

CARACTÉRISATION DU RÉGIME DE PERTURBATIONS NATURELLES  
DE LA FORÊT FEUILLUE DU NORD-EST DE L'AMÉRIQUE DU NORD



**Institut Québécois d'Aménagement  
de la Forêt Feuillue**

Synthèse rédigée par :

Frédéric Doyon, ing. f., Ph. D.

Et

Sylvie Sougavinski, biol., M. Sc.

Remis à la Direction de l'Environnement forestier  
Ministère des ressources naturelles du Québec

Juin 2002

## RÉSUMÉ

Cette revue recueille, par agent de perturbation, des informations sur l'intervalle de retour, l'intensité (totale, partielle), l'importance (locale, régionale), la distribution de taille, la répartition spatiale et la spécificité (conditions de sites ou de peuplement favorisant l'émergence des perturbations). Les articles sur la forêt précoloniale caractériseront la composition et la structure des paysages forestiers précoloniaux.

Cette revue de la littérature vise donc à remplir ce mandat. Elle présente les caractéristiques des régimes des perturbations naturelles prévalant ou qui prévalaient dans cette partie du continent en décrivant, par agent de perturbation, la nature de la perturbation, son cycle de récurrence, l'étendue des perturbations observée et leur sévérité. Une section sur les caractéristiques des forêts précoloniales s'ajoute à la revue des régimes des perturbations naturelles. Des recommandations sur l'aménagement du territoire forestier et les besoins futurs en information dans ce domaine d'étude terminent cette revue.

## TABLE DES MATIÈRES

<b>RÉSUMÉ.....</b>	<b>I</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES .....</b>	<b>II</b>
<b>0 INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
<b>1 SECTEUR À L'ÉTUDE .....</b>	<b>3</b>
<b>2 LE FEU.....</b>	<b>3</b>
2.1 LE FEU EN FORÊT FEUILLUE COMME PROCESSUS ÉCOLOGIQUE AU NIVEAU DU PEUPLEMENT. .....	4
2.2 L'ADAPTATION DES ARBRES DE LA FORÊT FEUILLUE AU FEU .....	5
2.2.1 <i>La pruche du Canada (Tsuga canadensis)</i> .....	6
2.2.2 <i>L'érable à sucre (Acer saccharum)</i> .....	7
2.2.3 <i>Le hêtre à grandes feuilles (Fagus grandifolia)</i> .....	7
2.2.4 <i>Le tilleul d'Amérique (Tilia americana)</i> .....	8
2.2.5 <i>L'ostryer de virginie (Ostrya virginiana)</i> .....	8
2.2.6 <i>Le bouleau jaune (Betula alleghaniensis)</i> .....	8
2.2.7 <i>Le frêne d'Amérique (Fraxinus americana)</i> .....	9
2.2.8 <i>L'érable rouge (Acer rubrum)</i> .....	9
2.2.9 <i>Le cerisier tardif (Prunus serotina)</i> .....	9
2.2.10 <i>Le bouleau blanc (Betula papyrifera)</i> .....	9
2.2.11 <i>Le pin blanc (Pinus strobus)</i> .....	10
2.2.12 <i>Le chêne rouge (Quercus rubra)</i> .....	11
2.2.13 <i>Le pin rouge (Pinus resinosa)</i> .....	11
2.2.14 <i>Synthèse</i> .....	12
2.3 LE FEU EN FORÊT FEUILLUE COMME PROCESSUS ÉCOLOGIQUE AU NIVEAU DU PAYSAGE .	13
2.3.1 <i>Revue de la littérature</i> .....	13
2.3.2 <i>Synthèse de la littérature</i> .....	18

<b>3</b>	<b>LES CHABLIS .....</b>	<b>21</b>
3.1	PROCESSUS ÉCOLOGIQUES EN CAUSE À L'ÉCHELLE DU PEUPEMENT .....	22
3.1.1	<i>Modification des conditions environnementales</i> .....	23
3.1.1.1	Le microclimat .....	23
3.1.1.2	Les trous et monticules.....	23
3.1.2	<i>Modification de la structure</i> .....	25
3.1.3	<i>Modification de la composition et changement dans la succession</i> .....	25
3.2	SUSCEPTIBILITÉ DES PEUPEMENTS AU CHABLIS.....	27
3.2.1	<i>Conditions météorologiques (caractéristiques de la tempête en cours)</i> .....	27
3.2.2	<i>Caractéristiques du site</i> .....	28
3.2.2.1	Localisation.....	28
3.2.2.2	Topographie .....	28
3.2.2.3	Caractéristiques du sol .....	29
3.2.3	<i>Caractéristiques des peuplements voisins</i> .....	30
3.2.4	<i>Caractéristiques du peuplement</i> .....	30
3.2.4.1	Structure .....	30
3.2.4.2	Hauteur et diamètre .....	31
3.2.4.3	Âge du peuplement .....	34
3.2.4.4	Perturbations antérieures.....	35
3.2.4.5	Composition.....	35
3.2.5	<i>Caractéristiques des espèces</i> .....	36
3.2.5.1	Résistance du bois .....	36
3.2.5.2	Tolérance à l'ombre .....	37
3.2.5.3	Position verticale dans le couvert.....	37
3.2.5.4	Ancrage racinaire .....	38
3.2.5.5	Présence de pathogènes .....	38
3.3	L'ADAPTATION DES ARBRES DE LA FORÊT FEUILLUE AU CHABLIS .....	38
3.3.1	<i>Habilité de colonisation</i> .....	38
3.3.2	<i>Croissance rapide</i> .....	39
3.3.3	<i>Capacité de se régénérer végétativement</i> .....	39
3.3.4	<i>Survie</i> .....	39

---

3.3.5	<i>Revue de la littérature</i> .....	40
3.4	LE CHABLIS EN FORÊT FEUILLUE COMME PROCESSUS ÉCOLOGIQUE AU NIVEAU DU PAYSAGE .....	46
<b>4</b>	<b>LES MICRO-TROUÉES</b> .....	<b>51</b>
4.1	LA MICRO-TROUÉE EN FORÊT FEUILLUE COMME PROCESSUS ÉCOLOGIQUE AU NIVEAU DU PEUPEMENT. ....	51
4.2	LE RÉGIME DE MICRO-TROUÉES EN FORÊT FEUILLUE NORDIQUE COMME PROCESSUS ÉCOLOGIQUE AU NIVEAU DU PAYSAGE .....	54
4.2.1	<i>Revue de la littérature</i> .....	54
4.2.2	<i>Synthèse de la littérature</i> .....	56
<b>5</b>	<b>LE VERGLAS</b> .....	<b>57</b>
5.1	PROCESSUS ÉCOLOGIQUES EN CAUSE .....	58
5.1.1	<i>Modification des conditions environnementales</i> .....	58
5.1.2	<i>Structure</i> .....	58
5.1.3	<i>La succession</i> .....	59
5.1.4	<i>La composition</i> .....	60
5.2	SUSCEPTIBILITÉ AU VERGLAS.....	61
5.2.1	<i>Conditions météorologiques</i> .....	61
5.2.2	<i>Caractéristiques du site</i> .....	61
5.2.2.1	Localisation et physiographie .....	61
5.2.2.2	Topographie et orientation.....	62
5.2.3	<i>Caractéristiques du peuplement</i> .....	62
5.2.3.1	Hauteur et diamètre .....	62
5.2.3.2	Âge du peuplement .....	63
5.2.3.3	Composition.....	63
5.3	SUSCEPTIBILITÉ DES ESSENCES PRÉSENTES .....	63
5.3.1	<i>Caractéristiques des espèces</i> .....	65
5.3.2	<i>Espèce</i> .....	65
5.3.2.1	Physionomie et architecture .....	65
5.3.2.2	Présence de pathogènes .....	66

---

---

5.4	L'ADAPTATION DES ARBRES DE LA FORÊT FEUILLUE AU VERGLAS.....	67
5.5	LE VERGLAS EN FORÊT FEUILLUE COMME PROCESSUS ÉCOLOGIQUE AU NIVEAU DU PAYSAGE. ....	68
<b>6</b>	<b>LES ÉPIDÉMIES D'INSECTES ET LES MALADIES .....</b>	<b>70</b>
6.1	LES PERTURBATIONS D'ORIGINE BIOLOGIQUE EN FORÊT FEUILLUE COMME PROCESSUS ÉCOLOGIQUE AU NIVEAU DU PEUPEMENT. ....	70
<b>7</b>	<b>LA FORÊT PRÉCOLONIALE .....</b>	<b>73</b>
7.1	LES VIELLES FORÊTS DE LA FORÊT FEUILLUE NORDIQUE .....	73
7.1.1	<i>La composition</i> .....	74
7.1.2	<i>La structure</i> .....	74
7.2	LES PAYSAGES FORESTIERS PRÉCOLONIAUX DE LA FORÊT FEUILLUE NORDIQUE.....	75
7.2.1	<i>Revue de la littérature</i> .....	75
7.2.2	<i>Synthèse de la littérature</i> .....	78
<b>8</b>	<b>SYNTHÈSE GLOBALE.....</b>	<b>79</b>
<b>9</b>	<b>LA GESTION ÉCOSYSTÉMIQUE DE LA FORÊT FEUILLUE : RECOMMANDATIONS ÉMANANT DE LA REVUE DE LA LITTÉRATURE SUR LE RÉGIME DE PERTURBATIONS NATURELLES. ....</b>	<b>81</b>
9.1	CLASSIFICATION ET CARACTÉRISATION DES PERTURBATIONS NATURELLES EN FORÊT FEUILLUE.....	81
9.2	POUR UNE SYLVICULTURE S'INSPIRANT DES PERTURBATIONS NATURELLES.....	81
9.2.1	<i>Feux de surface</i> .....	82
9.2.2	<i>Feux de couronne</i> .....	83
9.2.3	<i>Chablis partiel</i> .....	83
9.2.4	<i>Chablis total</i> .....	84
9.2.5	<i>Verglas</i> .....	84
9.2.6	<i>Les micro-trouées</i> .....	84
9.2.7	<i>Épidémies de livrées des forêts</i> .....	86
9.2.8	<i>Épidémies de tordeuse des bourgeons d'épinette</i> .....	86
9.3	DIRECTIVES D'AMÉNAGEMENT ÉCOSYSTÉMIQUE À L'ÉCHELLE DE LA FORÊT .....	87

---

---

9.3.1	<i>Proportion des différents stades de développement</i> .....	87
9.3.2	<i>Modèle d'aménagement écosystémique</i> .....	87
9.3.2.1	L'écosystème forestier de la forêt feuillue des sommets .....	88
9.3.2.2	L'écosystème forestier de l'érablière de milieu de pente.....	89
9.3.2.3	Pinède sur sol sablonneux .....	91
9.3.2.4	La pinède sur till.....	92
9.3.2.5	Les peuplements de feuillus associés au sapin.....	93
9.4	DIRECTIVES DE CONSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ.....	94
<b>10</b>	<b>CONCLUSION</b> .....	<b>96</b>
<b>11</b>	<b>RÉFÉRENCES</b> .....	<b>97</b>

## 0 INTRODUCTION

En foresterie, la gestion écosystémique s'est imposée comme étant la voie à suivre pour assurer un développement durable d'un territoire forestier. Ce modèle de gestion vise à permettre l'extraction de biens et la jouissance des services que la forêt peut procurer tout en maintenant l'intégrité écologique du territoire (Grumbine 1994). L'intégrité écologique peut être maintenue lorsque l'ensemble des processus écologiques s'accomplissent librement et que les patrons naturellement observés sont reproduits. En effet, la gestion écosystémique des forêts passe par le respect des processus écologiques agissant tant à l'échelle du peuplement qu'à l'échelle du paysage (Grumbine 1994). À l'échelle du paysage, le régime de perturbations naturelles est assurément le processus le plus important. Hunter (1993) fut un des premiers à proposer un modèle d'émulation du régime des perturbations naturelles afin de maintenir l'intégrité écologique d'un paysage. Pour appliquer un aménagement forestier inspiré des perturbations naturelles dans un cadre de gestion écosystémique, Korzukhin *et al.* (1996) soulignent l'utilité de comparer les patrons de paysage résultants de perturbations naturelles à ceux obtenus sous des régimes anthropiques. Ainsi, une connaissance approfondie du régime des perturbations naturelles et des patrons de la mosaïque forestière qui en découlent pourrait servir de référence pour établir des objectifs de conservation et de restauration de la biodiversité (Duinker et Doyon 2000). En effet, si on maintient l'ensemble des processus qui contrôlent le dynamisme du paysage, les chances de préserver les espèces qui ont co-évolué avec celui-ci sont meilleures (Denslow 1991). Ainsi, en reproduisant les aspects-clés de l'histoire - et de sa variabilité - des écosystèmes, nous posons raisonnablement moins de risque aux espèces indigènes et aux processus écologiques (Cissel *et al.* 1999). Une compréhension de la dynamique du paysage et des processus qui en sont responsables devient donc primordiale pour ajuster les activités d'aménagement forestier en accord avec l'écologie du territoire.

Le paysage forestier de la forêt feuillue du sud du Québec est un paysage dynamique en perpétuel changement. Le rythme auquel ce paysage change dans le temps et l'espace dépend du régime de perturbations. Les perturbations naturelles auront un impact différent sur la végétation selon l'agent de perturbation (feu, chablis, verglas, épidémies d'insectes, maladies et mortalité), son cycle de récurrence (fréquent, occasionnel, rare), l'étendue des perturbations (régional, bassin,

peuplements, arbre) et leur sévérité (remplacement complet du peuplement, remplacement par îlots, remplacement par trouées, remplacement par arbre). Ces différentes caractéristiques auront un effet variable sur la composition et la structure de la forêt. Il est donc important d'évaluer quel est l'importance de ces caractéristiques qui identifient le régime de perturbations naturelles de la forêt feuillue et mixte du Québec méridional.

Pour distinguer l'importance de ces différentes caractéristiques du régime de perturbations d'un territoire donné, il faut en reconstituer l'historique du dynamisme de la végétation passée. Ce type d'étude est souvent onéreuse et demande beaucoup d'effort. De plus, de cette reconstitution, il est nécessaire de distinguer ce qui est d'origine naturelle et d'origine anthropique. En effet, depuis la colonisation, la coupe forestière, l'agriculture, l'urbanisation ainsi que les divers aménagements du territoire ont transformé le paysage naturel : plusieurs traces de perturbations naturelles anciennes ont donc ainsi été altérées. Conséquemment, l'utilisation du territoire doit être contrôlée afin de faire ressortir les effets strictement naturels. Cependant, à cause de la boucle de rétro-action entre les patrons et les processus, le régime des perturbations naturelles s'est trouvé modifié directement ou indirectement par cette utilisation du territoire. Cela est particulièrement vrai pour la partie sud du Québec dont l'origine de l'utilisation du territoire remonte pratiquement au début de la colonisation de l'Amérique du Nord. Ironiquement, à cause de cela, nous avons actuellement une bien appréciation du régime de perturbations naturelles dans la partie boréale de la forêt québécoise.

Afin de combler ce manque d'information, ce document présente dans un premier temps une revue de la littérature sur les connaissances acquises en ce qui concerne le dynamisme du paysage de la forêt feuillue au Nord-Est de l'Amérique du Nord. Cette partie de la revue présente donc les caractéristiques des régimes des perturbations naturelles prévalant ou qui prévalaient dans cette partie du continent en décrivant, par agent de perturbation, la nature de la perturbation, son cycle de récurrence, l'étendue des perturbations observée et leur sévérité. Une section sur les forêts précoloniales s'ajoute afin d'offrir une balise générale de ce qu'était la forêt avant que l'homme la transforme.

Dans un deuxième temps, une synthèse de l'information est effectuée afin de donner des directives à l'échelle du paysage pour la gestion écosystémique de la forêt feuillue et mixte. Ces

recommandations touchent les proportions du paysage en différents types de végétation (composition et âge), la sylviculture qui devrait leur être associée répartie selon les systèmes sylvicoles, la distribution et la tailles des perturbations dans le paysage.

## 1 SECTEUR À L'ÉTUDE

La forêt feuillue du Nord-Est de l'Amérique du Nord est vaste et s'étend du sud canadien jusqu'en Floride ainsi que de la Côte Est de l'Amérique jusqu'à l'Ouest du Minnesota et l'Est du Texas. Le Sud du Québec et de l'Ontario, la Nouvelle-Angleterre, le Michigan, le Wisconsin et le Minnesota appartiennent tous à la zone de végétation *Feuillus nordiques - Pruche - Pin blanc*. Dans cette zone, les facteurs environnementaux tels les précipitations, la température, la durée de la période de croissance, la topographie, la géologie, le type de sol varient considérablement d'une région l'autre. Ces facteurs affectent le régime des perturbations naturelles et, par conséquent, la composition et la structure de ces forêts. À cette échelle sub-continentale, on reconnaît que la dynamique des perturbations est majoritairement régie par le régime climatique (précipitations et patrons des mouvements des masses d'airs occasionnant les vents violents); les facteurs géographiques sont considérablement atténués par les facteurs climatiques et la température (DeGraaf & Miller 1996). Ces facteurs climatiques interagissent avec la morphologie du paysage et la végétation en place et produisent des régimes de perturbations qui influencent rétroactivement la présence de certaines espèces et les patrons de succession qui existent dans les forêts décidues de l'Est. Ainsi on reconnaît que le biome des forêts décidues de l'Est est influencé par des perturbations de grande échelle en ses pourtours surtout alors qu'en son centre, il est influencé principalement par des perturbations de petites étendues tels les ouvertures créées par la mort de tiges individuelles et des feux de petite étendue sur les sommets secs (DeGraaf & Miller 1996).

## 2 LE FEU

Le feu est une perturbation naturelle importante qui origine naturellement suite à l'allumage de combustibles par la foudre. Bien la majorité des feux soient actuellement d'origine anthropique, il est reconnu que les grands feux d'importance sont habituellement d'origine naturelle. L'intensité d'un feu est variable selon le vent, la quantité, la nature du combustible et la

distribution spatiale du combustible (continue ou discontinue). Basé sur cette distinction, on reconnaît trois types de feux: les feux de couronne, les feux de surface et les feux de sol. Le feu étant un processus du bas vers le haut (« bottom-up »), plus l'intensité sera élevée, plus des strates supérieures de la végétation seront touchées par le feu (Mladenoff et He 1996). Ainsi, les feux de surfaces seront, habituellement, de faible intensité alors que les feux de forte intensité s'étendent fréquemment jusqu'à la cime des arbres dominants et crée ainsi une ouverture dans le couvert forestier.

