685922	53.9216439870954	1.954626491769e-12	1.95458678254689e-12	-763.078792602271	0.99999999999466
10 type10	5	1543.44979676668	59.1534238945594	1.4288847739372e-13	1.42885574542301e-13	-766.703331165513	0.99999999999609
26 type26	6	1544.16862743906	59.8722545669325	9.97482100695874e-14	9.97461836344367e-14	-766.05409789219	0.99999999999709
25 type25	6	1544.16862744403	59.8722545719081	9.97482098214329e-14	9.97461833862873e-14	-766.054097894678	0.99999999999808
23 type23	5	1544.56907758256	60.2727047104352	8.16485482984922e-14	8.16468895670909e-14	-767.26297157345	0.99999999999989
13 type13	4	1545.39637134364	61.0999984715133	5.3988829235431e-14	5.39877324251601e-14	-768.683817855726	0.99999999999994
1 type1	3	1548.1482002757	63.8518274035791	1.36380365365599e-14	1.36377594729755e-14	-771.065485636774	0.999999999999958
5 type5	4	1548.23336797759	63.936995105463	1.30694682518951e-14	1.30692027390619e-14	-770.102316172701	0.999999999999977
6 type6	5	1548.72276641474	64.4263935426186	1.02326094291602e-14	1.02324015485435e-14	-769.339815989542	0.999999999999983
9 type9	4	1549.54975507972	65.2533822075959	6.76718564749502e-15	6.76704816870861e-15	-770.760509723768	0.999999999999988
11 type11	4	1549.60577818365	65.3094053115224	6.58025658428734e-15	6.58012290305904e-15	-770.788521275731	0.999999999999994
12 type12	5	1549.89678402139	65.600411149263	5.68920671078663e-15	5.68909113168551e-15	-769.926824792864	0.999999999999999
15 type15	4	1560.88320008761	76.5868272154864	2.34089415325109e-17	2.34084659680679e-17	-776.427232227713	0.999999999999999
4 type4	3	1579.70717444071	95.4108015685895	1.91340842724118e-21	1.91336955538481e-21	-786.84497271928	0.999999999999999
34 type34	9	1582.91148848019	98.6151156080709	3.85478117643517e-22	3.85470286461315e-22	-782.39085599208	0.999999999999999
2 type2	3	1583.74556299699	99.4491901248664	2.54028678829887e-22	2.54023518109271e-22	-788.864166997418	0.999999999999999
30 type30	6	1588.94023440299	104.643861530864	1.89179549115347e-23	1.8917570583748e-23	-788.439901374156	0.999999999999999
36 type36	7	1589.75865336496	105.462280492838	1.25648343245622e-23	1.25645790636215e-23	-787.839009907823	0.999999999999999
44 type44	10	1591.15743216291	106.86105929079	6.24332308599747e-24	6.24319624974297e-24	-785.499351002092	0.999999999999999
42 type42	10	1591.15743216292	106.861059290792	6.24332308599179e-24	6.24319624973729e-24	-785.499351002093	0.999999999999999
40 type40	7	1591.81038670397	107.514013831847	4.50431270148729e-24	4.50422119410504e-24	-788.864876577327	0.999999999999999
3 type3	3	1601.77764279582	117.4812699237	3.0850795898237e-26	3.08501691487726e-26	-797.880206896835	0.999999999999999
16 type16	5	1611.93682831286	127.640455440732	1.91967304690244e-28	1.91963404777717e-28	-800.946846938599	0.999999999999999
14 type14	5	1617.27055805649	132.974185184371	1.33359073442944e-29	1.33356364186167e-29	-803.613711810418	0.999999999999999