## **2.1 Le feu en forêt feuillue comme processus écologique au niveau du peuplement.**

Plusieurs processus écologiques sont influencés par le feu (Ahlgren et Ahlfgren 1960). Le feu, par son action sélective sur la végétation et la modification qu'il apporte à l'écosystème, redirige les processus successionnels. L'effet spécifique des feux sur la forêt dépendra essentiellement de son intensité (par conséquent de son type). Contrairement à la forêt boréale, les feux, en forêt feuillue, sont généralement plutôt de faible intensité. En fait, les arbres feuillus sont souvent utilisés comme coupe feu dans le paysage forestier pour diminuer les risques de propagation (« forest fire-smarting »). En effet, le feuillage particulièrement ininflammable des espèces décidues ne constitue pas un combustible favorable au développement du feu (Patterson *et al.* 1983). De plus, l'architecture de la majorité des essences de la forêt feuillue se caractérise par une couronne de feuillage haute, fortement disjointe de la base de l'arbre. Il en résulte un profil vertical de feuillage discontinu dans le peuplement qui ne favorise pas le développement des feux de couronne. À l'exception du bouleau à papier, le tronc ne constitue pas une voie de progression vers la couronne pour le feu (Grimm 1984). Les sols de cette forêt, particulièrement les érablières, généralement des brunisols avec une litière qui se décompose rapidement, ne constituent pas non plus un réservoir de combustible important pour le développement de feux (Grimm 1984, Perela 1987). Ainsi, comme le combustible inflammable se situe surtout dans le sous-étage, en surface du sol, soit dans les débris ligneux, la végétation basse (où les espèces résineuses peuvent être parfois abondantes, en particulier le sapin) et la litière. La radiation solaire y est plutôt faible et le taux d'humidité élevé (Grimm 1984). À cause de toutes ces caractéristiques, les feux sur sites mésiques ne sont pas fréquents et lorsqu'il y a feu, ceux-ci sont des feux de surfaces, généralement de faible intensité, qui ne brûle que la litière par placages.

Ces feux de surface tuent surtout les individus de faible stature qui n'ont pas eu le temps de développer une écorce d'épaisseur suffisante pour protéger leur cambium de la chaleur occasionnée par le feu (Ward et Stephens 1989). Ainsi, suite au passage d'un feu, on observera une diminution de l'abondance de la végétation du sous-bois telles les espèces arbustives, herbacées ainsi que la régénération pré-établie. Cette réduction de la compétition basse amène une disponibilité accrue et soudaine des ressources du sol (Dunn *et al.* 1982) favorisant les individus ayant survécus et de ceux qui s'installeront rapidement. On assiste à un cyclage rapide dans l'écosystème des nutriments qui étaient jusqu'alors séquestrés dans la biomasse de la sous-végétation et du sol. Les espèces ayant une bonne capacité de recoloniser rapidement le milieu perturbé trouveront à tirer profit de ces avantages.

Le feu modifie aussi la composition en types de micro-sites d'établissement. En effet, le passage du feu expose sol minéral à la suite du brûlage de l'humus et des débris forestiers, favorisant la germination et l'établissement des espèces qui nécessitent ce type de microsite pour s'établir. Le feu peut aussi réactiver la banque de graines enfouies en modifiant les conditions du sol.

Le succès de ces individus à se maintenir après feu dépendra de l'importance en grande partie des ouvertures dans le couvert, et par conséquent de lumière disponible, que la perturbation aura occasionnée, et de leur capacité à maintenir une croissance en hauteur supérieure sous cet environnement lumineux. À la suite d'un feu de surface en forêt feuillue, on observe habituellement une mortalité partielle dans le couvert supérieur, quoique variable en importance selon la composition en espèces et la dimension des individus. Sous de telles conditions, les espèces peu tolérantes à l'ombre seront habituellement favorisées.

## **2.2 L'adaptation des arbres de la forêt feuillue au feu**

On peut distinguer plusieurs caractéristiques écologiques et physiologiques d'adaptation au feu. Une première série de caractéristiques pourrait être reliée à la survie de l'individu alors qu'une deuxième série serait plutôt reliée à la recolonisation du milieu perturbé par l'espèce suite au passage du feu.

Parmi les caractéristiques de survie au feu, on note le tamponnage de la température par l'écorce (généralement associé à l'épaisseur de l'écorce), la profondeur de l'enracinement, l'architecture,

et l'inflammabilité du feuillage. Les deux premières caractéristiques sont directement reliées à la survie alors que les deux autres sont plutôt reliées au risque que le feu se propage sur l'ensemble de l'individu. Les arbres dont l'écorce est mince et dont les racines sont plutôt en surface sont les plus vulnérables; ils peuvent alors être blessés ou même éliminés par le feu. C'est le cas de plusieurs espèces de la forêt feuillue (Hare 1965), rendant ces forêts fortement susceptibles aux dommages occasionnés par le feu (Fahey et Reiners 1981). Comme l'épaisseur de l'écorce augmente avec la taille de l'individu, ce risque, pour une même espèce, diminue pour les individus plus âgés (Harmon 1984). La rapidité à accumuler rapidement de l'écorce variera d'une espèce à l'autre.

Des caractéristiques associées à la recolonisation du milieu perturbé, on retient la stratégie de régénération. Comme mentionné précédemment, le feu favorisera les stratégies de régénération végétative (drageons et rejets), de banques de graines, soit enfouies dans le sol ou bien dans un fruit protecteur, et de dispersion massive et fréquente. Les espèces utilisant une stratégie de régénération de banque de semis ou de banque de gaule se verront désavantagées par le passage récurrent de feux de faible intensité. Des blessures peuvent également être infligées aux arbres par le feu sans que celui meure. Ces blessures induisent parfois le drageonnement chez certaines espèces (Burns et Honkala 1990).

Afin de distinguer en terme d'adaptation au feu les espèces de la forêt feuillue qui seraient avantagées et celles qui seraient désavantagées par le feu, nous avons confronté chaque espèce à l'ensemble des caractéristiques ci-haut mentionnées. Le texte qui suit présente cette analyse. Les espèces désavantagées sont présentées en premier et présente les espèces de plus en plus avantagées par le feu à mesure que liste progresse,

### 2.2.1 La pruche du Canada (*Tsuga canadensis*)

La pruche du Canada est une espèce très longévive (Godman *et al.* 1990). Son feuillage inflammable, son écorce mince pour une grande partie de son développement, son architecture avec des branches basses, sa litière accumulant de la matière organique et son enracinement très superficiel rend cette espèce très sensible au feu (Godman *et al.* 1990). De plus, sa stratégie de régénération, basée sur une production sporadique et limitée de semences afin d'édifier une banque de semis et de gaules à long terme sans aucune reproduction végétative, ne favorise pas

une adaptation à une perturbation par le feu. Quoique son établissement puisse être favorisé sur sol minéral, cette espèce est très sensible au dessèchement (Godman *et al.* 1990). Toutes ces caractéristiques font de la pruche probablement l'espèce la plus sensible au feu (Rogers 1978). Ceci expliquerait son association très forte aux sites plutôt humides et aux peuplements de feuillus tolérants, lesquels ne brûlent que très rarement (Frelich et Lorimer 1991a).

### 2.2.2 L'érable à sucre (*Acer saccharum*)

L'érable à sucre est, lui aussi, une espèce associée à l'absence de feu dans le paysage (Kithredge 1934, Daubenmire 1936, Leak 1975). Nolet *et al.* (2001) ont observé que la proportion en peuplements composés en érable à sucre sur l'ensemble des superficies brûlées était plus réduite après feu qu'avant feu. Son écorce est plutôt mince et son cambium est très sensible à la chaleur. On observe souvent de la mortalité au cambium sans que des traces du passage du feu apparaissent sur l'écorce (Curtis 1959). Le taux de mortalité peut être assez élevé même après le passage d'un feu de surface léger (Curtis 1959), surtout lorsque le peuplement est composé de plus jeunes arbres (Kithredge 1934). Son feuillage peu inflammable (Curtis 1959) et son architecture sans branches basses diminuent la probabilité d'avoir des feux très intenses dans le peuplement. Quoique son enracinement mécanique puisse être assez profond, son enracinement fonctionnel est très superficiel (Doyon 1991).

Le feu détruit la régénération en érable à sucre (Maissurow 1941). Ses bourgeons adventifs abondants au pied de l'arbre lui permettent de rejeter facilement après perturbation mécanique. Cependant, ceux-ci sont facilement détruits par le feu, ce qui fait que les rejets de souches sont plutôt rares après feu (Kithredge 1934). Sa principale stratégie de régénération après feu est donc la dispersion des graines par le vent (100-200 m) en provenance des semenciers survivants (Maissurow 1941).

### 2.2.3 Le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*)

Le hêtre est très vulnérable aux blessures occasionnées par le feu surtout à cause de son écorce très mince (Runkle 1981, Smith 1990). Le feu réduit l'avantage compétitif de sa stratégie de régénération par banque de gaules sous couvert puisqu'il en éliminera la majorité. Ainsi, en absence de feu, le hêtre domine fréquemment les peuplements de la forêt mésophytique

(Christensen 1981). Cependant, après un feu léger, le hêtre peut être avantagé par sa capacité à rejeter et à drageonner abondamment (Niering 1981). Les blessures que le feu produit peuvent aussi ouvrir la voie aux champignons pathogènes, auxquels il est plutôt sensible (Tubbs *et al.* 1990). Son feuillage est très peu inflammable mais il a souvent quelques branches basses. L'élimination de la litière désavantagerait cependant son établissement (Nolet *et al.* 2000).

#### 2.2.4 Le tilleul d'Amérique (*Tilia americana*)

Le tilleul est facilement tué par le feu à cause de son écorce plutôt mince et son enracinement superficiel (Crow 1990). Cependant, sa capacité de rejeter est très bonne après feu (Pererla 1974). Sa faible capacité de dispersion n'en fait pas un bon recolonisateur de site brûlé. Son bois se décompose rapidement et ne contribue à édifier une banque de combustible sur le parterre forestier.

La présence du tilleul dans une forêt est généralement associée à l'absence de feu sur de long intervalle (Fahey et Reiners 1981).

#### 2.2.5 L'ostryer de Virginie (*Ostrya virginiana*)

L'ostryer peut rejeter, et même drageonner, après feu (Swan 1970, Perela 1974). Cependant, le feu aura tendance à éliminer l'ostryer dans un peuplement.

#### 2.2.6 Le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*)

Espèce longévive, le bouleau jaune est peu résistant au passage du feu dû à sa mince écorce (Erdmann 1990) et son enracinement très superficiel (Perela *et al.* 1990a). Cependant, les graines de cette espèce s'établissent avec succès sur les microsites générés à suite du passage du feu (Tubbs 1978, Perela *et al.* 1990a 1990b). Sans être une espèce dépendante du feu, le bouleau jaune est opportuniste compte tenu de sa stratégie de régénération par dispersion massive et fréquente de graines. Ainsi, quoique sa présence ne soit pas associée directement au passage précédent d'un feu (Lorimer 1977 1980b), Nolet *et al.* (2001) ont calculé que la proportion du paysage en peuplement contenant du bouleau jaune augmentait suite au passage du feu. En fait, la présence d'individus âgés de bouleau jaune laisse supposer que l'intervalle de retour du feu est plus grand que la durée de vie de cette espèce longévive (300 ans).

### 2.2.7 Le frêne d'Amérique (Fraxinus americana)

Le feu élimine habituellement le frêne dans un peuplement (McGee 1980). Cependant, il peut rejeter légèrement après feu. Sa stratégie de dispersion fréquente et massive de graines favorise son établissement après feu lorsque des semenciers se trouvent à proximité (200 m) du site brûlé (McGee 1980). Au Québec, il est souvent associé aux chênaies rouges des sommets, suggérant une adaptation aux sites xériques et à une fréquence élevée de feux de surfaces.

### 2.2.8 L'érable rouge (Acer rubrum)

L'érable rouge est aussi une espèce opportuniste qui tire profit du passage du feu. En effet, c'est une espèce fréquente de la forêt acadienne où des intervalles de retour de feu sont plutôt courts (300 ans) (Flynn et Wein 1988). Ce n'est cependant pas une espèce dépendante du feu et elle pourra maintenir son importance en absence de celui-ci. Elle est plutôt mal équipée pour résister au feu lors de son passage à cause de son écorce mince en début de développement (Walters et Yawney 1990). Cependant, sa capacité de rejeter vigoureusement (Walters et Yawney 1990), même pour de très jeunes tiges (Swan 1970) et son système racinaire enfoui lui permet de recoloniser rapidement le site par voie végétative (Sidhu 1973). Les individus ayant survécus pourront disséminer à une assez bonne distance leurs graines (Sidhu 1973). Ces deux stratégies contribuent à lui assurer une dominance après feu (McGee 1980).Le cerisier tardif (Prunus serotina)

Le cerisier tardif est très peu résistant au passage du feu, même léger. Son écorce est très mince (Hare 1965). C'est l'espèce dont le cambium est le plus sensible à la chaleur (Marquis 1990). Grâce à sa capacité de rejeter (Auclair et Cottam 1971), il peut cependant reprendre rapidement sa place après le feu compte tenu de la forte croissance des rejets (Auclair 1974). Celui-ci peut également développer une banque de graine qui sera réactivée par le passage du feu (Marquis 1975).

### 2.2.10 Le bouleau blanc (Betula papyrifera)

Le bouleau blanc est bien adapté au feu compte tenu de ses deux stratégies de régénération (végétative et sexuée) (Perela *et al.* 1990a). Les jeunes individus (<50 ans) rejète

vigoureusement après le passage du feu (Perela *et al.* 1990). Cette espèce est très prolifique en semences, qui sont légères, voyagent loin par le vent (400+ m), et s'établissent très bien sur les lits de germination créés par le feu (Perela *et al.* 1990a). On a observé dans l'état de New-York que lorsque le feu est plus fréquent, les communautés forestières sont plutôt composées de bouleau blanc et de peuplier faux-tremble (Swan 1970). On le retrouve fréquemment en forêt boréale dans des paysages sous des régimes de feux avec des intervalles de retour plutôt courts (50- 150 ans) (Bergeron et Dubuc 1989).

Son écorce est très fine et le feu a tôt fait d'anneler les individus même avec des intensités faibles (Foster et King 1986). Bien l'écorce du bouleau soit plus épaisse en vieillissant, elle s'exfolie aussi, la rendant encore plus inflammable. Cependant, les peuplements de bouleau blanc brûlent difficilement à cause du fort contenu en humidité de leur feuillage. Ainsi, des feux de couronne deviennent habituellement des feux de surfaces lorsqu'ils arrivent en marge de peuplements de bouleau blanc (Foster et King 1986). Les gros bouleaux blancs qui survivent alors ensemencent abondamment le parterre perturbé par le feu (Perela *et al.* 1990a).

### 2.2.11 Le pin blanc (*Pinus strobus*)

Le pin blanc est modérément résistant au feu. Il sera présent dans des paysages où des perturbations catastrophiques arrivent tous les 150 à 300 ans (Frelich 1992). Cette espèce très longévive est adaptée à des feux fréquents de faible intensité qui élimine graduellement les feuillus associés à son établissement (Frelich 1992). Sa litière favorise ce type de feu. Son écorce épaisse, son architecture qui favorise une discontinuité dans le profil vertical des combustibles et la faible inflammabilité de ses aiguilles vertes (Little 1974, Landers 1991) permettent à la plus part des individus matures de survivre à des feux de surface modérément intenses. Cependant, les jeunes individus (< 18m ou 80 ans) ne possèdent pas ces caractéristiques et ne survivent pas aux feux même de faible intensité. Le pin blanc peut supporter un brûlage partiel de sa couronne (Methven 1971). Les individus survivants pourront ensemencer le lit de germination créé par le feu qui est très favorable à l'établissement des semis de pin blancs (Hibbs 1982a). Au stade de semis, une résine protège le bourgeon terminal du feu. Ainsi, si le système racinaire qui est très profond est intact, même si l'ensemble des aiguilles sont brûlées, le semis pourra alors repartir avec le bourgeon terminal (Methven 1971). Le régime de feux utilisé pour

maintenir les pinèdes blanches (pures ou avec des feuillus) au nord du Minnesota est de 25-100 ans avec des feux de surface de faibles intensités.

### 2.2.12 Le chêne rouge (*Quercus rubra*)

Le chêne rouge, quoique un peu moins bien que la plupart des autres chênes, est considéré comme étant adapté au feu (Wydeven et Kloes 1989, Archambault *et al.* 1990). Les feux de surfaces fréquents assurent son maintien (Frissel 1973). La suppression du feu ou la réduction de sa récurrence amène cette espèce à être remplacé irrémédiablement par l'érable à sucre, même sur les sites plus xériques (Rouse 1986, Crow 1988, Kruger et Reich 1997, Ward et Stephens 1989). Grâce à une écorce épaisse le protégeant du feu et un enracinement très profond, les vieux individus survivent habituellement au feu alors que les jeunes, et même très jeunes individus, rejettent très vigoureusement, soit du collet ou bien de la souche, après le passage d'un feu. (Fowells 1965, Sander 1990). L'établissement des semis à partir de graines peut arriver après feu (Scheiner 1988) surtout lorsque plusieurs gros individus survivent pour ensemençer car le passage du feu fait éclater les glands et très peu dans la banque de graines demeurent viables (Rouse 1986). Rouse (1986) suggère que le lit de germination après feu est préférable pour l'établissement des glands. Le brûlage dirigé est souvent utilisé pour régénérer le chêne rouge (Hannah 1987, Loftis 1990). Brose et Van Lear (1998) l'ont utilisé 2 à 4 ans après coupe progressive avec succès pour régénérer le chêne rouge. Cependant, l'utilisation d'un seul feu risque de ne pas être suffisant pour augmenter l'abondance du chêne rouge (Crow 1988).

### 2.2.13 Le pin rouge (*Pinus resinosa*)

Le pin rouge est une espèce résistante au feu. Il possède une écorce très épaisse, un enracinement modérément profond. Il forme des peuplements généralement plutôt éparés et avec son architecture sans branches basses qu'il acquiert dès l'âge de 30 ans (LaMois 1958), le feu ne se propage pas à la couronne. L'épaississement à la pointe des écailles de ses cônes protège les graines matures de la chaleur du feu (Van Wagner 1971). Il survit donc assez bien au feu, même lorsque jeune si le feu ne s'attaque pas à la couronne (Engstrom et Mann 1990).

Le feu est nécessaire à la régénération du pin rouge car celui-ci permet d'ouvrir le couvert, de préparer le lit de germination pour ses graines (Thomas et Wein 1985) et de réduire la végétation

compétitrice basse (Van Wagner 1971). Cependant, les bonnes années semencières peuvent être irrégulières et espacées (Engstrom et Mann 1990), ce qui n'assure pas une régénération abondante automatiquement après un feu (Bergeron et Brisson 1990). Sa litière ne s'accumule pas trop mais est très inflammable est favorable au développement de feu léger de surface. Le régime de feu qui maintient naturellement ce type de peuplement est caractérisé par une alternance entre des feux qui ré-initie le peuplement à tous les 150-200 et d'autres, non léthaux (20-40 ans) qui maintiennent la structure favorable à l'établissement de la régénération en place. Un intervalle de retour de feu de surface de 40 ans serait optimal pour cet espèce (Clark 1990b). L'absence de feu élimine le pin rouge du paysage (Heinselman 1973). On recommande d'utiliser deux brûlage dirigé avant d'effectuer une première ouverture en système de coupe progressive pour sa régénération (Van Wagner et Methven 1978). Le régime de feux utilisé pour maintenir les pinèdes rouges au nord du Minnesota est de 5-50 ans avec des feux de surface de faibles intensités.

#### 2.2.14 Synthèse

L'analyse de toutes ces caractéristiques nous permet d'ordonner les espèces selon un gradient de capacité à se maintenir dans un peuplement suite au passage du feu (Figure 1). Plusieurs des espèces qui sont favorisés par le passage du feu ont vu leur représentativité dans le paysage décliner au cours des dernières décennies. Ce déclin peut être associé à la réduction du nombre des feux dans le Québec méridionale lors du dernier siècle (Nolet *et al.* 2001). On voit, le long de la rivières des Outaouais, tant au Québec qu'en Ontario, une réduction considérable de la présence du chêne rouge. Cette constatation a aussi été observé dans l'étude de Abrams *et al.* (1995) et de Orwig *et al.* (2001) qui ont détecté une absence de recrutement en chêne rouge d à partir du début du 20<sup>ème</sup> siècle, moment à partir duquel le feu a cessé d'interagir dans la dynamique de succession de ces forêts.

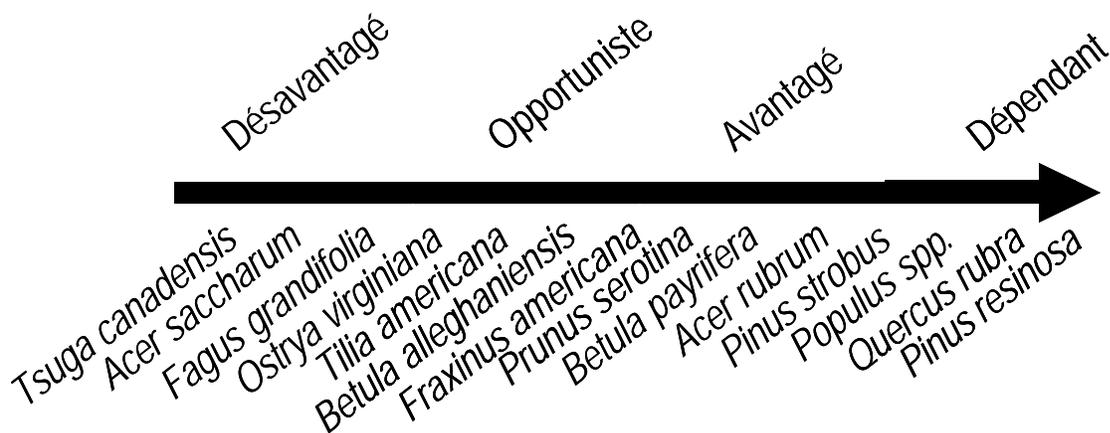


Figure 1. Les espèces qui composent la forêt méridionale ont été ordonnées selon sensibilité au feu et leur capacité à se maintenir dans un peuplement après le passage du feu.

### 2.3 Le feu en forêt feuillue comme processus écologique au niveau du paysage.

Certaines études ont été réalisées afin de caractériser le régime de feu qui prévalait dans les forêts feuillues précoloniales de l'Est de l'Amérique du Nord. Les méthodes utilisées pour reconstituer l'historique de ces feux sont variables. Certaines études se sont basées sur diverses techniques tel : la dendrochronologie, la consultation d'écrits historiques et d'anciens registres ainsi que des visites sur le terrain (Heinselman 1973). Les cicatrices laissées par les feux sur les arbres sont également une autre méthode utilisée (Frissel 1973). Certains chercheurs ont quant à eux réalisés ces reconstitutions historiques principalement à partir de registres gouvernementaux et/ou d'écrits anciens et historiques (Lorimer 1977; Wein et Moore 1979; Bormann et Likens 1979a; Whitney 1986). Enfin d'autres études ont eu recours à diverses techniques de terrain (Foster 1988; Frelich et Lorimer 1991; Loope 1991). L'étude de photographies aériennes anciennes ainsi que la consultation de banques de données historiques sur les feux détenues par des organismes gouvernementaux furent également utilisées (Nolet *et al.* 1999, Nolet *et al.* 2001).

#### 2.3.1 Revue de la littérature

Fahey et Reiners (1981) ont calculé des intervalles de retour pour le feu dans les forêts précoloniales de 770 ans dans le New-Hampshire et de 910 ans dans le Maine pour les forêts de

---

feuillus nordiques et de 660 dans le New-Hampshire et de 530 ans dans le Maine pour les forêts de pins.

Cwynar, a caractérisé l'histoire de feu du comté Barron dans le parc Algonquin en Ontario, un territoire actuellement dominé par le pin blanc, le peuplier faux-tremble et les feuillus tolérants, à partir de documents historiques et de cicatrices de feu (1977) et par palynologie des sédiments de lac (1976). Ses résultats démontrent que le feu est omniprésent dans ce territoire et il obtient un intervalle de retour de feu de 70 ans, avec un événement important à tous les 45 ans pour les 300 dernières années. L'analyse palynologique présente plutôt un événement de feu important à tous les 80 ans. La végétation semble être en équilibre avec ce régime de feu puisqu'elle est restée stable au cours des 1200 dernières années.

Heinselmann (1973) a reconstruit de façon cartographique, l'historique des feux dans les forêts vierges (jamais perturbées par l'activité humaine) du Boundary Waters Canoe Area dans le nord ouest du Minnesota. La région est caractérisée surtout par des espèces typiques de forêts boréales, mais aussi par la présence de quelques essences feuillues (*Acer rubrum*, *Quercus rubra*, *Fraxinus nigra* et autres). Plusieurs techniques ont été utilisées afin de documenter les années et les surfaces couvertes par les feux anciens dans ces forêts : la dendrochronologie, la consultation d'écrits historiques et d'anciens registres ainsi que des visites sur le terrain. L'auteur démontre que le feu est la source première de perturbation dans tous les types de forêts. Le régime de feu de la forêt dite "quasi boréale" datant d'avant la colonisation Européenne (1727-1911) consistait de feux de couronne et/ou de surface sévère avec un cycle de feu (où le temps requis pour brûler une surface égale à toute la surface considérée) d'environ 100 ans (50-200 ans). Des analyses de cicatrices de feux indiquent que tous les peuplements actuels seraient issus de feux.

Frissel (1973) a étudié l'importance des feux entre 1650 et 1922 pour le Parc National d'Itasca, à l'aide de cicatrices de feux de pin rouge. Ce parc, d'une superficie de 12 972 ha, est situé dans le nord ouest du Minnesota et est composé principalement d'espèces de pins (surtout de pin rouge) et de quelques peuplements de feuillus tolérants. Un total de 32 feux ont été identifiés variant en superficie de 242 à 13 317 ha. Pendant la période couverte, un feu est survenu en moyenne tous les 10 ans (fréquence). Cependant, l'auteur ne spécifie pas la répartition des feux par type de peuplements. Le cycle de feu a été établi à 22 ans seulement!

Lorimer (1977) basant son étude sur les informations obtenues à partir d'anciens registres gouvernementaux réalisés entre 1793-1827, dans le nord du Maine, a recensé 3 feux importants, soit deux en 1825 et un en 1803. Ces feux ont couvert une surface importante du territoire d'étude (32 000 ha, 10 000 ha et 80 000 ha respectivement). Vingt-quatre autres plus petits feux (dimensions de 0.3-3.2 km) ont été repérés. En tout, la surface totale brûlée était de 9.3 % de la distance totale sondée ( $1.65 \times 10^6$  ha), ce qu'équivalait à 132 600 ha. Cependant, l'auteur souligne que ce total n'est pas nécessairement indicatif du régime des perturbations naturelles par le feu puisqu'ils sont survenus à un moment où les premières interventions forestières étaient possibles. De plus, des registres anciens datant des années 1800 de forêts similaires au nord du Vermont ne montraient aucune trace de feu (Siccama 1971). Lorimer estime ainsi le cycle de feu à 806 ans. Cependant, si parmi les feux répertoriés certains d'entre eux sont d'origine humaine, il souligne que ce cycle se situerait plutôt à 1923 ans.

Wein et Moore (1977) ont préparé une synthèse de l'histoire des incendies forestiers du Nouveau-Brunswick à partir d'écrits anciens et de registres provinciaux des années 1925 à 1975. Ils ont trouvé pour l'ensemble des types de végétation de la forêt feuillue (Érablière à bouleau aune, érablière à pruche et pin blanc, érablière à frêne) un intervalle de retour de feu qui serait de l'ordre de 1100 ans.

Dans leur autre étude (Wein et Moore 1977), ils ont préparé une synthèse de l'histoire des incendies forestiers en Nouvelle Écosse à partir d'écrits anciens et de registres provinciaux des années 1915 à 1975. L'intervalle de retour à l'échelle de la province entière (535 000ha) est estimée à 1000 ans et de 2000 ans en ce qui concerne les forêts feuillues. Ceci tient compte des incendies de toute taille (100-30 000 ha). Cependant, les auteurs soulignent qu'en se référant uniquement aux cartes dressées au début du siècle, avant la mise en place de la lutte organisée, le cycle se situe plutôt aux alentours de 200 ans. Il faut noter par contre, que les sources d'ignition de ces feux ne sont pas nécessairement d'origine naturelle et que l'effet de suppression des feux n'est pas clairement défini.

Après consultation d'écrits historiques sur les perturbations dans les forêts feuillues des White Mountains en Nouvelle Angleterre puis de la documentation disponible sur les forêts de la région des Grands Lacs et des forêts feuillues du nord-est des États-Unis, Bormann et Likens (1979a),

ont trouvé très peu d'indices leur permettant de croire que le feu était répandu dans la région des White Mountains avant la colonisation. Ainsi, ils considèrent le feu comme un événement plutôt rare. Pour la période actuelle, ils ont constaté, sur un territoire 405 000, que seulement 4.3 ha brûlent chaque année, dont seulement 1/3 en raison de la foudre.

Des registres gouvernementaux anciens (1830-1859) des comptés Roscommon et Crawford ont servi pour l'étude de Whitney (1986 1987). Ce dernier a tenté de reconstruire la végétation originale de ces comptés situés au nord du Bas Michigan et d'identifier les facteurs responsables du développement et de la maintenance des forêts de feuillus et de pins. La superficie de la région à l'étude était d'environ 278 000 ha. Pour la période couverte, les feux ont atteint 7.3% du territoire et atteignirent le taux d'incidence le plus élevé dans les peuplements de pins. De ces feux, 1.1% survenaient dans les forêts feuillues. L'auteur estime un intervalle de retour pour les feux de 1400 ans dans les forêts de feuillus tolérants avec pruche et de 129 à 342 ans pour les forêts de pins.

Foster (1988) a étudié la structure et la dynamique de la végétation par rapport au régime des perturbations dans la forêt ancienne du Parc National Pisgah dans le sud-ouest du New Hampshire. La végétation est caractérisée par des feuillus tolérants avec pruche. L'étude a été faite à partir de la consultation de données de différentes sources ainsi que par diverses techniques de terrain portées sur une superficie d'environ 2000 ha. Il trouva que le régime des perturbations était caractérisé par des événements locaux fréquents, tels les vents, les orages, les insectes pathogènes et le feu ainsi que par des ouragans occasionnels à grande échelle. L'auteur démontre qu'en terme de fréquence, les perturbations par le feu arrivent en deuxième lieu, mais sont en même temps les moins répandues. En tout, il a trouvé 10 feux, la majorité ayant eu lieu alors que la possibilité d'ignition par les colonisateurs européens était possible. Il note que plusieurs peuplements de pins et de pruche avaient comme origine un feu majeur survenu en 1665.

Frelich et Lorimer (1991) décrivent le régime des perturbations naturelles de 3 réserves de forêts feuillues tempérées (feuillus tolérants avec pruche) dans l'ouest du Michigan en basant leur étude sur des techniques de terrain de reconstruction de l'historique de site. Leur objectif était de calculer les cycles des perturbations naturelles de différentes intensités. Pour l'ensemble des trois réserves, ils ont trouvé des intervalles de retour pour tous les types de feux (feux de surface et de

couronne confondus) de 956 ans pour la période entre 1890 et 1980 et de 522 ans pour la période de 1890 à 1930. Étant donné que pour la période 1890-1930, la fréquence de feux peut avoir été augmentée par la colonisation et que pour la période 1930—1980, la fréquence peut avoir été diminuée (suppression des feux), ils proposent que le cycle naturel des feux doit se trouver entre ces deux limites, soit  $\sim 740$  ans. Étrangement, ils soutiennent que, de façon générale, ce qui a été trouvé est constant avec l'intervalle de retour pour le feu de 1400 ans des peuplements de feuillus tolérants avec pruche dans le nord du Michigan estimé par Whitney (1986).

Palik et Pregitzer (1992), ont décrit le régime de perturbation des forêts précoloniales de deux paysages du nord du Bas Michigan à l'aide des relevés d'arpenteur de l'inventaire de colonisation. Aucune indication sur des feux n'a été décelé dans les notes de relevés d'un premier paysage qui était composé de hêtre, de pruche et de pin blanc. Cependant, pour un deuxième paysage, lui dominé par les pins rouges, blancs et gris, un intervalle de retour variant entre 114-227 ans a été calculé.

Loope (1991) a examiné les différents patrons d'occurrence des feux à l'intérieure de la région de Pictured Rocks National Lakeshore (PRNL) au Michigan pendant les périodes d'avant et après colonisation. L'auteur s'est servi de sections transversales d'individus (pins rouges et pins blancs) vivants et de souches cicatrisées pour réaliser son étude. Les indices de feu sont apparus presque exclusivement sur des sols sableux et extrêmement bien drainés. Aucune trace de feu n'a été retrouvée dans les forêts de feuillus tolérants.

Dans leur étude, Zhang *et al.* (1999) ont utilisé les relevés de l'Office générale des terres pour examiner l'interaction entre la végétation, les perturbations naturelles et l'environnement des forêts précoloniales du district de Luce. Ils ont évalué des période de rotation pour le feu de 2624 ans et de 320 pour les peuplements de feuillus nordiques et de pins respectivement.

Nolet *et al.* (1999) ont étudié le régime de perturbations dans la Réserve Faunique de Papineau-Labelle à l'aide photos aériennes anciennes et la banque de données d'historique des feux du ministère des Ressources naturelles. Avec ces données, ils ont établi un cycle des feux d'environ 678 ans. Dans une autre étude effectuée plus à l'ouest, soit dans le bassin versant de la rivière du lièvre, Nolet *et al.* (2001) ont étudié le dynamisme de la végétation de deux paysages de plus de 120 km<sup>2</sup>; un paysage étant en zone de forêt mixte et un autre en zone de forêt feuillue. Les

---

auteurs ont trouvé qu'au début du siècle, le cycle de feu était de 123 ans pour la forêt mixte et de 516 ans pour la forêt feuillue. Subséquemment, ils ont observé une réduction drastique du feu dans le paysage, tant au nord qu'au sud. Au sud, plus aucun feu ont été détectés entre 1930 et 1990. Cette réduction de la fréquence des feux a aussi perçu en forêt boréale, au nord du Québec et semble pas attribuable à la suppression des feux mais plutôt à des changements de conditions climatiques (Alain Leduc, communication personnelle).

### 2.3.2 Synthèse de la littérature

Le Tableau 1 résume les différentes informations retrouvées dans la littérature sur les feux en forêts feuillues. On constate qu'il y a des variations importantes quant aux intervalles de retour. Pour les peuplements de feuillus nordiques (domaine de l'érablière), cet intervalle de retour demeure assez long et varie entre 678 ans et  $\approx 4000$  ans. Pour les pins, on observe des cycles souvent beaucoup plus courts variant entre 22 et 660 ans. Les régions qui sont plus au nord ou en bordure de zone de végétation soumise à des régimes de feux plus fréquents, sont sujettes à être perturbées par le feu plus fréquemment. Par exemple, pour les états des grands lacs, à cause de leur proximité à des écosystèmes où le feu est plus récurrent, les intervalles de retour pour le feu sont plutôt courts pour la forêt feuillue en frange de ces écosystèmes (Canham *et al.* 1984). On remarque également que plus la présence des résineux dans les peuplements est élevée, plus les intervalles de retour sont petits (22 ans pour les forêts de pins de Frissel (1973), 100 ans en moyenne

Tableau 1. Tableau récapitulatif des statistiques relatives au régime de feu dans le Nord-Est de l'Amérique du Nord.

Auteur (s)	Durée de l'évaluation	Étendue	Intervalle de retour (ans)	Type de forêt	Surface d'étude (ha)	Endroit
Cwynar (1976)	1696-1920	—	70	Feuillus/Pins blancs	18 600	Ontario
Heinselman (1973)	1595-1973	—	50-200	quasi boréale	215 000	Minnesota
Frissel (1973)	1860-1922	242-13 317 ha	22	Pins (gris, rouge et blanc)	12 972	Minnesota
Lorimer (1977)	1793-1827	10 - 80 10 <sup>3</sup> ha	806 ou 1923	Conifère- Feuillus	1 650 000	Maine
Bormann et Likens (1979)		—	peu ou pas d'incidences	Feuillus	405 000	Nouvelle Angleterre
Fahey et Reiners (1981)	1903-1956	—	910	Feuillus	8 602 700	Maine
			530	Pins		
Fahey et Reiners (1981)	1909-1959	—	770	Feuillus	2 334 000	New Hampshire
			660	Pins		
Wein et Moore (1977)	1925-1975	1-165 888 ha	1100	Feuillus	4 167 000	Nouveau Brunswick
Wein et Moore (1979)	1915-1975	—	3728	Feuillus	1 629 000	Nouvelle Écosse
Whitney (1986)	1836-1850	—	1200	Feuillus tolérants Pruche-Pin blanc	278 000	Michigan
Whitney (1987)	1836-1850	—	130-269	Pin (rouge, blanc et gris)	278 000	Bas Michigan
Frelich et Lorimer (1991a)	1890-1980	—	566	Feuillus tolérants et pruche	23 000	Michigan ouest
			2797			Feux de surfaces Catastrophiques
Palik et Pregitzer (1992)			114-227	Pins	1800	Bas Michigan
Nolet <i>et al.</i> (1999)	1915-1930	4,5 – 1951 ha	678	Feuillus	155 00	Québec
Nolet <i>et al.</i> (2001)	1900-1930	—	123	Mixte	14 000	Québec
			516	Feuillus	12 000	
Zhang <i>et al.</i> (1999)	1840-1856	3-300 ha	2624	Feuillus	902 000	Michigan
			320	Pins		

---

pour les peuplements quasi boréaux de Heinselman (1973, 123 ans pour la forêt mixte de la vallée nord de la rivière du Lièvre (Nolet *et al.* 2001)).

Une constatation importante à faire concerne aussi le type de feu qui a été évalué par ces études. Les études qui ont utilisé des documents historiques ou des photos aériennes ne peuvent pas détecter les feux de surfaces. Les feux qui réduisent partiellement les cimes sont aussi difficilement distinguables de chablis partiel. Seul les études qui utilisent les cicatrices de feux peuvent renseigner sur ces types de feux et leur importance. L'étude de Frissell (1973), qui obtient un intervalle de retour très court, en est un bon exemple.

En ne considérant que les études où la forêt pourrait se comparer à celle du Québec méridional, on obtient des intervalles de feu variant entre 500 et 2500 ans, avec une moyenne de 1030 ans. Cependant, en raison de notre situation plus nordique et de la présence de peuplements résineux souvent entremêlés avec la forêt feuillue, il est fort probable que cet intervalle soit plutôt près de 700 ans au Québec.

Pour les peuplements de pins, l'intervalle de retour de feux est beaucoup plus court, variant de 22 ans à 660, avec une moyenne de 218 ans. Les pinèdes blanches seraient donc plus sujettes à être perturbée par un feu catastrophique que la forêt feuillue.