## J-3 – Types de survie

Modnames	K	AICc	Delta_AICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
type8	5	402.564451901427		0	10.373602250851761	-196.217008559409	0.373602250851761
type31	6	403.179628755242	0.615176853814944	0.735217851632327	0.274679044236233	-195.498311109647	0.648281295087994
type22	6	404.027054999693	1.46260309826584	0.481282169869148	0.179808101957933	-195.922024231872	0.828089397045927
type34	9	407.290466534024	4.72601463259724	0.0941366982584302	0.0351696823571025	-194.447864845959	0.863259079403029
type28	9	408.207324730165	5.64287282873835	0.0595203853389727	0.0222369499342043	-194.90629394403	0.885496029337234
type33	6	409.450058017028	6.88560611560115	0.0319749320121624	0.0119459065705759	-198.63352574054	0.89744193590781
type18	6	409.779955536592	7.21550363516542	0.0271127327684932	0.0101293779890513	-198.798474500322	0.907571313896861
type7	4	410.061797757169	7.49734585574242	0.0235489763190217	0.0087979505580413	-200.987514930645	0.916369264454902
type17	5	410.067273942384	7.50282204095743	0.0234845852356522	0.00877389390435967	-199.968419579888	0.925143158359262
type20	9	410.089121836939	7.52466993551252	0.023229437014846	0.00867856995476568	-195.847192497417	0.933821728314027
type21	6	410.592533403216	8.02808150178953	0.0180602705426059	0.0067473577257093	-199.204763433634	0.940569086039737
type19	6	410.592533404834	8.02808150340746	0.0180602705279957	0.00674735772025091	-199.204763434443	0.947316443759988
type30	6	410.666315636037	8.10186373461073	0.0174061468604278	0.00650297564571214	-199.241654550045	0.9538194194057
type43	10	410.901345274811	8.33689337338433	0.0154762809763212	0.00578197340756789	-195.208914395647	0.959601392813268
type29	5	410.989288375913	8.42483647448631	0.0148105096721016	0.00553323974975892	-200.429426796652	0.965134632563027
type35	6	411.00661371733	8.44216181590286	0.014682765206757	0.00548551412997234	-199.411803590691	0.970620146692999
type40	7	411.015825031293	8.45137312986634	0.0146152969138403	0.00546030782387753	-198.385641773288	0.976080454516877
type41	7	411.132696889716	8.56824498828911	0.0137857132593397	0.00515037350328628	-198.4440777025	0.981230828020163
type37	7	411.457907188482	8.8934552870553	0.0117168460017681	0.00437744003914403	-198.606682851883	0.985608268059307
type39	7	411.457907188484	8.89345528705746	0.0117168460017555	0.0043774400391393	-198.606682851884	0.989985708098446
type45	10	411.996480918377	9.43202901695003	0.00895078081613023	0.00334403185978701	-195.75648221743	0.993329739958233
type36	7	412.028131023636	9.46367912220933	0.00881024913208033	0.00329152890630998	-198.89179476946	0.996621268864543
type38	7	412.25291333975	9.68846143832303	0.00787367219093676	0.00294162165300289	-199.004185927517	0.999562890517546
type1	3	419.215344647181	16.6508927457545	0.000242272756656885	9.05136472070732e-05	-206.581698297617	0.999653404164753
type5	4	419.794605863766	17.2301539623391	0.000181350854353797	6.77530873804685e-05	-205.853918983944	0.999721157252134
type6	5	419.93484397372	17.3703920722932	0.000169070285976871	6.31650393931097e-05	-204.902204595556	0.999784322291527
type9	4	420.191399960511	17.626948059084	0.000148715714696289	5.55605257475617e-05	-206.052316032316	0.999839882817274
type23	5	420.79482536536	18.2303734639333	0.000109982781970262	4.10898148990283e-05	-205.332195291376	0.999880972632173
type10	5	421.183449716578	18.6189978151516	9.05599126941889e-05	3.38333872194879e-05	-205.526507466985	0.999914806019393
type27	6	421.73277719771	19.1683252962836	6.88099192589488e-05	2.57075407160712e-05	-204.774885330881	0.999940513560109
type24	6	422.187103593479	19.6226516920526	5.48271062872455e-05	2.04835303166036e-05	-205.002048528766	0.999960997090425
type25	6	422.450115045334	19.885663143907	4.80709952566248e-05	1.79594320285593e-05	-205.133554254693	0.999978956522454
type26	6	422.450115045338	19.8856631439117	4.80709952565127e-05	1.79594320285175e-05	-205.133554254695	0.999996915954482
type15	4	428.262163427608	25.6977115261817	2.62913473740396e-06	9.82250655686673e-07	-210.087697765865	0.999997898205138
type32	6	428.353773472088	25.7893215706608	2.51142362249302e-06	9.38273518205676e-07	-208.08538346807	0.999998836478656
type16	5	429.308450929912	26.7439990284856	1.55816842309602e-06	5.8213523007481e-07	-209.589008073652	0.999999418613886
type14	5	429.378922921488	26.8144710200615	1.50422083710992e-06	5.61980290522387e-07	-209.62424406944	0.999999980594177
type3	3	437.351741274652	34.787289373225	2.7927759276512e-08	1.0433873726951e-08	-215.649896611352	0.999999991028051
type13	4	438.796573814017	36.2321219125903	1.35610929548092e-08	5.06645485192666e-09	-215.354902959069	0.999999996094506
type11	4	440.50913806264	37.9446861612131	5.75991522282457e-09	2.15191729196258e-09	-216.211185083381	0.999999998246423
type12	5	441.627298840811	39.062846939384	3.29314280028779e-09	1.23032556256379e-09	-215.748432029101	0.999999999476748
type2	3	443.622362002773	41.0579101013465	1.21447366605496e-09	4.53730095238324e-10	-218.785206975413	0.999999999930479
type4	3	447.374612448259	44.8101605468327	1.86036118903085e-10	6.95035127619185e-11	-220.661332198156	0.999999999999992
type44	10	465.272991757788	62.7085398563615	2.41553639877603e-14	9.02449835597082e-15	-222.394737637136	0.999999999999991
type42	10	465.27299175779	62.7085398563633	2.41553639877384e-14	9.02449835596261e-15	-222.394737637137	0.999999999999991

## ANNEXE K : ANALYSES COMPLEMENTAIRES

### K-1 : Taille des événements de chablis

#### Introduction

Une lecture rapide de la base ECOFOR nous permet ainsi de constater que, en ce qui concerne le chablis total les événements de grande superficie sont moins fréquents que les petits, ce qui rejoint d'autres études (Schulte et Mladenoff, 2005).

#### Méthodes :

Les polygones chabilisés contigus ont été fusionnés. La sélection par les AIC et la hiérarchisation des variables se sont effectués de la manière standard à cette étude. On a testé, par une régression, les variations dans les tailles des événements en fonction de la sévérité du chablis.

#### Résultats :

Concernant la taille des événements, on peut voir que la taille moyenne des trouées des chablis partiels est plus grande que celle des chablis sévères. Cela est également vrai pour la surface maximale touchée par un événement (voir tableau). Ainsi, si les trouées créées lors de ces événements sont de tailles variables, cette superficie semble influencée en partie par la sévérité de la perturbation (P-Value=0,0000), les chablis de forte sévérité semblant provoquer des trouées de taille réduite (Pente=-5,4347).

Tableau 1.1 : Caractéristiques des chablis de la zone d'étude

1 KM2 = 100 ha	SUPERFICIE TOTALE		TAILLE DES ÉVÈNEMENTS			
	km2	% Aire	Taille moy	Taille min	Taille max	Ecart -type
<b>PESSIERE</b>	12996,8 7	100%				
<b>Chablis total</b>	15,50	0,12%	14,30	0,1265	43,303 7	14,1 738
<b>Chablis partiel</b>	1862,5 8	14,33%	16,92	0,00000 67	1030,8 298	32,0 181

Les superficies ne comptabilisent que les forêts productives de plus de 4 m de haut, excluant les parcelles en régénération et les boisés improductifs (dénudés humides, ...)

## K-2 Étude sur les hauteurs de bris

### Introduction

On sait que la présence de bois mort au sol (« coarse woody debris ») semble favoriser le peuplement de plusieurs manières (protection des semis contre le pâturage, contre l'érosion du sol, contre sa dessiccation, etc.) tout en revêtant beaucoup d'importance pour la biodiversité (Stokland, Siitonen et Jonsson, 2012). Cependant, les arbres brisés en hauteur (les «chandelles»), ou les arbres morts sur pied représentent un type d'habitat particulier et sont souvent plus susceptibles d'être colonisés que les vivants. Des études ont montré que certains insectes saprophytes préféraient les chandelles au bois au sol, et que la colonisation des chicots était stratifiée verticalement par taxon. De même, si l'espèce principale des peuplements étudiés, l'épinette, est inintéressante en terme d'habitat pour la plupart des oiseaux ou mammifères cavicoles, de part ses diamètres de tiges trop petits, ce n'est pas le cas de certaines espèces compagnes comme les pins ou le peupliers. Notons enfin que certains pics très communs dans la régions ne se nourrissent que sur les chandelles et pas sur les troncs au sol (Drapeau *et al.*, 2009).

### Méthodologie

Les hauteurs de bris des tiges cassées ont été comparées en fonction de leur Dhp et de l'espèce et de la hauteur moyenne, du type de sol et de la densité du peuplement, avec un effet pondérateur de la zone d'échantillonnage. Les modèles linéaires à effet mixte aléatoire produits ont par la suite subi un test « likelihood » logarithmique pour vérifier par les probabilités qu'ils reflétaient correctement la dispersion des données.

Là encore, la sélection du meilleur modèle explicatif s'est faite par l'étude des variations de l'AIC.

### Résultats

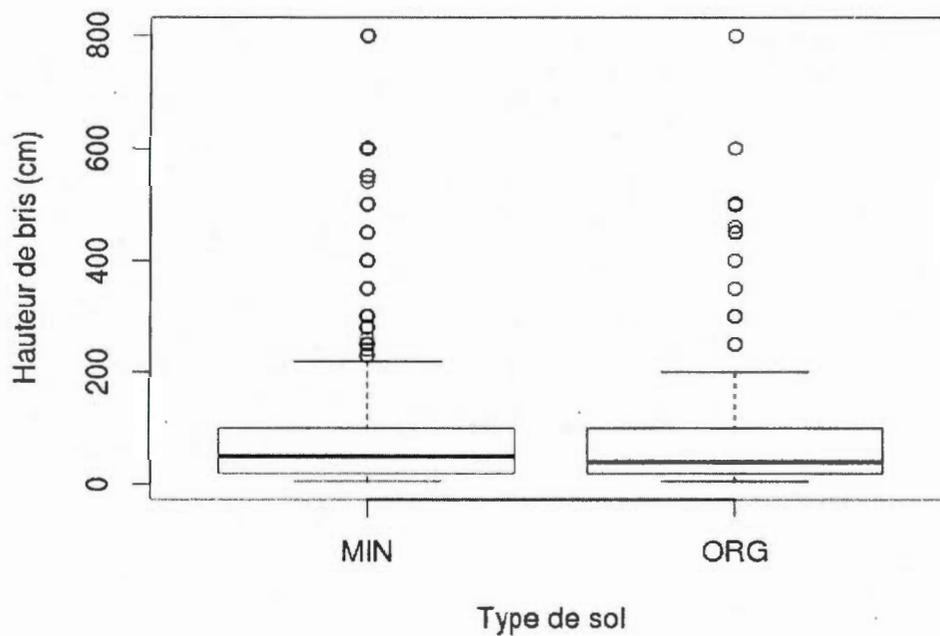
En ce qui concerne la hauteur de bris, les hauteurs moyennes de bris sur les deux types de sol sont sensiblement similaires (93cm sur sol organique et 96,5 sur sol minéral). Les hauteurs minimales sont égales (5cm), ainsi que les maximales (800cm), et les écart-types sont similaires (133,86 sur sol minéral et 134,39 sur sol organique).

Les facteurs influençant cette hauteur sont le sol organique, qui semble provoquer des bris plus hauts (P-Values : 0,0137 et 0,0029), et l'interaction entre le Dhp et la hauteur moyenne du peuplement (P-value : 0,0450). (voir tableau)

Tableau : Modèles régissant les hauteurs de bris

<b>Modèles</b>	<b>Pente des modèles</b>	<b>P-Value modèles (intercept)</b>	Variable significative	Pente des variables	P-Value des variables
Dhp*Sp * Hmoy + Sol	0,3806	0,7036	Sol organique	2,4755	0,0137
Dhp*Sp * Hmoy + Sol + Densité	-0,4154	0,6781	Sol organique	2,9932	0,0029
			Dhp * H moy	2,0107	0,0450

Figure : Hauteur des bris en fonction du type de sol



### Discussion

Ce résultat n'est pas étonnant car cela revient à dire que les dominants sont plus susceptibles de briser à cause de la prise au vent, la tige peut être plus résistante sous le couvert.