Cet intervalle ne considère cependant que les feux catastrophiques qui réinitialise le développement du peuplement. Actuellement, dans la littérature, très peu d'information existe sur les feux de surfaces ou les feux qui ne toucheraient que partiellement le couvert forestier. Or, compte tenu de la nature des écosystèmes de la forêt feuillue, ce serait justement ces feux qui y seraient les plus fréquents. Ceux-ci, à cause de leur effet direct sur la composition des jeunes cohortes, contrôlent grandement le devenir du peuplement. Frelich et Lorimer (1991a) ont observé des cicatrices de feu sur plus de 27% des parcelles de leur étude. Ils ont calculé un intervalle de retour pour les feux de surfaces de 566 ans (Tableau 1). Il est cependant clair dans la littérature que pour les chênaies et les pinèdes pures, la fréquence élevée des feux de surfaces assure le maintien de ces peuplements dans le paysage. Par exemple, Ayres et Ashes (1905 cité dans Lorimer 1980) avaient trouvé des traces de feux légers sur plus de 80% d'une forêt de chênes et châtaignier du sud des Appalaches d'une superficie de 2.3 x 106 ha.

### 3 LES CHABLIS

Le chablis représente la perturbation naturelle à grande échelle prédominante des forêts nordiques tempérées du nord-est et du centre-nord de l'Amérique du nord (Canham *et al.* 2001). Ce type de perturbation provient de vents extrêmes et violents dont les orages, les ouragans et les tornades (Canham et Loucks 1984, Foster et Boose 1992, Peterson et Pickett 1991).

Contrairement au feu, dans une forêt subissant des vents violents, les arbres de grandes tailles seront les plus vulnérables en premier (Peterson et Pickett 1991). En effet, contrairement au feu qui est une perturbation «bottom-up», le chablis est une perturbation «top-down» (Mladenoff *et al.* 1993). Ainsi les dommages que causent un chablis sont surtout confinés en premier aux strates supérieures du couvert forestier. Plus l'intensité de la perturbation augmente, plus les strates inférieures seront touchées.

Il importe cependant de tenir compte des différences entre les différents types de perturbations par le vent (Peterson 2000, Canham *et al.* 2001). Il existe effectivement un large spectre d'intensité dans les perturbations individuelles et ce degré de variabilité fluctue en fonction du type d'orage. Canham *et al.* (2001) expliquent que certaines tornades sévères (vents >70 m/s) ont tendance à démontrer un chablis plus uniforme et complet des arbres du couvert avec des limites relativement discrètes entre les perturbations catastrophiques et des dommages minimes adjacents. Par contre la majorité des tornades sont caractérisées par des vents nettement plus modérés (<50 m/s) et ont tendance à montrer un large spectre de variation dans les proportions d'arbres chablisés à l'intérieur du tracé de celle-ci.

Le tracé des orages individuels est typiquement plus court et plus large que celui des tornades (Canham *et* Loucks 1984), mais partage plusieurs similarités avec les tornades dans la nature des variations spatiales dans l'intensité des vents. Les orages les plus extrêmes peuvent avoir une intensité relativement discrète et catastrophique mais la majorité d'entre eux sont moins intenses et sont caractérisés par une variation spatiale considérable dans l'intensité de la tempête et degré de chablis. Les orages surviennent fréquemment dans des cloisons associées à de multiples

cellules d'orages, soit organisées en rafales distinctes ou enlées en des événements orageux cycloniques plus complexes.

### **3.1 Processus écologiques en cause à l'échelle du peuplement**

Quels sont les processus écologiques qui changent ou qui se transforment une fois le passage de vents violents? Les conséquences sont nombreuses. Il y a modification des conditions environnementales, de la structure et de la composition du peuplement, et du stade de succession. Ces changements surviennent de façon immédiate (heures et jours) ou à long terme (mois et décennies) (Peterson 2000).

Lorsqu'une zone de forêt est affectée par des vents importants, les arbres chutent soit par rupture (du tronc ou des branches) ou par déracinement, amenant une modification de la structure. Il y a réduction de la surface terrière et de la densité relative. Ces chutes ont pour effet d'ouvrir le couvert forestier, modifiant ainsi le microclimat. Elles déposent aussi une certaine quantité de débris à la surface du sol (branches, troncs couchés) tout en créant du coup différents sites de germination (billots nourriciers au sol). Le déracinement déplace les roches, perturbe le sol (inversion des horizons pédologiques), crée des trous et des monticules qui seront présents pour longtemps et qui créent à leur tour des microclimats et expose les graines autrement enterrées (Peterson et Pickett 1991).

À partir de cela, il est possible de faire certaines déductions quant aux réponses de la végétation :

- croissance latérale des individus restés debout (vu la diminution de la compétition);
- croissance des essences du sous-couvert grâce à l'accès à la lumière; les essences les plus favorisées seront celles dont la croissance est rapide en condition de lumière;
- production de rejets et de drageons par les individus blessés ;
- germination de certaines essences dans les trous et monticules formés (ex: *Tsuga canadensis*, Burns et Honkala 1990).

---

### 3.1.1 Modification des conditions environnementales

#### 3.1.1.1 Le microclimat

La chute des arbres du couvert va permettre à la lumière d'atteindre le sous sol forestier venant ainsi modifier les conditions microclimatiques (température, intensité lumineuse, humidité) à ce niveau.

#### 3.1.1.2 Les trous et monticules

La création de trous et monticules de part l'inversion des couches pédologiques réalisée par le déracinement ainsi que quantités de grumes qui se retrouvent au sol produisent des microsites et conséquemment des sites de germination qui seraient absents autrement. Ceux-ci permettront l'établissement d'espèces ciblant ces types de microsites (*Betula alleghaniensis*, *Picea glauca* et *Tsuga canadensis*) (Burns et Honkala 1990). Les conditions (chaleur, humidité) dans chacun de ces microsites diffèrent et avantagent plus certaines espèces que d'autres. Ils jouent donc un rôle important dans la composition future du peuplement et du processus de rétablissement d'une forêt à la suite d'un chablis.

Peterson et Pickett (1990) ont relevé des différences entre la colonisation des trous versus des monticules quatre ans après le passage d'une importante tornade dans le Tionesta Scenic Area de la forêt national du Allegheny, en Pennsylvanie. Un transect de 400 m a été établi sur le flanc ouest d'une colline créant ainsi un gradient élévatoire. La richesse et la biomasse totale au niveau des trous étaient significativement plus élevée que celles des monticules (aire et élévation contrôlées). Le bouleau jaune était l'essence dominante la plus commune autant dans les trous que sur les monticules. La densité des tiges du bouleau jaune et de la pruche était significativement plus élevée dans les trous que sur les monticules. Ce fut l'inverse pour le cerisier. La biomasse du bouleau jaune était significativement plus élevée dans les trous que sur les monticules. L'élévation influença de façon positive le bouleau jaune dans les trous. Cependant, la biomasse totale des sites ne présenta aucun lien avec l'élévation. La densité des tiges du bouleau jaune et de la pruche dans les trous diminua significativement avec l'élévation tout comme la densité totale des tiges.

L'article de Webb (1988) démontre que l'importance du rôle joué par ces microsites au niveau de la diversité puisqu'ils permettent l'établissement de nouvelles espèces. Dans cette étude, pour laquelle on tentait d'évaluer les effets du passage d'une tempête dans deux peuplements (*Pinus-Acer* et *Pinus-Abies*) du Itaska State Park au Minnesota, le taux de régénération était faible sur les microsites. La présence ou l'absence des semis variait par contre selon le type de microsite. Sur les billots au sol le succès de la régénération dépendait du temps écoulé depuis la mort de ceux-ci, leur taille et de l'essence. La colonisation des souches était surtout liée à l'espèce (capacité de drageonner ou non). La régénération était également plus probable sur les trous et les monticules âgés et n'étaient pas influencés par l'espèce responsable de la formation du microsite. La diversité entre les microsites différait peu et ce pour les deux peuplements. Par contre, dans le *Pinus-Acer*, la densité des semis de *Acer saccharum* était plus élevée sur les sites-contrôles et sur les trous et monticules alors qu'avec *Acer rubrum*, plus nombreux sur les souches et les grumes. Ces perturbations semblent apporter peu d'opportunités d'implantation pour d'autres essences dans ce peuplement. Dans le peuplement *Pinus-Abies*, les souches et les grumes mortes étaient les sites majeurs de régénération.. Le rôle de ces microsites dans ces peuplements est fonction de l'autécologie des espèces présentes.

Schaetzl *et al.* (1989) révisé la littérature qui porte sur les conséquences écologiques du déracinement. On retient que plusieurs auteurs ont rapportés une forte colonisation des monticules comparativement au trous (Collins et Pickett 1982, Henry et Swan 1974, Lyford et Maclean 1966, Goodlett 1954 et Denny et Goodlett 1956). Le faible taux d'implantation dans les trous est souvent associé aux conditions humides (parfois même eaux ou glace, stagnantes) et aux accumulations de litière qui s'y trouve. Par contre dans le cas où le sol est excessivement bien drainé ou lithique, les trous peuvent à l'inverse être favorisés comme sites de germination (Cook 1971).

Les débris ligneux qui se retrouvent sur le sol forestier fournissent également un substrat de choix pour certaines espèces et permettront eux aussi, l'établissement d'espèces ciblant ces types de microsites. Cependant, l'accumulation de débris augmente la susceptibilité d'un site aux feux.

### 3.1.2 Modification de la structure

L'effet le plus remarquable lors du passage d'un vent violent est sans doute la quantité d'arbres rompus et renversés qui se retrouvent au sol. Ainsi, la distribution des individus dans un peuplement est bien sûr fortement modifiée à la suite d'un chablis. On assiste généralement à une diminution immédiate de la hauteur du couvert forestier et à une réduction de la densité. Plusieurs auteurs notent l'effet dévastateur d'un peuplement touché par le chablis. Comme le chablis est une perturbation du-haut-vers-le-bas, les dommages causés par les chablis sont en effet surtout confinés au couvert forestier supérieur. Plus l'intensité sera forte, plus les strates inférieures seront, elles aussi, endommagées par le vent. L'effet du chablis sur la densité est cependant de courte durée. En effet, la colonisation rapide du milieu à la suite d'un chablis ainsi que la croissance des gaules établies qui profitent de l'espace et de la luminosité créés permettent parfois d'observer dans un temps relativement court une densité après perturbation similaire à ce qu'elle était avant l'arrivée des vents dévastateurs.

### 3.1.3 Modification de la composition et changement dans la succession

La différence majeure entre les différentes intensités de chablis se fait au niveau du nombre d'individus affectés. Un chablis faible à modéré laissera les individus plus résistants debout alors qu'un chablis intense aura comme effet de racler tout le couvert forestier (Peterson et Pickett 1991). L'effet du chablis peut donc soit maintenir la composition en place, accélérer la succession ou au contraire réamorcer le stade pionnier. La rémission souvent rapide des forêts chabilisées permet d'observer dans bien des cas peu de modifications au niveau de la composition forestière. On assiste alors à une rémission rapide, et malgré les différences immédiates d'apparence catastrophiques, il y a un retour rapide aux conditions d'avant perturbation. C'est le cas lorsque les espèces en place avant perturbation ont un fort potentiel de régénération végétative.

Un chablis faible ou modéré peut accélérer la succession d'une forêt si le sous-étage forestier est libéré de l'écran de la canopée. Ce nouvel accès à la lumière favorisera la croissance des espèces du sous-couvert qui pouvait être en état de stagnation avant le chablis. Cependant, selon la revue bibliographique de Everham et Brokaw (1996) sur les effets des vents catastrophiques sur la végétation forestière, certains auteurs soutiennent que le fait que les semis et les gaules soient

---

écrasés par la chute de débris restreint peut être le rétablissement du peuplement par cette voie. Aussi, le drageonnement important de la part des arbres survivants endommagés entraîne une importante densité de feuillage à proximité du sol. Quelques-uns des arbres déracinés peuvent continuer à vivre et peuvent se reproduire de façon végétative par la production de branches verticales (Canham *et al.*, 2001). Ces deux processus limitent la croissance des espèces en sous-étage établies ainsi que la germination et l'établissement de nouveaux semis.

Lorsque la perturbation est suffisamment importante pour renverser tout sur son passage, on assiste plutôt à un réamorçage de la succession primaire où les ouvertures créées sont suffisamment grandes pour permettre l'implantation d'essences intolérantes dont les graines arrivent au site emportées par le vent ou de semis provenant de graines enfouies. Par contre, à cause de l'importante accumulation de débris au sol à la suite d'un chablis Canham (1978) avançait que les espèces pionnières seraient incapables d'envahir le site à la suite d'une perturbation à moins que le feu qui retire la litière surviennent également (Everham et Brokaw 1996).

Certains auteurs ont souligné l'importance des populations de cerfs comme facteur limitant le succès de la régénération (Larson et Waldron 2000). En effet, d'après ces auteurs, les cerfs seraient plus abondants après un chablis, attirés par le nouveau brout disponible.

### **3.2 Susceptibilité des peuplements au chablis**

Mais comment prédire l'importance de cet effet. Il importe avant tout de connaître les paramètres qui feront qu'une forêt à un endroit donné est plus susceptible à ce type d'effet. La revue de littérature nous a permis d'en identifier plusieurs :

- les caractéristiques de la tempête en cours (Spurr et Barnes 1980, Sousa 1984)
- les caractéristiques du site (localisation, pente, sol) (Spurr et Barnes 1980, Runkle 1985)
- les caractéristiques des peuplements voisins
- la composition de la forêt (Spurr et Barnes 1980, Foster 1988, et autres);
- l'âge de la forêt (les forêts plus âgées étant plus susceptibles (Runkle 1990));
- la structure de la forêt (les forêts plus ouvertes étant plus susceptibles (Spurr et Barnes 1980));
- la physiographie de la région (Canham *et* Loucks 1984, Foster 1988)

#### **3.2.1 Conditions météorologiques (caractéristiques de la tempête en cours)**

Les caractéristiques de la tempête en cours, telle la force, la durée et la direction des vents sont évidemment des facteurs importants (Spurr et Barnes 1980, Sousa 1984). Celles-ci régissent l'intensité de la perturbation, et conséquemment ses effets.

Canham *et al.* (2001) font état du développement d'une nouvelle méthode empirique permettant d'estimer simultanément la sévérité locale d'une tempête et les paramètres définissant les variations spécifiques de susceptibilité au chablis en fonction de la sévérité de la tempête et de la dimension des arbres. La méthode a été testée à l'aide de données recueillies à la suite d'une tempête qui a frappé la partie ouest des monts Adirondacks dans l'est de l'état de New York en 1995. Leur analyse permet d'explorer le degré auquel la variation interspécifique dans la survie des arbres de couvert à travers un éventail d'intensité de perturbation peut modeler la structure et la composition des paysages forestiers. Ils démontrent que pour les orages d'intensité intermédiaire la susceptibilité au chablis double pour les sept espèces étudiées (érables rouge, érable à sucre, bouleau jaune, le hêtre, l'épinette rouge et le cerisier tardif).

Foster (1988) soulève l'importance de la quantité de pluie qui précède l'arrivée des vents violents. Dans cette étude, dans laquelle on relate les effets du passage d'un ouragan (1938) à l'échelle des espèces, du peuplement et du paysage dans de la forêt de Harvard ainsi que dans Petersham, Massachusetts, le déracinement était hautement manifeste dans le paysage. L'auteur soutient que le fait que le déracinement ait été si important est peut être lié au 15-35 cm de précipitation qui a précédé le gros de l'orage. Le sol est devenu saturé ce qui réduisit l'ancrage racinaire.

### 3.2.2 Caractéristiques du site

#### 3.2.2.1 Localisation

La position du peuplement dans un paysage donné le mettra plus ou moins à risque par rapport à un autre. Foster et Boose (1992) ont examiné l'effet du passage de l'ouragan de 1938 sur le paysage forestier du Tom Swamp Tract de la forêt Harvard au Massachusetts. On calcula l'exposition et les dommages subit ont été cartographiés par peuplement et classifiés en catégories. La surface endommagée par classe va de 10 % (25-50 %) à 36 % (>75 %) du terrain. Les parties les plus endommagées étaient situées aux abords ouest de l'aire d'étude, au côté est du Harvard Pond et le côté ouest du Riceville Pond. Les sites où il eut peu de dommages incluent; les terres arbustives humides localisées au nord du Harvard Pond et les jeunes plantations ou peuplements composés d'espèces pionnières de fond de vallée. Le classement générale de dommage par exposition (feuillus ou conifères de toutes tailles) était; exposé>intermédiaire>protégé. Moins de 3 % des peuplements étaient protégés des vents sud-est (créant les plus importants dommages) et environs 31 % avait une exposition intermédiaire et 66 % étaient exposés.

#### 3.2.2.2 Topographie

La topographie du milieu jouent certainement un rôle important dans les quantités d'arbres qui se retrouveront au sol. Les arbres croissant sur des pentes abruptes sont souvent penchés et donc plus susceptibles. De façon générale plus de dommages surviennent sur les pentes exposées au vent (Schaetzl *et al.* 1988).

Cependant, l'étude de Putz (1983) ne permettait pas d'établir de relation entre la pente et le type de dommage, même sur des inclinaisons de 35°. L'auteur suppose des différences au niveau du système racinaire des arbres sur les pentes. Même si le sol y est plus mince les racines peuvent pénétrer profondément.

Foster et Boose (1992) soutiennent que le degré d'exposition, contrôlé par; l'orientation de la pente, l'inclinaison, la position topographique et la localisation du site par rapport à l'ensemble du paysage, serait le principale facteur influençant la susceptibilité d'un peuplement au chablis plutôt que les caractéristiques du site (pente, drainage). Les auteurs notent que les forêts de pentes sous le vent ne semblent pas avoir été touchées par les vents qui tourbillonnent au delà du sommet de la colline. Certains croient que cet effet s'atténue lorsque les vents sont de cette force. La position de la pente semble aussi avoir eu un effet négligeable sur la susceptibilité du site.

### 3.2.2.3 Caractéristiques du sol

Les arbres qui poussent dans des sols minces, humides, argileux ou organiques, ou de texture fine sont plus susceptibles au déracinement à cause d'un système racinaire plus superficiel et une résistance réduite au niveau du sol ainsi qu'une augmentation de l'incidence de pourriture au niveau des racines (Schaetzl *et al.* 1988, Everham et Brakshaw 1996). Tout ce qui prévient un système racinaire profond rend les arbres plus susceptibles au déracinement.

L'humidité du sol a été identifié par plusieurs auteurs comme facteur augmentant le risque de déracinement (ex: Foster 1988, Dyer et Baird 1997, Peterson et Robertus 1997, Larson et Waldron 2000). Plus le sol est humide plus il est instable et plus les arbres sont enclins au déracinement.

Mise à part la violence des vents et l'exposition des peuplements à ceux-ci, Larson et Waldron (2000), qui relatent les effets de la puissante tempête de juillet 1998 sur une forêt mature d'érable à sucre, de frêne d'Amérique et de chêne rouge du Parc Provinciale Rondeau en Ontario, attribuent la mortalité élevée observée à l'instabilité des individus dans des sols à sable fin, fréquemment mouillés par la proximité de la nappe phréatique.