## K-3 - Étude sur les puits et monticules

## K-3-1 - Phénomène de déracinement

Introduction

Le type de mortalité des arbres, également, a un impact, par la création de micro-niches écologiques. Ainsi, les déracinements, par exemple, en bouleversant le sol, créent également des conditions particulières localement, qui favorisent l'émergence de microsites de régénération, (Ulanova, 2000; Ruel et Pinneau, 2002). Il est donc intéressant d'étudier la taille de ces puits et monticules, ainsi que leur superficie

Méthodologie

Pour l'étude des arbres renversés, la variable aléatoire de la zone d'échantillonnage n'a pas été testée. Dans un premier temps, une comparaison descriptive a été faite entre la régénération de chaque espèce sur les monticules, et au fond des puits associés. Elle a été suivie d'une régression faisant ressortir comment le nombre de tiges concernées dans le déracinement conditionne les mensurations (Hauteur ou profondeur, et superficie) du meilleur de ces deux microsites de régénération. Par la suite, des modèles comprenant le type de sol, la densité et hauteur moyenne du peuplement, les hauteurs maximales d'enracinements et longueurs des racines maximales des monticules, ainsi que les Dhp et espèces des arbres ont été testés pour voir leur effet et sur le nombre d'arbres déracinés lors du renversement. Enfin, des régressions ont permis de mettre à jour le lien entre ce nombre d'arbres, les autres variables, et les surfaces des microsites créés.

## Résultats

On constate que sur sol organique on trouve en moyenne 1278 déracinements par ha, avec une moyenne de 2,6 arbres par déracinement, tandis que sur sol minéral on observe une moyenne de 4288 déracinements par ha, comprenant en moyenne 1,5 arbres par déracinement.

Concernant les modèles régissant le nombre de tiges concernées lors d'un phénomène de déracinement, on constate que là encore les Dhp des arbres concernés sont la variable clef, en interaction avec un sol organique (P-Value= 0,0002) (voir App. P). La densité initiale du peuplement (P-Value= 0,0005), la longueur maximale racinaire (P-Value = 2,37e-05), ou ces deux variables réunies (P-Value = 9,29e-05) peuvent également interagir avec le Dhp et le type de sol pour accroître la susceptibilité des arbres à tomber en groupe. La présence de pins ou de sapins (« autres résineux ») semble quant-à-elle diminuer la taille des groupes d'arbres renversés (P-Value = 0,0086).

Ensuite, une régression nous a permis de déterminer de quelle façon le nombre de tiges concernées par le renversement influençait les dimensions (profondeur ou superficie) des puits. Si pour la profondeur, aucune relation significative n'apparaît, en revanche, le nombre de tiges semble bien conditionner fortement (pente= 7,473) la surface des puits (P-Value= 5.76e-11).

Modèle retenu

nbtige.lmer = lm(nbtige.ok ~ dhp.ok \* sp.ok \* lracine.ok \* hracine.ok \* dens.ok \* sol.ok)

	<b>Estimate</b>	<b>Std. Error</b>	<b>t value</b>	<b>Pr(&gt; t )</b>
<b>(Intercept)</b>	<b>2.089e+00</b>	<b>3.004e+00</b>	<b>0.695</b>	<b>0.487048</b>
dhp.ok:sol.okORG	5.408e+00	1.457e+00	3.711	0.000227 ***
dhp.ok:dens.ok:sol.okORG	-5.175e-02	1.485e-02	-3.485	0.000530 ***
dhp.ok:lracine.ok:sol.okORG				2.73e-05 ***
dhp.ok:lracine.ok:dens.ok:sol.okORG				9.29e-05 ***
sp.okRX	-3.969e+02	1.506e+02	-2.635	0.008655 **
sp.okRX:lracine.ok	1.361e+00	4.182e-01	3.254	0.001205 **
dhp.ok:sp.okRX:lracine.ok				0.002431 **
sp.okRX:lracine.ok:dens.ok				0.002585 **
dhp.ok:sp.okRX:lracine.ok:dens.ok				0.009568 **
dhp.ok:sp.okRX				0.026776 *
sp.okRX:hracine.ok				0.010054 *
sp.okRX:dens.ok				0.011141 *
dhp.ok:sp.okRX:hracine.ok				0.015484 *
dhp.ok:sp.okRX:dens.ok				0.039939 *
sp.okRX:hracine.ok:dens.ok				0.012642 *
dhp.ok:sp.okRX:lracine.ok:hracine.ok				0.011069 *
dhp.ok:sp.okRX:hracine.ok:dens.ok				0.023063 *

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 1.171 on 556 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.3683, Adjusted R-squared: 0.3115

F-statistic: 6.484 on 50 and 556 DF, p-value: < 2.2e-16

### Discussion

Par contre, malgré une densité initiale de peuplement plus élevée sur ce type de sol, les arbres ont tendance à tomber en groupe plus petits que sur sol organique. Les grands groupes sont provoqués par les grands Dhp, donc les plus grands arbres. Cela est sans doute lié à des longueurs de racines plus importante, qui facilite l'entrecroisement racinaire. Rappelons que la surface des puits créés est directement liée avec le Dhp et le système racinaire de l'individu déraciné (Putz, 1983) pour les tiges seules, ou avec le nombre de tiges que compte le groupe.

**K-3-2 : Variables influençant la régénération dans les puits**

Compte tenu des contrastes assez forts entre les différents types d'espèce, chaque type de régénération a été étudié séparément dans les modèles. Cependant, aucune différence majeure ne ressort des analyses. Ainsi, il apparaît que la caractéristique principale, la plus significative pour tous les groupes, est la surface des puits. Ainsi, plus le puits est étendu, et plus il est susceptible d'abriter une régénération abondante. On a vu que cette surface était fortement liée avec le nombre de tiges concernées lors du déracinement, il n'est donc pas étonnant que cette variable apparaisse ici également, de façon souvent moins significative, parfois en interaction avec la surface de puits (voir tableau).

Tableau: Variables influençant l'abondance de régénération de chaque groupe d'espèce dans les puits

<b>Régénération de <i>Picea mariana</i></b>					
<b>Modèles</b>	<b>Pente des modèles</b>	<b>P-Value modèles (intercept)</b>	Variable significative	Pente des variables	P-Value des variables
Aire des puits	0,342	0,73314	Aire des puits	3,668	0.00042
Aire puits * Nombre tiges	-0,915	0,362928	Aire des puits	3,607	0.000522
			Aire puits * Nombre tiges	-2,041	0.044383
<b>Régénération d'autres résineux</b>					
<b>Modèles</b>	<b>Pente des modèles</b>	<b>P-Value modèles (intercept)</b>	Variable significative	Pente des variables	P-Value des variables
Aire des puits	0,911	0,3647	Aire des puits	2,537	0.0207
Aire puits * Nombre tiges	-0,583	0,56135	Aire des puits	3,061	0.00295
			Aire puits * Nombre tiges	-2,036	0.04489
Aire puits + Nombre tiges	1,336	0,1851	Aire des puits	2,544	0.0127
<b>Régénération Feuillue</b>					
<b>Modèles</b>	<b>Pente des modèles</b>	<b>P-Value modèles (intercept)</b>	Variable significative	Pente des variables	P-Value des variables
Aire puits + Nombre tiges	1,252	0,2140	Aire des puits	4,747	8.14e-06
			Nombre tiges	-2,088	0.0398
Aire puits * Nombre de tiges	0,309	0,7584	Aire des puits	3,004	0.0035



## BIBLIOGRAPHIE

- Angelstam, P. et T. Kuuluvainen. 2004. «Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective». *Ecological Bulletins*, vol. 51, p. 117-136.
- Arnold, T.W. 2010. «Uninformative parameters and model selection using akaike's information criterion». *Journal of Wildlife Management*, vol. 74, no. 6, p. 1175-1178.
- Basnet, K. 1990. *Studies of ecological and geological factors controlling the pattern of tabonuco forests in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico*. Thèse de doctorat, New Brunswick, New Jersey. Rutgers University.
- Basnet, K., G. Likens, F. Scatena et A. Lugo. 1992. «Hurricane Hugo: damage to a tropical rain forest in Puerto Rico». *Journal of Tropical Ecology*, vol. 8, no. 1, p. 47-55.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker. 2013. *lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R Development Core Team, R Package version 0.999999-2*.
- Bérard, J. et M. Côté. 1996. *Manuel de foresterie*. Sainte-Foy: Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan et V. Kafka. 2004. «Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec». *Ecology*, vol. 85, no. 7, p. 1916-1932.
- Bessie, W.C. et E.A. Johnson. 1995. «The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests». *Ecology*, vol. 76, no. 3, p. 747-762.
- Bouchard, M., D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 2006. «Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests». *Ecology*, vol. 87, no. 9, p. 2319-2329.
- Bouchard, M., D. Pothier et J.-C. Ruel. 2009. «Stand-replacing windthrow in the boreal forests of eastern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, no. 2, p. 481-487.

- Boucher, D., L. De Grandpré, et S. Gauthier. 2003. «Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec». *Forestry Chronicle*, vol. 79, no. 2, p. 318-328.
- Bouget, C., L.M. Nageleisen, D. Piou et Y. Paillet. 2011. «Bois morts, peuplements riches en bois morts, et risques phytosanitaires en forêt - synthèse des connaissances disponibles». Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire, France.
- Bromley, S. 1939. «Factors influencing tree destruction during the New England hurricane». *Science*, vol. 90, no. 2323, p. 15-16.
- Burnham, K.P. et D.R. Anderson. 2002. «Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach». New York: Springer Verlag.
- Canham, C. et O. Loucks. 1984. «Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin». *Ecology*, vol. 65, no. 3, p. 803-809.
- Coutts, M.P. 1986. «Components of tree stability in Sitka spruce on peaty gley soil». *Forestry*, vol. 59, no. 2, p. 173-197.
- Coutts, M.P., C.C.N. Nielsen et B.C. Nicoll. 1999. «The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers». *Plant and Soil*, vol. 217, no. 1-2, p. 1-15.
- Cremer, K.W., C.J. Borough, F.H. McKinnell et P.R. Carter. 1982. «Effects of stocking and thinning on wind damage in plantations». *New Zealand Journal of Forestry Science*, vol. 12, no. 2, p. 244-268.
- Curtis, J. 1943. «Some observations on wind damage». *Journal of Forestry*, vol. 41, no. 12, p. 877-882.
- De Grandpré, L., L. Archambault et J. Morissette. 2000. «Early understory successional changes following clearcutting in the balsam fir-yellow birch forest». *Ecoscience*, vol. 7, no. 1, p. 92-100.
- Drapeau, P., A. Nappi, L. Imbeau et M. Saint-Germain. 2009. «Standing

- deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: managing for snag dynamics». *The Forestry Chronicle*, vol. 85, no. 2, p. 227-234.
- Elie, J. et J. Ruel. 2005. «Windthrow hazard modelling in boreal forests of black spruce and jack pine». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no. 11, p. 2655-2663.
- Everham, E. et N. Brokaw. 1996. «Forest damage and recovery from catastrophic wind». *The Botanical Review*, vol. 62, no. 2, p. 113-185.
- Fenton, N.J. et Y. Bergeron. 2006. «Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light». *Journal of Vegetation Science*, vol. 17, no. 1, p. 65-76.
- Fenton, N.J., N. Lecomte, S. Légaré et Y. Bergeron. 2005. «Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications». *Forest Ecology and Management*, vol. 213, no. 1-3, p. 151-159.
- Fenton, N.J., C. Béland, S. De Blois et Y. Bergeron. 2007. «Sphagnum establishment and expansion in black spruce (*Picea mariana*) boreal forests». *Botany*, vol. 85, no. 1, p. 43-50.
- Foster, D.R. 1983. «The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador». *Canadian Journal of Botany*, vol. 61, no. 9, p. 2459-2471.
- Foster, D.R. 1988 «Species and stand response to catastrophic wind in central New England, USA». *The Journal of Ecology*, vol. 76, no. 1, p. 135-151.
- Foster, D.R., D.H. Knight et J.F. Franklin. 1998. «Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances». *Ecosystems*, vol. 1, no. 6, p. 497-510.
- Frelich, L.E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Frelich, L. et P. Reich. 1998. «Disturbance severity and threshold