La revue bibliographique de [Everham et Brakshaw \(1996\)](#) présentent les interactions possibles entre les caractéristiques du sol et les patrons de dommage. Ils notent aucune interaction entre la

profondeur du sol et la croissance racinaire. Or, une telle relation existe entre la concentration d'eau dans le sol et la présence d'une couche rigide en surface.

Le type de sol peut aussi venir jouer un rôle quand au type de chablis observé (déracinement versus rupture). Dans l'étude de Foster (1988) la rupture était plus fréquente que le déracinement sur les sols rocailloux ou très bien drainés.

Le déracinement était en effet plus fréquent dans le site marécageux et inondé fréquemment que les autres sites observés par Peterson et Robertus (1997). Notons par contre que les auteurs n'attribuent pas cela à l'instabilité des arbres dans le sol saturé mais plutôt à la présence marquée de gros individus et d'une faible densité. Ils suggèrent que la variabilité entre les sites au niveau des effets subits est dû aux différences végétales.

### 3.2.3 Caractéristiques des peuplements voisins

L'exploitation des peuplements en périphérie peut avoir comme effet d'augmenter les risques de chablis en réduisant la protection du site. Foster et Boose (1992) La position relative du peuplement par rapport aux forêts claires influence sa susceptibilité au chablis. Les arbres situés dans 10-100 m des aires ouvertes sont plus susceptibles au chablis que les arbres d'une forêt continue.

### 3.2.4 Caractéristiques du peuplement

#### 3.2.4.1 Structure

On croit que des peuplements moins denses et conséquemment plus ouverts présentent plus de risques d'être chabilisés que les peuplements plus fermés. En effet, ces ouvertures, créées possiblement par des perturbations anciennes (autres chablis, microtrouées), ouvrent le couvert forestier permettant au vent de pénétrer le peuplement et augmente l'effet de turbulence dans celui-ci. Canham *et al.* (2001) soulèvent que quelques études (Smith *et al.* 1987) concluent que les peuplements denses de taille uniforme peuvent être moins susceptibles aux dommages causés par les vents parce que la cime dissipe mieux la force du vent et que les systèmes racinaires interconnectés réduisent la vulnérabilité individuelle des arbres. Un couvert forestier uniforme (équienne) ne permettrait pas aux vents d'intensité faibles à modérés de pénétrer le peuplement

forestier. Or, ils réfèrent également aux travaux de Munishi et Chamshama (1994) qui, à l'inverse, croient que l'entassement augmente les probabilités d'un arbre à être renversé parce que cela provoque une élévation des ratios hauteur/diamètre et que les arbres supprimés du sous-couvert deviennent conséquemment moins à risque.

#### 3.2.4.2 Hauteur et diamètre

Plusieurs études démontrent une augmentation de la susceptibilité au chablis avec l'augmentation du diamètre de la tige et son hauteur (Peterson et Pickett 1991, Foster et Boose 1992, Peterson et Rebertus 1997, Marks *et al.* 1999).

Les individus déracinés étaient généralement plus gros dans l'étude de Putz (1983). L'auteur soulève la possibilité qu'en condition de stress, l'importante masse des ces individus a pour effet d'augmenter la pression exercée sur l'interface sol-racine et d'augmenter les chances de dépasser la force de déchirure (habilité du sol à résister aux forces de tensions). Les arbres déracinés étaient aussi plus hauts que les arbres brisés mais à un diamètre donné, les arbres déracinés étaient plus petits (la résistance à la cassure augmente avec la diminution du ratio hauteur/diamètre).

Cette relation entre le diamètre des arbres et le type de chablis observé (rupture versus déracinement), Webb (1988) l'a aussi observée. Dans le peuplement *Pinus-Abies* les différences apparentes entre les espèces qui avaient tendance à se rompre et celles qui étaient plus enclins à se déraciner s'expliquaient en premier lieu par le diamètre.

Le graphique réalisé par Everham et Brokaw (1996) permet de visualiser la relation entre la taille des tiges et la sévérité des dommages, type de dommage et cause de dommages dans une forêt inéquienne (Figure 2).

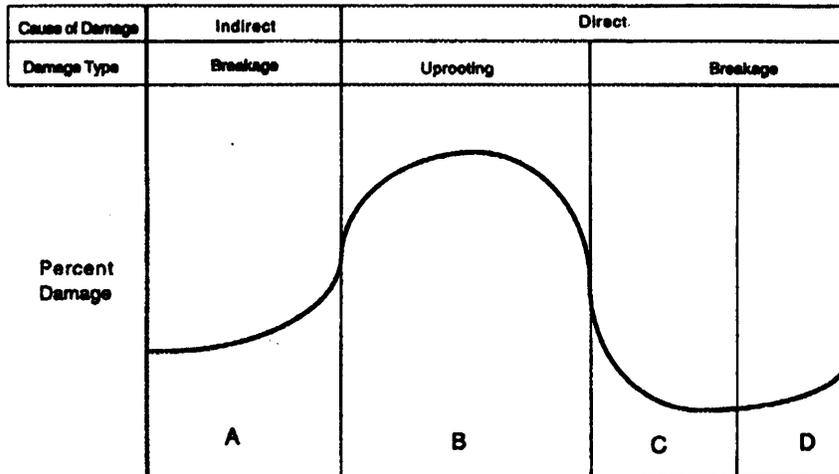


Figure 2. A: Les petites tiges sont protégées du vents mais endommagées indirectement par les autres tiges et branches qui chutent. B: Les dommages les plus importants observés chez les individus se retrouvant dans des classes de taille intermédiaires exposées directement au vents mais non pré-conditionnées au chablis. Ici, une plus grande proportion de tiges est déraciné. C: Les tiges de diamètre plus important, exposées au vent mais qui ont été pré- conditionnées et préalablement éclaircies par le vent. Ici, on assiste à une plus forte proportion de ruptures. D: Les arbres surannés peuvent subir des dommages accrus de part la présence de pathogènes.

De façon générale la probabilité au chablis augmente également chez les espèces étudiées par Canham *et al.* (2001) avec le dhp (voir graphiques ci-dessous). Par contre, les résultats indiquent également que la relation entre la taille de l'arbre et la susceptibilité au chablis varie entre les espèces allant d'un effet plutôt négligeable pour le bouleau jaune à une augmentation plus que linéaire avec le diamètre pour la pruche. Pour les tiges de dimension intermédiaire, (40 cm dhp), le cerisier tardif et l'épinette rouge présentaient les plus forts taux de chablis pour à peu près tous les niveaux de sévérité de tempête, tandis que le bouleau jaune et l'érable à sucre avaient les plus faibles taux de chablis.

Fig. 3. Predicted probabilities of windthrow, using eq. 1 and parameters reported in Table 2, as a function of storm severity, for three different tree sizes. ACRU, *Acer rubrum*; ACSA, *A. saccharum*; BEAL, *Betula alleghaniensis*; FAGR, *Fagus grandifolia*; PIRU, *Picea rubra*; PRSE, *Prunus serotina*; TSCA, *Tsuga canadensis*.

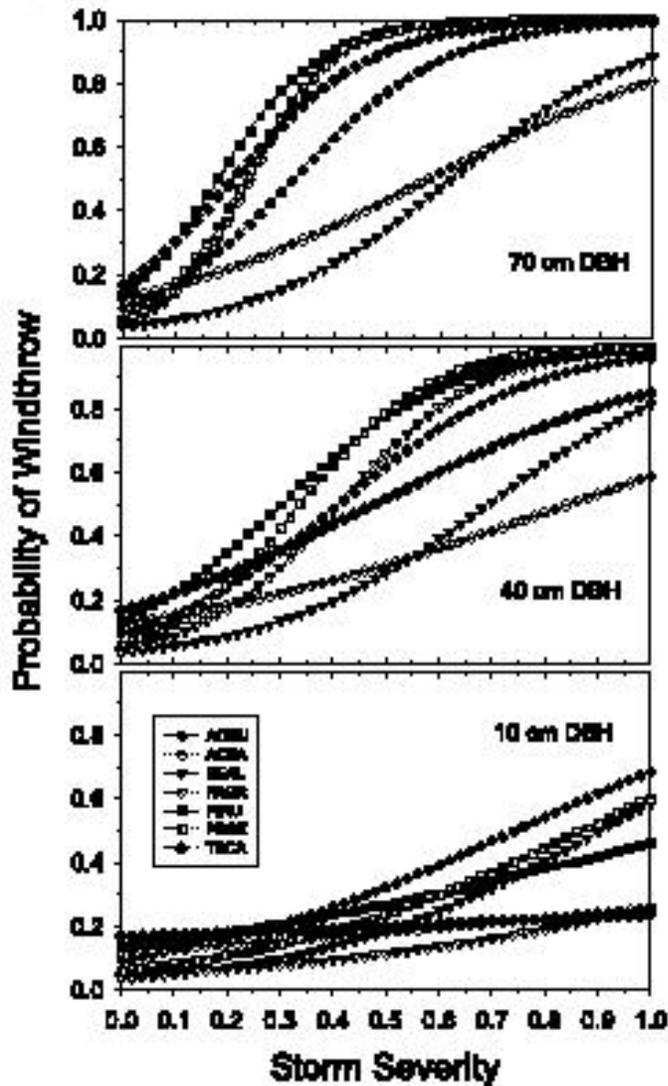
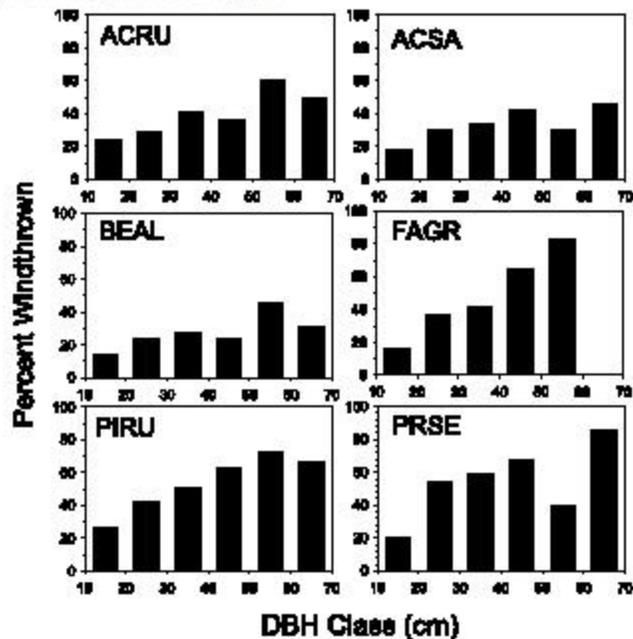


Fig. 4. Observed percent of trees windthrown in old-growth and second-growth stands, combined, as a function of DBH class, for the six main species. See Fig. 3 for acronyms used in the legend.



### 3.2.4.3 Âge du peuplement

Les jeunes peuplements (particulièrement équiennes) sont généralement moins vulnérables face aux vents orageux que les peuplements plus âgés. Les peuplements plus âgés sont souvent composés d'individus sénescents, plus souvent sujets aux infestations et à la carie augmentant ainsi le risque d'être chablisés.

Canham *et al.* (2001) émettent l'hypothèse que les arbres du couvert des peuplements âgés ont probablement vécu plusieurs périodes de suppression pendant leur ascension dans le couvert et le fait d'avoir passé plus de temps en sous couvert peut mener à de plus faibles ratios hauteur/diamètre pour des tiges d'un diamètre donné.

La distribution verticale des dommages entre les différentes strates forestières, a été étudiée dans les deux types les plus abondants; *Acer rubrum-Quercus borealis* et *Pinus strobus* (Foster 1988). Dans les peuplements de pins, les dommages étaient presque également distribués entre les strates à différents âges. Les arbres penchants étaient plus fréquents dans les jeunes peuplements alors que le bris et le déracinement prévalaient dans les peuplements plus âgés. Dans les types *Acer*

*rubrum-Quercus borealis*, la sévérité des dommages augmente avec l'âge pour chaque espèce, mais la force de cette relation varie. L'auteur estime que les changements progressifs qui surviennent dans la structure d'âge et l'architecture (ex. taille du couvert) de pair avec la vitesse plus élevée des vents en hauteur, amènent une plus grande susceptibilité avec l'âge. Vers l'âge de 15 ans, la susceptibilité des conifères au chablis augmente drastiquement, et à 30 ans, les forêts étudiées par Foster (1988) étaient complètement détruites par l'orage. Cette susceptibilité est plus graduelle chez les feuillus où la destruction complète du couvert forestier ne survient que dans les peuplements dépassant les 70 ans.

Dans l'étude de Canham *et al.* (2001), en général, les taux de chablis étaient plus significativement plus élevés dans les peuplements âgés que dans les peuplements de deuxième venue. En estimant la susceptibilité pour 4 espèces (bouleau jaune, l'épinette rouge, l'érable à sucre et le hêtre) selon le stade de succession, tous sauf l'érable à sucre ont présenté une susceptibilité moindre au chablis à une sévérité d'orage donnée dans les peuplements matures. Les plus hauts taux observés dans les peuplements âgés sont peut-être attribuables à une plus forte importance en hêtre et en épinette rouge et en pruche, trois essences relativement susceptibles au chablis des peuplements âgés.

#### 3.2.4.4 Perturbations antérieures

Les perturbations antérieures (autres chablis, microtrouées) ouvrent le couvert forestier permettant au vent de pénétrer le peuplement.

#### 3.2.4.5 Composition

La susceptibilité d'un peuplement au chablis s'explique en partie par sa composition ou la sensibilité des essences au chablis et de la proportion de ceux-ci dans le peuplement (Canham *et al.* (2001, voir section précédentes). La diversité des essences n'augmente pas la résistance générale d'un peuplement mais dépend vraiment de sa composition spécifique.

Canham *et al.* (2001) indiquent que les orages les plus sévères réduisent le rôle de la variation interspécifique dans la susceptibilité au chablis et renvoient le contrôle de la réponse de la communauté aux caractéristiques liées à l'habilité de colonisation et la présence de banques de semis et gaules. En effet, tel que discuté plus haut, les événements extrêmes mais peu fréquents

réamorcent le système permettant le développement d'une forêt dont les espèces varient grandement du point de vue de la susceptibilité. Entre ces évènements, les auteurs soutiennent que des orages périodiques de sévérité intermédiaire permettent aux différences interspécifiques de susceptibilité de jouer un rôle important au niveau de la succession, avec des forêts qui deviennent progressivement résistante au vent et moins susceptibles aux perturbations par le vent en général, jusqu'à l'arrivée de la prochaine perturbation catastrophique.

La section suivante définit les caractéristiques qui différentient les espèces quant à leur résistance au chablis.

### 3.2.5 Caractéristiques des espèces

Il existe des différences entre les espèces quant à leur susceptibilité à subir différents types de dommages taux de mortalité subséquents et quant à leur habilité à recoloniser les sites après perturbation par chablis. Les effets d'un chablis sur le développement futur du peuplement, ce qui inclut le type de succession attendu, la quantité de débris au sol, la création de microsites, sont en réalité tous régis par le type de chablis observé (cassure ou déracinement des arbres).

#### 3.2.5.1 Résistance du bois

La densité ligneuse de certaines espèces leur confère rigidité, solidité et résistance face aux vents violents. Cette résistance peut réduire les effet du chablis en maintenant une proportion plus élevée d'arbres debout. Autrement elle peut influencer le type de chablis observé (déracinement versus rupture).

Les propriétés du bois sont des facteurs déterminants importants du type de mortalité des arbres (Putz 1983). Les arbres dont le bois était de faible densité avaient une croissance en diamètre plus rapide que les arbres à bois dense mais avaient un taux de mortalité aussi élevé. Le bois des arbres déracinés avait un coefficient de rupture et d'élasticité plus élevé et était plus dense que le bois des arbres brisés. Le coefficient d'élasticité est corrélé à la fois avec la densité et le coefficient de rupture. Les arbres qui ont perdus des grosses branches avaient en moyenne un coefficient de rupture plus faible et un bois moins dense et plus élastique que les arbres renversés.

Les arbres du sous-couvert dont le bois est léger (*Abies balsamea* et *Picea spp.*) étaient généralement déracinés dans l'étude de Webb (1988), ne survivant que rarement à leurs blessures et formant souvent trous et monticules à la surface du sol. Inversement, les arbres présentant un tronc plus solide (*Acer saccharum* et *Ostrya virginiana*) étaient courbés et vivants et ne produisent pas de microsites.

Marks *et al.* (1999) notèrent que la pruche et le hêtre se sont surtout brisés alors que la plupart des tulipiers et des érables étaient déracinés. Les auteurs soutiennent que la faiblesse du bois de la pruche est peut être la cause de sa plus grande propension au bris que l'érable. Notons par contre que le tulipier, qui possède une densité et un module de rupture similaires à celui de la pruche, s'est plutôt déraciné.

#### 3.2.5.2 Tolérance à l'ombre

À des diamètres inférieurs, les espèces intolérantes à l'ombre semblent plus à risque d'être chablisées. Pour les tiges de 10 cm de dhp examinées par Canham *et al.* (2001), la probabilité d'être chablisée lors de vents sévères était positivement liée à l'intolérance à l'ombre. Les auteurs relatent les travaux de Loehle (1988) qui présente des relations entre l'intolérance à l'ombre et la densité ligneuse et la résistance. Cette relation n'a pu être établie avec les tiges de diamètre plus important (Canham *et al.* 2001).

#### 3.2.5.3 Position verticale dans le couvert

Certaines espèces tel le pin blanc occupent à maturité une position supérieure dans le couvert. Cette caractéristique rend l'espèce plus vulnérable au chablis. Par exemple, l'étude de Foster (1988) souligne la relation qui existe entre la susceptibilité des espèces au chablis et la position occupée dans le couvert, et met en évidence le rôle important de l'autécologie dans la dynamique des forêts. *Pinus strobus* et *Tsuga canadensis* sont tous deux des essences susceptibles aux chablis. Or, puisque la pruche a tendance à occuper un étage inférieur à celui du pin, il est moins exposé aux vents et donc moins à risque.

#### 3.2.5.4 Ancrage racinaire

Les espèces dont les racines demeurent en surface tel le bouleau jaune se renversent plus facilement que celles dont les racines pénètrent le sol en profondeur.

#### 3.2.5.5 Présence de pathogènes

La présence de pathogènes qui affaiblissent le système racinaire augmente les risques de déracinement (Schaetzl *et al.* 1988). Les hauts taux de chablis des hêtres observés dans plusieurs études ont été attribués à un affaiblissement par la maladie corticale du hêtre (Marks *et al.* 1999, Krasny et Digregorio (2001) Canham *et al.* 2001).

### **3.3 L'adaptation des arbres de la forêt feuillue au chablis**

Certaines espèces semblent avoir développées des caractéristiques leur permettant de profiter des perturbations causées par les vents importants. Les espèces adaptées doivent forcément démontrer qu'elles possèdent des habilités de colonisation, une croissance rapide pour profiter des ouvertures temporaires dans le couvert forestier, une forte propension à drageonner ou une capacité de survivre à ce type de perturbation (ancrage racinaire important, forme, etc.).

#### 3.3.1 Habilité de colonisation

Plusieurs études démontrent la capacité de la pruche (*Tsuga canadensis*) et le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) à coloniser les microsites (trous et monticules) créés lors du déracinement des arbres (Burns et Honkala 1990). Zachary *et al.* (1998) trouvèrent que neuf ans à la suite d'un chablis catastrophique dans la Forêt Nationale du Allegheny au nord-ouest de la Pennsylvanie les pruches qui avaient germé sur les butes étaient plus larges plus abondantes et moins broutés fréquemment que les pruches situées ailleurs sur le site.

Le bouleau jaune semble également profiter de ces types de microsites. En effet, Peterson et Facelli (1992) ont démontré que toute accumulation de litière au sol retarde et réduit de manière significative l'émergence de semis de bouleau jaune. Peterson et Pickett (1990) ont comparé la colonisation des de trous et monticules, quatre ans après le passage d'une importante tornade dans

---

le Tionesta Scenic Area de la forêt national du Allegheny, en Pennsylvanie. Le bouleau jaune était l'essence dominante la plus commune autant dans les trous que sur les monticules.

Il est possible que ce ne soit pas uniquement la création de ces microsites qui favorisent l'émergence du bouleau jaune. Linteau (1944) souligne qu'un couvert forestier est important pour les semis, puisqu'il empêche le sol de se dessécher (réduit l'évaporation et prolonge la période de germination). Il apparaît qu'un couvert partiel, laissant passer environs 30 % de lumière au sol (comparable à un chablis), permet l'établissement de nombreux semis. Leur croissance est lente cependant.

### 3.3.2 Croissance rapide

Les espèces intolérantes et peu tolérantes sont des espèces dont la croissance est rapide ce qui leur apporte un avantage certain lorsqu'il y a des ouvertures de grandes envergures apparaissent (Runkle 1984). Celles-ci rapidement des ouvertures du couvert pour croître et prendre leur place dans le couvert (Burns et Honkala 1980)

### 3.3.3 Capacité de se régénérer végétativement

Certaines espèces présentent une forte capacité à drageonner à la suite d'une blessure leur conférant ainsi une habilité de recolonisation rapide d'un site chablisée. Le peuplier faux tremble et le hêtre sont des essences reconnues pour leur drageonnement prolifique (Dyer et Baird 1997). Après une coupe par exemple, leur nombre de drageons de peuplier peut augmenter de 20 à 30 fois, atteignant une valeur vraisemblablement comprise entre 45 000 et 75 000 drageons ou plus par hectare (Smith *et al.* 1972).

Les espèces qui rejettent sont elles aussi avantagées. Il y reconnaît, l'érable rouge, le tilleul, l'érable à sucre, le chêne rouge, le cerisier tardif, le bouleau à papier, le frêne d'Amérique et le frêne noir.

### 3.3.4 Survie

Les espèces qui présentent un ancrage racinaire important, une forme allongée ou une densité ligneuse résistante peuvent survivre à certaines perturbations par le vent. Le frêne d'Amérique et

le chêne rouge possède des racines pénétrantes ce qui lui confère une certaine résistance au chablis (Burns et Honkala 1980).

Les résultats de Canham *et al.* (2001) suggèrent que l'abondance distinctive du bouleau jaune, de l'érable rouge et du hêtre dans les forêts âgées des Adirondacks serait due en partie, à leur capacité de survivre aux perturbations de taille intermédiaire qui semble dominer le régime naturel de perturbation dans cette région. L'érable rouge et le bouleau jaune possèdent une densité ligneuse relative plutôt faible comparativement à d'autres feuillus. Les auteurs croient que ces deux espèces (surtout le bouleau) survivent aux chablis intenses en laissant partir des grosses branches de leur cime, de façon à réduire la charge du vent. Ainsi alors que ces espèces subissent fréquemment des dommages importants au niveau de la cime lors d'orages intenses un nombre considérable d'entre elles survit et reste capable de fournir de quoi ensemercer le site après la perturbation. Cette caractéristique confèrerait aux forêts la capacité de devenir de plus en plus résistante aux vents importants jusqu'à la prochaine perturbation dévastatrice majeure.

### 3.3.5 Revue de la littérature

Arévalo *et al.* (2000) documentent les changements apportés à la structure et à la composition de deux forêts du Cedar Creek Natural Area (CCNHA) au Minnesota 14 ans après le passage d'une tempête. On installa une placette échantillon dans une forêt de chêne dominée par *Quercus ellipsoidalis* et une autre dans une forêt de pin, dominée par *Pinus Strobus*, deux semaines après la perturbation de juillet 1983. La surface terrière de la forêt de chêne est passée de 28,97 m<sup>2</sup>/ha (pré perturbation) à 12,27 m<sup>2</sup>/ha (post perturbation) et est remontée à 23,41 m<sup>2</sup>/ha en 1997. La pinède a été plus touchée, avec des surfaces terrières allant de 41,94 m<sup>2</sup>/ha (pré) à 12,12 m<sup>2</sup>/ha (post) pour retourner à 18,22 m<sup>2</sup>/ha en 1997. La densité grimpa rapidement après la tempête dans la forêt de chêne, mais déclina entre 1993 et 1997 (ce sont les deux classes de diamètres inférieures qui connurent un déclin). La densité de la pinède était retournée à sa valeur initiale en 1997. Quelques classes de diamètre au-dessus de 15 cm retrouvèrent des densités similaires à celles d'avant tempête, alors que les classes de diamètre inférieures à 15 cm avaient des densités plus élevées en 1997 qu'avant la tempête. Le chablis n'est pas une perturbation uniforme puisque l'ensemble du peuplement peut former plutôt une mosaïque de îlots de dynamiques différentes. La tempête a accéléré la succession secondaire en retirant les espèces pionnières, surtout dans la

pinède (les essences feuillues remplaçant les pins). Par contre, les auteurs ont également observés à la fois l'implantation de plusieurs espèces pionnières ainsi que plusieurs îlots sans aucune régénération apparente.

L'étude de Larson et Waldron (2000) avait pour but de rapporter les effets de la puissante tempête du 21 juillet 1998, sur une forêt mature d'érable à sucre, de frêne d'Amérique et de chêne rouge du Parc Provinciale Rondeau en Ontario. Le long d'un transect, on établit vingt cinq points d'échantillonnage divisés en 4 sections. Les caractéristiques du peuplement avant et après l'orage ont été comparées. Cinquante et un pour-cent des 86 arbres initialement échantillonnés ont été endommagés pendant l'orage causant ainsi une réduction du couvert forestier de 70 % à 30-40%. Le diamètre moyen (dhp) des arbres est passé de  $37.1 \pm 2.2$  à  $23.0 \pm 1.7$  cm. La surface terrière estimée est passée de 36.9 à 6.2 m<sup>2</sup>. Les effets de l'orage sur la structure sont grands. Le chêne rouge a décliné d'environ 1/3, le tilleul d'environ la moitié et l'ostryer a augmenté d'à peu près trois fois. On observa un déclin dans la proportion de gros (>70 dhp) et de moyens (30-70 dhp) individus. En revanche, la proportion d'arbres de 10-19 cm s'est vue augmenter d'environ 25 à 60 %.

Il importe de noter qu'à cause de la variabilité de l'intensité des perturbations, que même les perturbations qui semblent très catastrophiques au départ présentent peu de pertes au totale. Par exemple, Peart *et al.* (1992) ont évaluée la structure du couvert forestier de 6 bassins hydrographiques de la forêt feuillue nordique du Hubbard Brook Experimental Forest au New Hampshire à la suite de l'ouragan de 1938 et de l'exploitation subséquente à partir des photographies aériennes de 1942. Trois des 6 bassins qui n'ont pas été exploités depuis l'ouragan ont également été évalués à partir de photographies aériennes de 1978. Les auteurs ont rapportés que les différences de structure entre les bassins s'étaient estompées en 1978 (rémission rapide) et que la perte moyenne de couvert dans les bassins, attribuable au chablis et à l'exploitation subséquente était inférieure à 20%. Ainsi, même si les dommages ont pu être sévères à certains endroits, il reste que la majorité d'entre eux n'ont été que légèrement endommagés.

L'objectif de l'étude de Dyer et Baird (1997) était de quantifier les dommages (causés par des vents violents de  $>160\text{km}^{-1}$ ) apportés à différents peuplements forestiers du Rydell National Wildlife Refuge au Minnesota et de déterminer leur composition future. Six peuplements

représentant quatre types de forêts ont été échantillonnés; 1-Peuplier (14 ha), 2-Chêne (7 ha), 3-Peulement de feuillus des basses terres (9 ha), 4-trois Érable-Tilleul (6, 11 et 20 ha). Les anciens registres municipaux ont été consultés afin d'établir l'historique des perturbations. Les photographies aériennes pré et post perturbation, superposées sur une carte topographique, ont permis d'évaluer l'étendu, la sévérité et les patrons de chablis à travers le refuge. Les chablis, à la différence d'autres agents de perturbation, ont accéléré la succession au refuge. Dans tous les peuplements, on observe une baisse en importance des essences de début de succession et une augmentation correspondante de l'importance des espèces de succession avancée.

L'article de Marks *et al.* (1999) avait comme objectif d'étudier les effets du passage de la tempête de 1989, dans un peuplement de feuillus matures du boisé Henry A. Smith, dans la région de Finger Lakes à New York. Les arbres du couvert avaient une hauteur de 30-35 m, certaines tiges ayant un diamètre supérieur à 1 m. *Tsuga canadensis*, *Fagus grandifolia*, *Acer Saccharum*, *Liriodendron tulipifera* étaient les espèces dominantes principales du couvert. Deux tempêtes substantielles ont affectées le secteur d'étude ces dernières 50 années. La présence des espèces colonisatrices dans les trouées des forêts matures mésophytiques démontre que les régimes de perturbations naturelles ont occasionnellement causées des ouvertures suffisamment grandes pour permettre la régénération de cells-ci.

De plus, le type de peuplement touché par le chablis influence très certainement le patron de rétablissement de celui-ci. En effet Webb (1989), à la suite d'un chablis majeur survenu en juillet 1983, a sondé les arbres endommagés de deux aires d'étude du Parc d'Itaska afin : 1-d'identifier les patrons de mortalité et leurs corrélations et 2-d'évaluer les conséquences d'une tempête sur les espèces intolérantes et 3- d'investiguer sur la formation de troués. Tandis que le chablis impose effectivement des dommages sélectifs aux espèces, l'auteur trouva que les patrons de dommages ne favorisèrent pas directement les espèces intolérantes (dans les 2 cas, ni les dommages causés ou la mortalité n'ont favorisé les espèces intolérantes). Sur le site *Pinus/Acer*, on prévoit que les dommages importants causés aux peupliers, aux pins rouges et aux pins blancs (intolérants) devraient amener la composition forestière vers une dominance accrue d'érable à sucre (essence tolérante résistante aux vents puissants). Sur le site *Pinus/Abies*, le chablis semble favoriser les espèces intolérantes surtout le bouleau à papier et le peuplier faux-tremble. Le bois mou du sapin baumier, présent en sous étage, le rend vulnérable aux dommages causés par la chute des arbres

du couvert (créées de plus grandes trouées). C'est tout à fait le contraire avec l'érable à sucre de l'autre site.

Merrens et Peart (1992) ont pour leur part, évalué les effets d'un ouragan sur la croissance et la structure de deux peuplements feuillus (1-site fortement endommagé et 2-site contrôle peu endommagé) de la forêt expérimentale du Hubbard Brook au New Hampshire. Les auteurs se sont concentrés sur les quatre espèces de couvert les plus abondantes; *A. saccharum*, *F. grandifolia*, *B. alleghaniensis* et *F. americana*. En 1942, le site 1 avait 21 % de couvert forestier, avec 72 % de forêts ouvertes. Inversement, le site contrôle avait 60 % de couvert forestier et 20 % de forêts claires. En 1987, les deux sites étaient dominés par les essences principales décrites plus haut en plus de *A. pensylvanicum*, *A. spicatum*, *P. rubens* et *T. canadensis* en quantités moindres. La surface terrière moyenne par arbre étaient significativement plus basse dans le site 1 que le site 2, pour chacune des essences principales. La densité totale était plus élevée dans le site 1 que le site 2, mais les surfaces terrières totales étaient similaires. Il n'y avait pas de différences majeures entre les surfaces terrières des deux sites à l'échelle de l'espèce. Bien des arbres du site contrôle étaient de gros diamètre. En effet, toutes les tiges de *F. americana* avaient  $\geq 40$ cm de dhp alors que dans le site 1, seulement 25% des individus étaient de cette taille. Les seules *Prunus pensylvanica* observés étaient des individus morts dans le site 1, étape caractéristique d'une succession engendrée par une coupe à blanc. Le taux de croissance augmenta de façon drastique dans le site 1 après le passage de l'ouragan, et ce chez toutes les espèces dans toutes les classes de diamètre. Ce changement n'a pas été observé dans le site contrôle. La croissance moyenne de l'érable, du bouleau et du frêne était significativement plus élevée dans le site contrôle que dans le site 1 avant l'ouragan, alors que la différence n'était que marginale pour le hêtre. Pour la période récente (1982-1986), la croissance du bouleau et du frêne (surtout) était significativement plus élevée dans le site 1 que dans le site 2. Le frêne a donc su maintenir un haut taux de croissance longtemps après la perturbation. Les arbres de petit diamètre ont connus une meilleure croissance que les plus gros (dégagement). La succession survient rapidement à la suite d'un ouragan dans cette région, mais son impact à l'échelle de la communauté est relativement bref.

Également, Castelli *et al.* (1997) ont suivi le début de la succession dans une ouverture de 2,5 ha créée par de forts vents dans un fragment de 5,5 ha de forêt décidue de l'est de l'Amérique du

Nord. Le recouvrement des espèces végétales du sous-étage, la lumière, l'humidité du sous-sol et la teneur en plusieurs éléments nutritifs majeurs ont été mesurés dans des placettes de recensement de 1 × 2 m, 3 ans avant la perturbation. Par hasard la tempête a abattu dans une partie des placettes de 50 à 55 % des arbres. Le recouvrement des espèces végétales a été remesuré dans toutes les placettes 3 ans après la perturbation. Les espèces ont été regroupées en fonction de leur forme de croissance et les valeurs de recouvrement des groupes ont été utilisées pour examiner les changements dans la composition de la végétation et pour déterminer si ces changements étaient corrélés avec une quelconque variable environnementale mesurée avant la perturbation. Compte tenu de la dimension de l'ouverture, on s'attendait à ce que la proportion d'espèces intolérantes à l'ombre augmente, mais cela ne s'est pas produit, très probablement à cause de leur répression par la strate arbustive. La principale réaction à la perturbation semblait être la réorganisation de la végétation existante.

Une simulation d'un ouragan permet d'examiner la relation entre les dommages causés aux arbres et la mortalité et la régénération, la dynamique des communautés, la rémission de la végétation et les processus écosystémiques (Cooper-Elis *et al.* 1999). Avant la manipulation, les deux endroits étaient similaires (structure et composition) et étaient dominés en surface terrière par le chêne rouge et en densité par l'érable rouge. L'année après la manipulation 32.4 % des arbres >5 cm de dhp étaient debout et non endommagés comparativement à 99.3 % du site contrôle. Le déracinement, le bris et le pliage ont affecté 82.3 % des arbres de la canopée et 65 % de tous les arbres de >5 cm de dhp. Plus de 80 % des arbres ont refait des feuilles lors de la première saison de croissance, changeant ainsi le couvert qui au départ était continu et de 20-30m de haut à une structure très inégale avec le maximum de feuillage concentré à seulement quelques mètres du sol. En général, les changements au niveau de la composition à la suite de l'expérience ont été mineurs. La richesse grimpa passant de 29-37 espèces par transect à 38-51 espèces la 2<sup>ème</sup> année et retomba à 35-40 la 5<sup>ème</sup> année tandis qu'elle n'a fluctué qu'entre 32 et 35 espèces par transect (différence non significative). Les nouvelles espèces étaient associées aux sites perturbés par le déracinement; 92% des nouvelles espèces se sont établies à des endroits où il y avait un trou ou un monticule (60% des tous les placettes). Malgré la réorganisation massive de la structure physique et l'apparence d'une catastrophe, la majorité des processus écosystémiques sont demeurés intacts, conséquence du rétablissement rapide du couvert forestier à proximité du sol. Des points chauds locaux se sont développés où de petites trouées ont permis aux rayons de soleil de réchauffer le

sol. Ceux-ci n'ont cependant contribué que très peu à la réponse générale de la forêt. Inversement à ce qui a été montré dans plusieurs études, les nouveaux semis n'ont contribué que très peu à la surface terrière du peuplement ou au rétablissement du couvert forestier. Le nouveau feuillage créé par les individus endommagés ou déracinés ainsi que le drageonnement ont joué un rôle majeur dans le développement du nouveau couvert (à bas niveau). Ce feuillage dense a su inhiber la croissance et le développement d'un étage de semis. Lorsque les survivants sont morts (quelques années plus tard) les semis ont pu contribuer à surface terrière.

La capacité à drageonner dépend bien sur des essences présentes avant la perturbation mais aussi de l'humidité du sol. Peterson et Rebertus (1997) ont évalués les dommages causés par une tornade de petite envergure, sur trois différents peuplements de feuillus tempérés adjacents du Mingo National Wildlife Refuge au Missouri. Les communautés à l'étude étaient; 1- haute terre, 2-basse terre occasionnellement inondée, 3-site marécageux inondé fréquemment, toutes principalement dominées par différentes essences de chêne. Dès arbres sondés, 53 % d'entre eux ont produit des rejets (troncs à 90%), principalement des gaules et des arbres du sous-couvert, provenant du site 2. La présence des nombreux rejets à ce site peut être attribuée au fait qu'il soit humide. Notons cependant que puisque ce site avait aussi le plus grand nombre de jeunes individus et que ceux-ci ont produit le plus de pousses, indique qu'il faut aussi tenir compte de l'essence et de la taille des arbres.

Mabry et Korsgren (1998) ont examiné la réponse de la végétation en sous-étage aux effets de l'ouragan de 1938, 53 ans après son passage et l'ont comparé à celle des arbres du couvert. Les essences importantes qui composent la forêt de Harvard (1200 ha) sont; *Pinus strobus*, *Tsuga canadensis*, *Betula lenta*, *Betula alleghaniensis*, *Acer rubrum*, *Quercus rubra*, *Quercus alba* et *Carya ovata*. Par inquiétude pour le feu on effectua un nettoyage de la forêt à la suite de l'ouragan. Certaines espèces semblent particulièrement affectées par les perturbations. Dans les deux cas, on observe l'établissement rapide d'espèces pionnières (*Betula populifolia* et *Prunus pensylvanica* ou *Chimaphila spp.*, *Gaultheria procumbens*, *Mitchella repens*, *Osmunda cinamomea* selon l'étage observé), suivi de leur déclin graduel en termes de fréquence et d'abondance. Inversement, on observe un déclin dans la fréquence et l'abondance des espèces forestières (*P. strobus*, *T. canadensis*, *A. rubrum*, *Quercus rubra* ou *Fragaria spp.*, *Hedyotis caerulea*, *Rhus spp.*, *Rubus allegheniensis*, *Spiraea latifolia*, selon l'étage observé), suivit d'une

augmentation graduelle. Ces tendances viennent expliquer la similarité incessante entre la forêt pré- et post-perturbation. Cependant, malgré cette ressemblance, l'ouragan a eu pour effet de réduire la dominance en pin blanc et pruche et de promouvoir le développement d'une forêt mixte conifère-feuillus. On souligne que la variation dans la composition et l'abondance des arbres et des plantes de sous bois est liée aux particularités physiques des sites avant l'ouragan et 53 années après et non à celles de la régénération. Ainsi, il apparaît que l'ouragan et les opérations de nettoyage subséquentes ont temporairement atténués la relation entre les facteurs physiques des sites et la composition végétale.