- responses in the boreal forest». *Conservation Ecology*, vol. 2, no. 2, 7p.
- Furley, P. et W. Newey. 1979. «Variations in plant communities with topography over tropical limestone soils». *Journal of Biogeography*, vol. 6, no. 1, p. 1-15.
- Gardiner, B.A., G.R. Stacey, R.E. Belcher et C.J. Wood. 1997. «Field and wind tunnel assessments of the implications of respacing and thinning for tree stability». *Forestry*, vol. 70, no. 3, p. 233-252.
- Gardiner, B., H. Peltola et S. Kellomaki. 2000. «Comparison of two models for predicting the critical wind speeds required to damage coniferous trees». *Ecological modelling*, vol. 129, no. 1, p. 1-23.
- Gauthier, S., A. Leduc, B. Harvey, Y. Bergeron et P. Drapeau. 2001. «Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique». *Naturaliste canadien*, vol. 125, no. 3, p. 10-17.
- Gauthier, S., A. Leduc, Y. Bergeron et H. Le Goff. 2008. « La fréquence des feux et l'aménagement forestier inspiré des perturbations naturelles », dans Gauthier, S., M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron (sous la direction de). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presse de l'université du Québec. Québec.
- Groot, A et B.J. Horton. 1994. «Age and size structure of natural and second-growth peatland *Picea mariana* stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, p. 225-233.
- Harper, K., Y. Bergeron, P. Drapeau, S. Gauthier et L. De Grandpré. 2005. «Structural development following fire in black spruce boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 206, no. 1-3, p. 293-306.
- Heinselman, M.L. 1981. «Fire and succession in the conifer forests of northern North America», dans West D.C., H.H. Shugart et D.B. Botkin (Eds.). *Forest Succession: Concepts and Applications*. New York: Springer-Verlag.
- Inventaire Forestier National (IFN). 2003. «Les tempêtes de décembre 1999. Bilan national et enseignements». *L'If*, vol. 2, p. 1-8.

- Johnson, E. A. 1996. *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Cambridge: Cambridge University Press.
- King, H. 1945. «Notes on the three cyclones in Mauritius in 1945: Their effect on exotic plantations, indigenous forest and on some timber buildings». *Empire Forestry Journal*, vol. 24, p. 192-195.
- Kneeshaw, D. 2001 «Are non-fire gap disturbances important to boreal forest dynamics?». *Recent research developments in ecology*, vol. 1, p. 43-58.
- Kneeshaw, D. et Y. Bergeron. 1998. «Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest». *Ecology*, vol. 79, no. 3, p. 783-794.
- Kneeshaw, D.D., B.D. Harvey, G.P. Reyes, M.-N. Caron, et S. Barlow. 2011. «Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures?». *Forest Ecology and Management*, vol. 262, no. 3, p. 482-490.
- Kuuluvainen, T. et R. Kalmari. 2003. «Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland ». *Annales Botanici Fennici*, vol. 40, p. 401-413.
- Lavallée, A. 1987. *Les caries de l'épinette noire dans la forêt boréale au Québec*. Centre de foresterie des Laurentides, Service canadien des forêts, Sainte-Foy, Québec.
- Lavoie, S., J.-C. Ruel, Y. Bergeron et B.D. Harvey. 2012. «Windthrow after group and dispersed tree retention in eastern Canada». *Forest Ecology and Management*, vol. 269, p. 158-167.
- Liegel, L. 1984. «Assessment of hurricane rain/wind damage in *Pinus caribaea* and *Pinus oocarpa* provenance trials in Puerto Rico». *Commonwealth Forestry Review*, vol. 63, no. 1, p. 47-53.
- Lindemann, J.D. et W.L. Baker. 2001. «Attributes of blowdown patches from a severe wind event in the Southern Rocky Mountains, USA». *Landscape Ecology*, vol. 16, no. 4, p. 313-325.
- Linder, P., B. Elfving, et O. Zackrisson. 1997. «Stand structure and

- successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden». *Forest Ecology and Management*, vol. 98, no. 1, p. 17-33.
- Lohmander, P. et F. Helles. 1987. «Windthrow probability as a function of stand characteristics and shelter». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 2, no. 1-4, p. 227-238.
- Lord, G. et A. Faucher. 2003. «Normes de cartographie écoforestière - Troisième inventaire écoforestier». Ministère des ressources naturelles, de la faune et des parcs du Québec. Direction des inventaires forestiers.
- Lorimer, C. 1977. «The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine». *Ecology*, vol. 58, no. 1, p. 139-148.
- Lugo, A.E., M. Applefield, D.J. Pool et R.B. McDonald. 1983. «The impact of Hurricane David on the forests of Dominica». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 13, no. 2, p. 201-211.
- Lutz, H. 1960. «Movement of rocks by uprooting of forest trees». *American Journal of Science*, vol. 258, no. 10, p. 752-756.
- MacLean, D.A. 1980. «Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion». *The Forestry Chronicle*, vol. 56, no. 5, p. 213-221.
- Marshall, P., G. Davis et V.M. LeMay. 2000. «Using Line Intersect Sampling for Coarse Woody Debris». Forest Research Technical Report (TR-003), Vancouver Forest Region, British Columbia Ministry of Forests.
- Mason, W.L. 2002. «Are irregular stands more windfirm?». *Forestry*, vol. 75, no. 4, p. 347-355.
- Mazerolle, M. J. 2013. *AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)*. R Development Core Team, R package version 1.30.
- McCarthy, J. 2001. «Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests». *Environmental Reviews*, vol. 9, no. 1, p. 1-59.

- Mitchell, S.J. 1995. «A synopsis of windthrow in British Columbia: occurrence, implications, assessment and management», dans Coutts, M.P. et J. Grace (Eds.). *Wind and Trees*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nagel, T.A., et M. Svoboda, M. 2008. «Gap disturbance regime in an old-growth Fagus-Abies forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no. 11, p. 2728-2737.
- Nappi, A., S. Déry, J.-P. Jetté, F. Bujold, P. Beaupré, I. Bergeron, S. Brais, M. Chabot, P. Drapeau, M.-C. Dumont, J. Duval, S. Gauthier, J. Pelletier et P. Petitclerc. 2007. «Stratégie pour une approche écosystémique lors de la récupération des bois brûlés - Document exploratoire». Ministère des ressources naturelles de la faune. Direction de l'environnement et de la protection des forêts, Québec.
- Nicoll, B.C., B.A. Gardiner, B. Rayner et A.J. Peace. 2006. «Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth». *Canadian Journal of forest research*, vol. 36, no. 7, p. 1871-1883.
- Nilsson, C., I. Stjernquist, L. Barring, P. Schlyter, A.M. Jonsson et H. Samuelsson. 2004. «Recorded storm damage in Swedish forests 1901-2000». *Forest Ecology and Management*, vol. 199, no. 1, p. 165-173.
- O'Kinneide, M. 1975. «Aspect and wind direction as factors in forest stability: The case of northern Ireland». *Journal of Biogeography*, vol. 2, no. 2, p. 137-140.
- Overpeck, J., P. Bartlein et T. Webb. 1991. «Potential magnitude of future vegetation change in eastern North America: comparisons with the past». *Science*, vol. 254, no. 5032, p. 692-695.
- Papaik, M. et C. Canham. 2006. «Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests». *Ecology*, vol. 94, no. 5, p. 1011-1026.
- Peterson, C. et S. Pickett. 1991. «Treefall and resprouting following catastrophic windthrow in an old-growth hemlock-hardwoods forest». *Forest ecology and management*, vol. 42, no. 3-4, p. 205-217.

- Peterson, T. C., M. P. Hoerling, P. A. Stott et S. Herring, Eds., 2013. «Explaining Extreme Events of 2012 from a Climate Perspective» Bulletin of the American Meteorological Society, vol. 94 no. 9, p. S1-S74.
- Pham, A., L. De Grandpré, S. Gauthier, et Y. Bergeron. 2004. «Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no. 2, p. 353-364.
- Pickett, S.T.A. et P.S. White (Eds.). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Academic Press.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar. 2013. *nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R Development Core Team, R package version 3.1-109*.
- Poulin, J., C. Messier, M. Papaik, M. Beaudet et K.D. Coates. 2006. «Rapport de paramétrisation du modèle de simulation de la dynamique forestière SORTIE-ND pour la forêt boréale et sub-boréale de l'ouest du Québec (SORTIE-ND/Boréal)». Université du Québec À Montréal.  
Disponible à [www.cef-cfr.ca/uploads/CEF/parametrisation.pdf](http://www.cef-cfr.ca/uploads/CEF/parametrisation.pdf).
- Putz, F. 1983. «Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama». *Ecology*, vol. 64, no. 5, p. 1069-1074.
- R Development Core Team. 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raupach, M.R. 1992. «Drag and drag partition on rough surfaces». *Boundary-Layer Meteorology*, vol. 60, no. 4, p. 375-395.
- Reilly, A. 1991. «The effects of Hurricane Hugo in three tropical forests in the US Virgin Islands». *Biotropica*, vol. 23, no. 4a, p. 414-419.
- Reyes, G., D. Kneeshaw, L. De Grandpré et A. Leduc. «Comparing natural regeneration abundance and diversity after disturbances of different size and severity». Manuscrit *non-publié*.

- Rich, R., L. Frelich et P.B. Reich. 2007. «Wind-throw mortality in the southern boreal forest: effects of species, diameter and stand age». *Ecology*, vol. 95, no. 6, p. 1261-1273.
- Richards, P. et G. Williamson. 1975. «Treefalls and patterns of understory species in a wet lowland tropical forest». *Ecology*, vol. 56, no. 5, p. 1226-1229.
- Robitaille, A. et J.-P. Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles. Éd. Les publications du Québec.
- Ruel, J. 1995. «Understanding windthrow: silvicultural implications». *Forestry Chronicle*, vol. 71, no. 4, p. 434-445.
- Ruel, J. 2000. «Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies». *Forest Ecology and Management*, vol. 135, no. 1, p. 169-178.
- Ruel, J., D. Pin, et K. Cooper. 1998. «Effect of topography on wind behaviour in a complex terrain». *Forestry*, vol. 71, no. 3, p. 261-266.
- Ruel, J. et R. Benoit. 1999. «Analyse du chablis du 7 novembre 1994 dans les régions de Charlevoix et de la Gaspésie, Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 75, no. 2, p. 293-301.
- Ruel, J. et M. Pineau. 2002. «Windthrow as an important process for white spruce regeneration». *Forestry Chronicle*, vol. 78, no. 5, p. 732-738.
- Rumbaitis del Rio, C.M. 2006. «Changes in understory composition following catastrophic windthrow and salvage logging in a subalpine forest ecosystem». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, no. 11, p. 2943-2954.
- Saint-Denis, A., D. Kneeshaw, Y. Bergeron. «The role of gaps and tree regeneration in the transition from dense to open black spruce stands». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no. 3, p. 469-476.
- Sainte-Marie, G. 2009. «Interactions entre le peuplier faux-tremble et l'épinette noire en forêt boréale de l'Ouest du Québec». Mémoire de

maîtrise, Montréal. Université du Québec À Montréal, 77p.