Palmer *et al.* (2000) ne trouvèrent pas eux non plus des différences importantes à travers les années dans la composition de la végétation en sous étage de deux forêts du Cedar Creek Natural History Area au Minnesota. On installa une placette échantillon (50x50m) dans une forêt de chêne (1) dominée par *Quercus ellipsoidal* et une autre (60x50m) dans une forêt de pins (2), dominée par *Pinus Strobus*, dans lesquelles tous les arbres et leur dhp ont été cartographiés et enregistrés. On y enregistra aussi, la présence de toutes les plantes vasculaires. La forêt de chêne changea moins que la forêt de pins, plus grandement perturbée. La représentation des annuelles et des bi-annuelles dans les microsites connue une augmentation les premières années mais déclina ensuite. Tous ont connu une augmentation dans leur proportion d'arbres. La composition du sous-couvert des deux forêts est restée distincte pendant l'étude et la perturbation ne causa pas de changements majeurs à l'intérieur de celles-ci. Tel qu'attendu, il eut une augmentation des espèces dites des « spécialistes de perturbation » mais aussi des espèces de la couche holorganique.

### **3.4 Le chablis en forêt feuillue comme processus écologique au niveau du paysage**

Les chablis sont pour plusieurs forêts du nord-est de l'amérique du Nord les perturbations catastrophiques les plus fréquentes (Borman et Likens 1979). Lorimer (1977) basant son étude sur les informations obtenues à partir d'anciens registres gouvernementaux réalisés entre 1793-1827, dans le nord du Maine, estime l'intervalle de retour moyen pour un chablis majeur (couvrant au moins 25 ha) à environ 1150 ans. Les individus renversés par les vents survenaient à un taux de 2.6 % du territoire sondé ( $1.65 \times 10^6$  ha). Cependant, la majorité de ces chablis étaient

confinés aux forêts de conifères, seulement quelques uns survenant dans des sites mixtes. L'auteur suggère que la majorité de ces chablis résultent probablement d'un seul gros orage survenu en 1795.

Canham et Loucks (1984) ont étudié la fréquence et l'étendue des chablis catastrophiques dans les forêts du pré-coloniales Wisconsin à l'aide d'anciens registres gouvernementaux, datant des années 1830-1873. Les peuplements de feuillus tolérants avec pruche occupent un territoire de 6 560 000 ha, dans lequel la grande majorité des zones de chablis ont été retrouvées. Quatre cent treize (413) zones de plus de 1.0 ha y ont été répertoriées, couvrant 67 775 ha au total. On estime la taille moyenne d'une zone de chablis à 93.2 ha., la plus grande étant de 3785 ha. La fréquence annuelle de chablis catastrophiques pour ces peuplements a été calculée à 51,8 zones de plus de 1.0 ha couvrant au total 4828 ha annuellement. À cette allure, cela prendrait 1210 ans pour qu'une surface égale à la grandeur de toute la région des feuillus tolérants (intervalle de retour) soit perturbée par des vents catastrophiques agissant sur des zones de forêt plus grandes que 1.0 ha. Il est important de souligner qu'il existe trois principales sources de vents violents dans l'état du Wisconsin; les orages, les tornades et des systèmes sévères de basse pression. Contrairement à ce qu'a obtenu Lorimer (1977), les chutes dues aux vents dans les forêts pré-coloniales du Wisconsin sont survenues dans tous les types de forêts. De plus, l'orientation et la distribution des chablis suggèrent que plusieurs orages indépendants et d'intensités différentes sont responsables des perturbations enregistrées.

Afin de reconstruire la végétation originaire de deux comptés dans le Michigan, Whitney (1986) a rapporté des perturbations par les vents d'une dimension allant de 0.06 km à 1.2 km en largeur et de 0.20 km à 2.8 km en longueur. Ces perturbations représentent 1.2% du territoire sondé (278 00 ha) et étaient concentrées principalement dans les forêts de feuillus tolérants avec pruche et de conifères humides, avec un intervalle de retour de 1220 ans pour le premier groupe.

Ce sont les vents violents, particulièrement les ouragans, qui ont eu un plus grand impact sur la végétation de la forêt ancienne de Parc National Pisgah dans le New Hampshire caractérisée par des feuillus tolérants avec pruche entre 1905 et 1985 (Foster 1988). Un total de douze orages historiques furent enregistrés. La forêt était continuellement en train de se réajuster aux

dommages provoqués par les vents à grande échelle, d'intensités variables. L'auteur ne fournit pas d'information concernant le cycle de chablis.

L'étude de Seischab et Orwig (1991) tentait de décrire le régime de perturbation des forêts précoloniales des terres du Phelps *et* Gorham Purchase (étendue Est :10 957 km<sup>2</sup>) et du Holland Company (étendue ouest :15 157 km<sup>2</sup>), situées dans l'Ouest de New York. Les auteurs se sont servis d'anciens relevés d'arpenteurs. La distance linéaire des perturbations avait été enregistrée et de ce, on calcula le pourcentage des kilomètres totaux perturbés. Le plus petit chablis relevé était de 40.2 m. Le plus grand nombre d'entre eux se situaient dans les classes de grandeur de 40-160 m et 400-520 m. La superficie perturbée par ce type d'événement a été estimée à 47 km<sup>2</sup> (étendue Ouest), 94 km<sup>2</sup> (étendue Est) et 140 km<sup>2</sup> pour l'ensemble du Allegheny Plateau. A partir de ces données et en tenant compte d'une période de 15 ans (temps alloué comme période où la présence d'un chablis est encore reconnaissable), des temps de retour de 3190, 980 et 1720 années ont été déterminés pour les étendues Ouest, Est et l'ensemble du Plateau respectivement.

Nolet *et al.* (1999) quant à eux obtinrent des résultats menant à penser que l'intervalle de retour pour les chablis est très long pour la région, soit entre 3900 et 6800 ans. Ces résultats doivent être interprétés avec prudence car les chablis représentent un type de perturbations relativement difficile à identifier par photo-interprétation.

D'anciens écrits ont été étudiés (1840-1856) afin d'examiner l'interaction entre les perturbations naturelles, le type de végétation et les forêts précoloniales du district de Luce (902 000 hectares) au Michigan (Zhang *et al.* 1999). Cent vingt six chablis ont été recensés événements couvrant 2.8 % de la longueur totale des transects sondés. Les périodes de rotation pour le paysage dans son ensemble était 541 ans mais variait selon le type de végétation et position topographique.

Boose *et al.* (2001) présentent un nouveau moyen pour reconstruire les anciens régimes de perturbation par les ouragans en utilisant une combinaison de recherches historiques et de modèles informatisés. Les auteurs ont appliqué cette méthode à la région de la Nouvelle Angleterre examinant les ouragans depuis 1620. Les résultats démontrent de puissants gradients régionaux dans la fréquence des ouragans et intensité du Sud Est au Nord Ouest. L'intervalle de retour moyen pour un dommage classifié :

1. F0 sur l'échelle Fujita (perte de branches et de feuillages) variait entre 5 et 85 ans,

2. F1 (chablis dispersés, petites trouées) variait entre 10 et plus de 200 ans et
3. F2 (chablis intense, larges trouées) de 85 à plus de 380 ans

À l'échelle du paysage, les intervalles de retour moyens pour des dommages F2 dans la ville de Petersham, Massachusetts allait de 125 ans pour la plupart des sites à plus de 380 ans sur des pentes dispersées, sous le vent. Les dommages réels sur les forêts dépendaient beaucoup de l'usage antérieur du terrain et de l'historique des perturbations naturelles. Le périodicité annuelle et décennale des ouragans variait grandement. Il n'y avait aucune tendance marquée à l'échelle centennale au niveau du nombre d'ouragans majeurs.

Ainsi, la synthèse des études sur les régime de chablis démontre que les intervalles de retour de chablis sont très grands; entre 500 et 6000 ans (Tableau 2).

Tableau 2. Intervalles de retour retrouvés dans les différentes études des perturbations naturelles par le chablis en forêts feuillues.

Auteur (s)	Étendue d'un événement	Intervalle de retour	Type de forêt	Endroit
Lorimer (1977)	> 25 ha	1150 ans	Conifère-feuillus	Maine
Canham et Loucks (1984)	93.2 ha	1210 ans	Pruche-feuillus tolérants	Wisconsin
Whitney (1986)	—	1220 ans	Pruche-Pin Blanc-Feuillus tolérants	Michigan
Foster (1988)	—	—	Pruche-Pin Blanc-Feuillus tolérants	New Hampshire
Seichab et Orwig (1991)	40-160 m et 400-520 m	3190, 980 et 1720 ans		Ouest de New York
Nolet <i>et al.</i> (1999)	123 – 133 ha 170 – 321 ha	3930 ans 6822 ans	Feuillus	Québec
Zhang <i>et al.</i> (1999)	94 ha	541 ans	Conifères-feuillus	Michigan

---

Boose *et al.* (2001)

Échelle F0 : 5 - 85 ans,  
Échelle F1 : 10 ->200 ans  
Échelle F2 : 85 -> 380 ans

---

Nouvelle  
Angleterre

Outre Nolet *et al.* (1999) et Zhang *et al.* 1999, l'ensemble des auteurs arrive à des résultats similaires, soit un intervalle de retour d'approximativement 1200 ans (0,08% du territoire renouvelé par les chablis chaque année). Les différences de résultats obtenus par Nolet *et al.* (1999) pourraient être dues à une fréquence beaucoup moindre d'épisodes de vents violents au Québec que dans les autres États où ont eu lieu les études citées précédemment. En effet, le régime climatique des États de la Nouvelle-Angleterre comporte des épisodes beaucoup plus fréquents de vents violents.

## 4 LES MICRO-TROUÉES

Une micro-trouée est une perturbation endogène occasionnée par le bris d'une grosse branche importante, la mort d'un ou de quelques individus, créant une petite ouverture du couvert forestier qui se referme généralement rapidement (Barden 1981). La mort d'un arbre occasionne une série de processus écologiques qui ont une importance sur le dynamisme d'une forêt. Parmi ces processus, Franklin *et al.* (1987) dénotent une altération de la structure de la population, de la structure de la communauté, un transfert de biomasse à la nécromasse, un relâchement des ressources, la création de structures d'habitat, des blessures ou même la mort d'autres organismes lors de sa chute, et un mélange du sol lors de son déracinement (voir section sur les trous et monticules dans la section sur les chablis).

Cette mortalité peut arriver de façon soudaine ou progressive. Dans leur étude sur les trouées, Krasny et Whitmore avait pour but de quantifier l'importance relative des trouées soudaines et des trouées progressives dans les forêts de feuillus nordiques des Appalaches. Sur les 113 trouées recensées (3 sites d'étude), 81 (71%) étaient classifiées comme étant graduelles, 21 (19 %) étaient mélangées (impossible à classifier) et 11 (10%) étaient soudaines. Le hêtre, sujet à la maladie corticale du hêtre, était responsable des trouées graduelles. Le hêtre et l'érable rouge étaient les deux espèces qui contribuaient le plus aux trouées soudaines. Leur sensibilité au déracinement en était le facteur responsable.

### **4.1 La micro-trouée en forêt feuillue comme processus écologique au niveau du peuplement.**

À la suite d'une formation d'une trouée, la fermeture de celle-ci est due soit à la croissance latérale des espèces présentes à proximité de l'ouverture, soit à la croissance rapide des recrues présentes dans le sous-étage (Dunn *et al.* 1982). Ce dernier mode de fermeture arrive lorsqu'il s'agit de trouées de taille supérieure à la demi-hauteur des arbres (Hibbs 1982). Certaines espèces plus agressives ont une croissance latérale plus rapide et se retrouvent alors favorisée tel le chêne rouge (Hibbs 1982). Lors d'une ouverture dans le couvert forestier de bonne taille, un plus grand mélange d'espèces peut croître puisque l'espace alors disponible, et la variabilité des conditions environnementales dans cet espace, est plus important. Après la création d'une trouée, le succès

avec lequel une espèce occupera favorablement la trouée dépendra de sa densité et de sa hauteur sous le couvert avant la perturbation, de son habilité à répondre à des ouvertures (Runkle 1985) et bien sûr des conditions environnementales de l'ouverture. Dans son étude sur les processus de remplacement par la régénération dans les micro-trouées, Runkle (1981) démontrent que la régénération dans les trouées suffit à maintenir la composition actuelle du couvert forestier.

La taille des trouées peut varier beaucoup mais est généralement petite (Tableau 3), variant entre 8 m<sup>2</sup> et 2009 m<sup>2</sup>. La majorité des études obtiennent une taille moyenne de trouée variant entre 26 et 307 m<sup>2</sup>. En général, les auteurs s'entendent pour dire qu'approximativement 75% de la superficie en trouées vient de trouées ≤ 100 m<sup>2</sup>. Le nombre moyen d'arbres causant les trouées par trouée était 1.7 dans l'étude de Krasny et Withmore (1992). La taille des trouées sera en générale plus petite chez les peuplements plus jeunes (adulte < mature < vieux) compte tenu de la taille des couronnes des arbres (Dahir et Lorimer 1996).

Tableau 3. Distribution de la tailles des trouées.

Étude	Minimum	Moyenne	Maximum	Commentaires
Barden 1979	—	65 m <sup>2</sup> *	—	
Barden 1981	8 m <sup>2</sup>	90 m <sup>2</sup> *	404 m <sup>2</sup>	Par pied d'arbre (45% de la superficie, 74% des trouées)
Barden 1981	70 m <sup>2</sup>	242 m <sup>2</sup> *	1320 m <sup>2</sup>	Par pied d'arbre (55% de la superficie, 26% des trouées)
Cho et Boerner 1991	—	34 m <sup>2</sup>	286 m <sup>2</sup>	Sears-Carmen Woods
Cho et Boerner 1991	—	26 m <sup>2</sup>	86 m <sup>2</sup>	Goll Woods
Dahir et Lorimer 1996	—	45 m <sup>2</sup>	—	Forêts adultes, matures et vieilles
Krasny et Withmore 1992	—	43 m <sup>2</sup>	—	
Mladenoff 1990	50 m <sup>2</sup>	139 m <sup>2</sup>	214 m <sup>2</sup>	Trouées par pied d'arbre
Payette <i>et al.</i> 1990	9 m <sup>2</sup>	126 m <sup>2</sup>	385 m <sup>2</sup>	
Romme et Martin 1982	50 m <sup>2</sup>	307 m <sup>2</sup> *	1300 m <sup>2</sup>	Par pied d'arbre (87% des trouées) et groupe d'arbres (13% des trouées)
Runkle 1982	32 m <sup>2</sup>	144 m <sup>2</sup>	519 m <sup>2</sup>	La moitié de la trouée étendue
Runkle 1982	10 m <sup>2</sup>	106 m <sup>2</sup>	2009 m <sup>2</sup>	

\* Médiane

Ainsi, selon la taille de la trouées, et conséquemment selon les ressources relâchées, certaines espèces seront plus avantagées que d'autres. Dans les petites ouvertures, les espèces tolérantes à l'ombre, tel le hêtre et l'érable à sucre, auront tendance à être dominantes (Hibbs 1982, Runkle 1982). Ces micro-trouées sont donc ici un espace temporaire de croissance qui favorise les individus opprimés par ceux qui domine le couvert supérieur, mais qui leur permet rarement d'atteindre la canopée. Les espèces tolérantes à l'ombre qui peuvent soutenir plusieurs années de croissance supprimée sont alors avantagées par un régime donc la majorité des perturbations sont de ce type. Plusieurs épisodes de petites trouées (2-3) sont donc nécessaires pour permettre à un individu d'atteindre le niveau supérieur du couvert.

Lors d'une étude menée par Runkle (1990), 36 ouvertures dans une vieille forêt dominée par *Acer saccharum* et *Fagus grandifolia* ont été suivies sur 12 ans. Il apparaît que bien qu'*Acer saccharum* ait été présent dans les trouées de tout âge, il était particulièrement abondant dans les trouées de petites tailles. *Fagus grandifolia* était en général quant à lui présent dans les trouées de toutes tailles mais spécialement dans les trouées plus vieilles. Plusieurs ont observé un remplacement mutuel entre ces deux dernière espèces dans un régime de microtrouées (Woods 1979, Runkle 1981). Cependant, Brisson *et al.* (1994), ont indiqué que même pour une forêt vieille de 350 ans (Forêt Muir), le remplacement favoriserait encore le hêtre. La pruche est moins agressive que les ces deux espèces précédentes et leur cèdera souvent sa place dans les trouées qu'elle a elle-même générées (Barden 1979). Les semis de cette espèce croissent lentement mais de façon constante et ne répondent pas de manière excessive à des ouvertures périodiques (Canham 1989).

Runkle (1990) démontra que les espèces plus opportunistes, soit les espèce mi-tolérantes à l'ombre, étaient particulièrement importantes dans les trouées larges et récentes. Les grandes ouvertures persistent plus longtemps; les banques de graines sur place et les graines introduites peuvent donc participer au processus de fermeture des trouées (Dunn *et al.* 1982, Mladenoff 1990). En effet, les trouées créées des trous et des monticules qui réactive la banque de graines et offre de nouveaux microsites de colonisation. Ainsi, même dans des trouées de faibles importance, ces conditions permettent aux espèces peu tolérantes comme le cerisier tardif, le chêne rouge et le frêne d'Amérique, de se maintenir, en faible proportion, dans le couvert forestier, et cela en permanence (Barden 1979, Barden 1981, Runkle 1982), attendant une

perturbations catastrophique importante pour augmenter leur abondance dans le paysage. Cependant, Cho et Boerner (1991) ont démontré qu'avec le régime de trouées de moins de 100 m<sup>2</sup> qui sévit dans deux vieilles forêts de l'Ohio, les chênes perdront rapidement leur importance dans la forêt au profit de l'érable à sucre et l'hêtre à grandes feuilles. Ainsi, même si elles sont moins fréquente et moins importante en superficie, les grandes trouées (> 200 m<sup>2</sup>) permettent à une plus grande diversité d'espèce de se maintenir dans le couvert forestier (Runkle 1982).

## **4.2 Le régime de micro-trouées en forêt feuillue nordique comme processus écologique au niveau du paysage**

### **4.2.1 Revue de la littérature**

Une étude menée par Lorimer (1980) et réalisée dans une forêt ancienne caractérisée par les essences typiques de la région des forêts décidues de l'Est des États-Unis souligne que le régime des perturbations naturelles alors retrouvé est dominé par des perturbations légères distribuées en zones individuelles. Huit perturbations partielles ont été recensées pour les derniers 259 ans, lesquels réduisaient le couvert de moins de 10%. Selon cet auteur, le régime de perturbation de cette forêt serait caractérisé par une mortalité arbre-par-arbre constante de 0.55%/an additionnée d'un 0.1 à 0.9% de perturbations exogènes causant la mortalité partielle du couvert groupe d'arbres .