Schaetzl, R., S. Burns, D. Johnson et T. Small. 1988. «Tree uprooting: review of impacts on forest ecology». *Plant Ecology*, vol. 79, no. 3, p. 165-176.

Schulte, L.A. et D.J. Mladenoff. 2005. «Severe wind and fire regimes in northern forests: historical variability at the regional scale». *Ecology*, vol. 86, no. 2, p. 431-445.

Simard, M., N. Lecomte, Y. Bergeron, P.Y. Bernier et D. Paré. 2007. «Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils». *Ecological Applications*, vol. 17, no. 6, p. 1619-1637.

Simard, M., P. Y. Bernier, Y. Bergeron, D. Paré et L.Guérine. 2009. «Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography». *Canadian journal of forest research*, vol. 39, no. 3, p. 546-552.

Smith, D.M. 1946. *Storm damage in New England forests*. M.S. Thesis. New Haven: Yale University.

Smith, V.G., M. Watts et D.F. James. 1987. «Mechanical stability of black spruce in the clay belt region of northern Ontario». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 17, no. 9, p. 1080-1091.

Stocks, B. J., J. A. Mason, J. B. Todd, E. M. Bosch, B. M. Wotton, B. D. Amiro, M.D. Flannigan, K.G. Hirsch, K.A. Logan, D.I. Martell et W. R. Skinner. 2003. « Large forest fires in Canada, 1959-1997 ». *Journal of Geophysical Research*, vol. 108(DI), 8149, doi:10.1029/2001JD000484

Stoeckeler, J., C. Arbogast Jr. 1955. «Forest management lessons from a 1949 windstorm in northern Wisconsin and upper Michigan». *USDA Forest Service Lake States Forest Experiment Station Paper*, vol. 34.

Stokes, A., J. Ball, A.H. Fitter, P. Brain et M.P. Coutts. 1996. «An experimental investigation of the resistance of model root systems to uprooting». *Annals of Botany*, vol. 78, no. 4, p. 415-421.

Stokland, J.N., J. Siitonen et B.G. Jonsson (Eds.). 2012. *Biodiversity and Dead Wood*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Touliatos, P. et E. Roth. 1971. «Hurricanes and trees: Ten lessons from Camille». *Journal of Forestry*, vol. 69, no. 5, p. 285-289.
- Treter, U. 1995. «Kahlschlag und Feuer-Auswirkungen auf die Holzressourcen der Walder Kanadas». *Heidelberger Geographische Gesellschaft J*, vol. 9, p. 61-75.
- Ulanova, N. 2000. «The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review». *Forest Ecology and Management*, vol. 135, no. 1-3, p. 155-167.
- Vaillancourt, M.A. 2008. *Effets des régimes de perturbation par le chablis sur la biodiversité et les implications pour la récupération: revue de littérature*. Ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction du développement socio-économique, des partenariats et de l'éducation et Service de la mise en valeur de la ressource et des territoires fauniques.
- Valinger, E. et J. Fridman. 2000. «Models for snow and wind damage assessments in Swedish pine, spruce, and birch forests». *USDA Forest Service General Technical Report NC*, p. 204-210.
- Van Wagner, C.E. 1968. «The line intersect method in forest fuel sampling». *Forest Science*, vol. 14, no. 1, p. 20-26.
- Van Wagner, C.E. 1978. «Age-class distribution and the forest fire cycle». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 8, no. 2, p. 220-227.
- Van Wagner, C. E. 1982. *Practical aspects of the line intersect method*. Chalk River, Canada: Petawawa National Forestry Institute.
- Waldron, K., J.-C. Ruel et S. Gauthier. 2013. «The effects of site characteristics on the landscape-level windthrow regime in the North Shore region of Quebec, Canada». *Forestry*, vol. 86, no. 2, p. 159-171.
- Weaver, P. 1989. «Forest changes after hurricanes in Puerto Rico's Luquillo Mountains». *Interciencia*, vol. 14, no. 4, p. 181-192.
- Webb, S. 1989. «Contrasting windstorm consequences in two forests,

- Itasca State Park, Minnesota». *Ecology*, vol. 70, no. 4, p. 1167-1180.
- Webb, S. et S. Scanga. 2001 «Windstorm disturbance without patch dynamics: twelve years of change in a Minnesota forest». *Ecology*, vol. 82, no. 3, p. 893-897.
- Wiley, K.N. 1965. «Effects of the October 12, 1962 windstorm on permanent growth plots in southwest Washington». *Weyerhaeuser Forestry Paper*, vol. 7, 13p.
- Whitney, R. 1989. «Root rot damage in naturally regenerated stands of spruce and balsam fir in Ontario». *Canadian journal of forest research*, vol. 19, no. 3, p. 295-308.
- Wunderle, J.M. Jr, D.J. Lodge et R.B. Waide. 1992. «Short-term effects of Hurricane Gilbert on terrestrial bird populations on Jamaica». *The Auk*, vol. 109, no. 1, p. 148-166.
- Zhang, Q., K. Pregitzer et D. Reed. 1999. «Catastrophic disturbance in the presettlement forests of the Upper Peninsula of Michigan». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no. 1, p. 106-114.