Runkle (1982) a réalisé ses études sur le régime de perturbation dans des forêts tempérées de l'Est des États-Unis où prédominaient les petites perturbations. Ses résultats démontrent qu'une fraction significative de l'ensemble du territoire était caractérisée par des perturbations à l'échelle d'un seul arbre. Ainsi, même les plus petites perturbations apportent des possibilités de régénération pour les espèces forestières. Le taux d'apparition des trouées (ou renouvellement du couvert) était d'environ 1%/an et l'intervalle de retour établi à 100 ans (variant de 50 à 200 ans). Cet intervalle correspond donc au temps moyen de résidence qu'un arbre ayant atteint la canopée (généralement lorsqu'il atteint 25 cm de diamètre) s'y maintiendra avant de mourir et de créer à son tour une trouée.

Cependant, Barden (1989) conteste ce taux de renouvellement de 1%. Il avait obtenu un taux de renouvellement du couvert de 0.4 % dans ses études. Selon lui, des biais systématiques opposés

dans la méthode de recherche de trouées exprimerait les différences observées. En corrigeant le biais observé, il obtient un taux de renouvellement du couvert de 0.5 % pour les données de Runkle. Pour une vieille forêt de l'Ohio, Cho et Boerner (1991) trouvèrent même un pourcentage inférieur à celui de Barden (1989), soit de 0.28%/an, donnant un intervalle de retour de 357 ans! Ce fut aussi le cas pour Krasny et Withmore (1992) qui obtinrent un taux de renouvellement du couvert de 0.32%/an pour trois forêts feuillues matures de l'État de New York. Romme et Martin (1982) ont étudié une vieille forêt mésophytique du Kentucky et ont eux aussi trouvé un taux de renouvellement similaire, soit variant entre 0.33 à 0.98%/an, selon la méthode de calcul.

Frelich et Lorimer (1991a) ont quant à eux étudié le régime des perturbations naturelles de 3 réserves de forêt feuillues tempérées de l'Ouest du Michigan. L'intervalle de retour variait de 145 ans à 175 ans, soit un taux de formation des ouvertures allant de 0.57% à 0.69%/an et ce pour tous les sites considérés ainsi que pour toutes perturbations confondues. Durant la vie d'un individu de la forêt feuillue nordique (300 ans), il aura de forte probabilité d'expérimenter au moins une perturbation partielle (30-49% de réduction du couvert). Cependant, les perturbations légères et modérées ( $\leq 19\%$  de réduction du couvert) dominent le régime de perturbations, assurant une forte dominance des forêts inéquennes dans le paysage. En effet, il apparaît que la formation périodique de petites trouées et d'épisodes de perturbations légères occasionnerait plus de 60% des ascensions des arbres à la canopée.

Dans l'étude que Dahir et Lorimer (1996) effectuèrent dans le Michigan, le taux de renouvellement du couvert observé était de 0.78%/an pour les vieux peuplements dominés par l'érable à sucre et de 0.52% pour les peuplements composés en majorité de pruche.

Chez nous au Québec, Payette *et al.* (1990), étudièrent la forêt de la réserve écologique de Tantaré, une érablière à bouleau jaune à la limite de la sapinière à bouleau jaune. Grâce à différentes techniques de reconstitution historique, il obtinrent un taux de renouvellement du couvert de beaucoup supérieur, soit 2.2%/an. Ce fort taux de renouvellement s'expliquerait par une mortalité accrue sous des conditions climatiques plus sévères que celles observées dans les autres études. Les auteurs suggèrent que ce taux serait entre 1.3 et 2%/an pour la région à l'extérieur de la réserve écologique. Cela serait légèrement plus élevé que les taux observés par Runkle (1979) dans les forêts plus au nord des États-Unis (1.25-1.37%/an).

---

#### 4.2.2 Synthèse de la littérature

Ainsi, dans les forêts feuillues tempérées, les petites trouées dues à la chute de un à plusieurs gros arbres surviennent fréquemment et couvrent de 0,28% à 2,2% du territoire annuellement. On remarque que ce taux augmente graduellement que la forêt se trouve plus au nord. Cela est dû aux conditions de survie plus sévères sous ces latitudes, augmentant ainsi le taux de mortalité.

La tailles des trouées dépasse rarement 100 m<sup>2</sup> et demeure habituellement autour de 50 m<sup>2</sup>. Comme le risque de mortalité augmente avec l'âge pour les individus qui ont atteint la canopée, les arbres les plus gros forment généralement les trouées (Dahir et Lorimer 1996). Celles-ci sont dispersés aléatoirement dans le paysage (Frelich et Lorimer 1991a). Les trouées créées par la mort de plus d'un arbre s'observe aussi mais sa probabilité d'apparition diminue selon une courbe exponentielle négative (Runkle 1982).

Ces perturbations endogènes permettent le maintien des espèces en place, surtout représentés par les espèces tolérantes à l'ombre. Sous ce régime les espèces peu tolérantes à l'ombre peuvent accéder à la canopée marginalement, mais en proportion suffisante pour se maintenir et tirer profits des perturbations exogènes partielles et catastrophiques lorsqu'elles surviennent.

## 5 LE VERGLAS

Le verglas constitue une perturbation récurrente dans la plupart des forêts décidues nord américaines pouvant endommager considérablement les peuplements forestiers (Abell 1934, Lemon 1961, Whitney et Johnson 1984, Bruederle et Streamns 1985).

Typiquement les précipitations verglaçantes précèdent un front chaud associé à un système de basse pression sub-tropicale (Proulx et Greene 2001). Une masse grimpante d'air chaud s'installe au dessus d'une couche d'air plus froide à la surface du sol. Des gouttelettes d'eau s'y forment et lorsqu'elles arrivent dans la couche d'air plus froide elles sous-refroidissent et gèlent au contact de quelconque surface (Lemon 1961).

Les dommages causées par le verglas sont principalement représentés par la courbure ou pliage et la déformation des troncs et le bris de branches surtout, mais aussi, en proportion moindre, par le bris des arbres entiers ou leur déracinement (Miller-Weeks et Eagar 1999). Ces effets se produisent de part une forte accumulation de glace sur les branches des arbres et des vents subséquents. L'étendu des dommages varie selon l'épaisseur de la glace accumulée et la vélocité des vents (intensité), l'exposition et la topographie, la taille des arbres et la résistance des espèces aux blessures (architecture des branches, densité ligneuse) (Proulx et Greene 2001). Certains notent également, tel qu'observé lors d'un chablis (faible à modéré), une variabilité spatiale dans l'intensité de la perturbation par la création d'ouvertures de tailles diverses dispersées à travers le couvert (DeSteven *et al.* 1991, Miller-Weeks et Eagar 1999). Il s'agit donc d'une perturbation indirecte puisque le verglas entraîne généralement très peu de mortalité.

À la même manière que les chapitres précédents, cette section discute des processus écologiques en cause lors d'une telle perturbation, des adaptations développées par les espèces et de son régime. Toutefois, puisqu'une perturbation par verglas détient plusieurs caractéristiques similaires à celles du chablis et que celles-ci ont été discutées plus haut, elles ne sont pas répétées. Seules les distinctions sont rapportées ici.

## **5.1 *Processus écologiques en cause***

Les dommages causés par le verglas transforment les peuplements forestiers en réduisant la hauteur du couvert et la stratification forestière, modifiant leur composition et leur développement (succession) par la création d'ouvertures dans le couvert, et dépose une quantité de débris importante au sol et expose parfois le sol minéral (Whitney et Johnson 1984, Boerner *et al.* 1988, Seischab *et al.* 1993, Miller-Weeks et Eagar 1999, Hooper 2001,).

### **5.1.1 Modification des conditions environnementales**

Tel que discuté au chapitre précédent, la chute des arbres du couvert va permettre à la lumière d'atteindre le sous sol forestier et d'ajouter nombre de débris ligneux au sol et de créer des trous et monticules. Ceci vient modifier les conditions microclimatiques (température, intensité lumineuse, humidité) dans le peuplement. .

Notons par contre que beaucoup moins d'arbres sont déracinés ou brisés lors d'un verglas que lors de vents importants. Ainsi on peut facilement en déduire que cette différence crée certainement moins de sites de germination (microsites) qu'observés lors de vents majeurs. Les espèces dites « spécialistes » de ces microsites sont moins favorisées dans de telles conditions.

### **5.1.2 Structure**

Le verglas, tel que discuté plus haut, entraîne la perte de branches au niveau de la cime et le pliage des troncs réduisant ainsi la hauteur et la quantité de couvert. De Steven *et al.* (1991), ont analysé les changements dans la composition végétale d'une forêt hêtre-érable dans le Sud-Est du Wisconsin sur une période de 16 ans (1971-1987) en relation à une sévère tempête de verglas qui eu lieu en 1976. Ils notèrent que la majorité des dommages directs comprenait le bris des grosses branches plutôt que la perte d'arbres entiers.

Miller-Weeks et Eagar (1999) ont caractérisé les dommages créés par le verglas de 1997, observés par sondages aériens. Plusieurs ensembles de données ont été examinés dont des sondage régionaux de dommages et des données provenant de placettes permanentes du Forest Inventory *et Analysis* à New York, au Vermont, au New Hampshire et dans le Maine. La perte moyenne de cime due aux cassures des branches a été évaluée à 22 % pour l'ensemble des 4 états, allant

d'aucun dommage à 100 %. Les gaules en sous-étage étaient considérablement moins endommagés que les arbres du couvert. Également, une tempête de verglas fut responsable d'une perte de 35 % du couvert dans l'étude de Bruederle et Stearns (1985) qui documentent les dommages causés par un verglas sévère survenu en mars 1976 dans la forêt feuillue des hautes terres de la station forestière Milwaukee Cedar-Sauk de l'Université du Wisconsin.

Malgré que l'effet du verglas s'observe principalement au niveau de la chute de branches une perte au niveau de la densité des tiges peut également être perçue. La densité totale observée a décliné de 16 % passant de 519 tiges par hectare à 435 tiges par hectare pour DeSteven *et al.* (1991). Par contre la surface terrière a augmenté de 15 %. Ceci démontre que certaines tiges ont été détruites par la perturbation permettant aux survivants de croître.

### 5.1.3 La succession

Tel que discuté au chapitre sur les chablis la succession à la suite d'un verglas peut être accélérée lorsque les espèces pionnières subissent des dommages plus importants que les individus de deuxième venue en sous-étage (Abell 1934, Lemon 1961, DeSteven *et al.* 1991). Autrement, lors d'un verglas important, l'ouverture dans le couvert forestier permettra aux espèces intolérantes de profiter de l'accès à la lumière promouvant ainsi leur établissement et leur croissance (Siccama *et al.* 1976, Boerner *et al.* 1988,).

Par contre, l'hétérogénéité du paysage et des peuplements et la variabilité dans l'intensité de la perturbation permet dans bien des cas d'observer à la fois l'accélération et le ralentissement des processus de succession (De Steven *et al.* 1991, Whitney et Johnson 1984).

Notons que les gaules dans l'étude de Miller-Weeks et Eagar (1999) étaient nettement moins endommagés que les arbres du couvert. S'il est vrai que le déracinement et la rupture sont moins fréquents lors d'un verglas que lors de vents dévastateurs dans ce cas on peut penser que les gaules en sous-étage sont protégés de la perturbation grâce au couvert forestier. Par conséquent les gaules pourraient être plus sollicités et atteindre plus rapidement le couvert que les espèces pionnières.

---

#### 5.1.4 La composition

La composition forestière peut être modifiée par l'établissement de nouvelles espèces principalement des espèces pionnières lors de la création d'ouvertures importantes dans le couvert forestier, ou de la germination des graines enfouies.

Autrement, la mortalité engendrée par une perte importante de branches peut créer graduellement de nouvelles ouvertures. En effet, Miller-Weeks et Eagar (1999) soutiennent que les arbres qui présentent des dommages sévères (pertes de plus de 80 %) ont généralement peu de chance de survivre. Également, Whitney et Johnson (1984) trouvèrent qu'à la fin de la seconde année de croissance environ 38 % des arbres sévèrement endommagés étaient morts. Pour les autres, la survie est restée élevée (< 49 % de pertes) ou du moins possible (entre 50 et 79 % de pertes) mais on pense que le retour à la normale pourrait significativement être retardé (Miller-Weeks et Eagar 1999). Certains auteurs ont observé une réduction de la croissance des arbres blessés et ce pour quelques années après la perturbation. De plus, cette forte incidence de cassure offre une porte d'entrée pour les infestation et la maladie (Abell 1934, Miller-Weeks et Eagar 1999). Il est possible que cette période de croissance retardée et la mortalité subséquente et graduelle permettent l'implantation ou la croissance d'autres espèces (Miller-Weeks et Eagar 1999).

## **5.2 Susceptibilité au verglas**

### **5.2.1 Conditions météorologiques**

L'intensité de la perturbation est bien sûr régie par les conditions météorologiques qui détermineront la quantité de glace qui viendra s'accumuler sur les branches des arbres et la durée de la perturbation. Ce volume de glace est le facteur déterminant l'ampleur de la perturbation.

À cet effet, l'étude de Proulx et Greene (2001) cherchait à analyser la réaction de quatre espèces (l'érable à sucre, l'érable rouge, le peuplier faux tremble et le bouleau à papier) aux dommages causés par le verglas dans la forêt feuillue nordique du sud du Québec. L'étude portait sur l'impact de l'accumulation de la glace sur les arbres en fonction du type de dommages et des espèces à l'échelle régionale et du peuplement. L'étude a démontré que l'épaisseur de la glace est le principal facteur responsable des dommages aux arbres.

Les vents subséquents élevés, donc ceux qui surviennent les jours qui suivent le verglas, influenceront également la quantité de dommages observés.

### **5.2.2 Caractéristiques du site**

#### **5.2.2.1 Localisation et physiographie**

Généralement les peuplements situés sur les hautes élévations sont plus vulnérables au dommages d'un verglas que les autres situées sur des élévations inférieures. Abell (1934) indique que les dommages causés par le verglas de 1932 dans le sud des Appalaches étaient restreint aux élévations supérieures à 3000 pieds.

La localisation des peuplements dans un paysage peut influencer sa fragilité aux dommages. Six communautés forestières ont été investiguées afin de connaître l'étendue des dommages causés par le passage d'une tempête de verglas importante qui avait déposé au moins 2cm de glace sur 19 740 km<sup>2</sup> dans l'ouest de New York (Seischab *et al.* 1993). Les auteurs ont remarqué plus de dommages dans les peuplements situés en bordure. On explique que les arbres en bordure possèdent des caractéristiques similaires aux arbres croissant sur des pentes abruptes car une plus

grande proportion de leur branches s'étendent dans l'ouverture adjacente. Or, à l'inverse, Proulx et Greene (2001) notèrent que la position dans le peuplement (à l'intérieur ou en bordure) n'influait pas sa susceptibilité à être endommagé.

### 5.2.2.2 Topographie et orientation

Les peuplements et les arbres localisés sur les pentes orientées face aux vents sont généralement plus touchés par le verglas. L'angle de la pente constitue aussi un facteur important. De Steven *et al.* (1991) ont indiqué que le couvert forestier résiduel était significativement inférieur sur le côté face au vent que sur le côté sous le vent. Les pentes nord-est ont souffert plus grandement comparativement aux pentes sous le vent ou sud-ouest dans l'étude de Bruederle et Stearns (1985). Les auteurs soutiennent que plus la pente est abrupte plus les dommages sont élevés. Les arbres situés sur les pentes possèdent des couronnes asymétriques et conséquemment des branches qui se brisent plus facilement.

Seischab *et al.* (1993) notent que les communautés situées sur des pentes au nord ou à l'est, et celles situées en bordure étaient sujettes à des dommages plus importants dans leur étude. Les individus situés sur les pentes sud et ouest perdirent rapidement la glace accumulée le lendemain après midi et n'étaient donc pas affectés par les vents subséquents.

### 5.2.3 Caractéristiques du peuplement

#### 5.2.3.1 Hauteur et diamètre

Les arbres de diamètre plus important sont plus susceptibles aux dommages imposés par le verglas que les individus de plus petite taille. Miller-Weeks et Eagar (1999) ont rapporté qu'environ 60 % des arbres endommagés recensés avait un diamètre supérieur à 10 pouces (22 cm). Ce fut également le cas dans l'étude de Proulx et Green (2001) dans laquelle les dommages furent les plus importants (perte > 20 % de la cime). Les gaules en sous-étage étaient considérablement moins endommagés que les arbres du couvert. Notons que les arbres dominants sont généralement plus exposés à l'accumulation de la glace que le sont les arbres des strates inférieures. Par contre les arbres en sous-étage sont sujets aux dommages secondaires par la chutes des branches des arbres dominants (Bruederle et Stearns 1985, Seischab *et al.* 1993).

Les arbres de plus petit diamètre ont plus de chances d'être penchés ou déracinés que les plus gros arbres (Miller-Weeks et Eagar 1999). Le pliage était limité aux espèces de diamètre inférieur à 17.8 cm dans l'étude de Proulx et Green (2001). Peut être est-il possible d'attribuer cette incidence à une résistance inférieure à la charge que les arbres de petite taille ont à supporter.

#### 5.2.3.2 Âge du peuplement

Il est possible, tel que décrit plus haut, que les gaules soient moins résistants que les arbres plus matures due à une plus faible capacité de supporter le poids de la glace. Rappelons que les arbres de plus petit diamètre avaient plus de chances d'être penchés ou déracinés que les plus gros arbres dans l'étude de Miller-Weeks et Eagar (1999). Cependant, la carie et la pourriture sont souvent fonction de l'âge ce qui peut également expliquer que plus de dommages sont généralement observés chez les gros individus (Bruederle et Stearns 1985).

#### 5.2.3.3 Composition

Les espèces résineuses sont généralement désavantagées par rapport aux espèces feuillus selon Lemon (1961), principalement à cause d'une accumulation de glace supérieure sur les branches dont la surface est plus importante ainsi que d'une solidité inférieure. On peut alors supposé que plus la proportion d'essences résineuse augmente dans une peuplement plus celui-ci risque des dommages importants. Il importe de noter par contre que l'inverse a été observé dans l'étude de Miller-Weeks et Eagar (1999) où les résineux dans l'ensemble subissent considérablement moins de dommages que les feuillus.

### **5.3 Susceptibilité des essences présentes**

Plusieurs auteurs ont évalué la susceptibilité de différentes essences aux dommages causés par des tempêtes de verglas. Seischab *et al.* (1993) ont comparé leurs résultats avec d'autres études et compilés les informations dans un tableau comparatif (Tableau 4).

Tableau 4. Sommaire des essences classifiées comme étant susceptibles (3), moyennement susceptibles (2) et peu susceptibles (1) au verglas par différents auteurs. Source : Seischab *et al.* (1993), p. 67.

Étude	Seischab <i>et al.</i> 1991	Boerner <i>et al.</i> 1988	Whitney et Johnson 1984	Bruederle et Stearns 1985	Siccama <i>et al.</i> 1976	Carvell <i>et al.</i> 1957	Lemon 1961	Downs 1938	Abell	Rogers 1923	Moyenne de la suscepti- bilité
Lieu	NY	OH	VA	WI	CN	WV	NY	PA	CN	WI	
<b>Espèce</b>	<b>Susceptibilité élevée</b>										
<i>Prunus serotina</i>	3	2		3	2	3	3	3		3	2.8
<i>Populus spp</i>	2		3	3			3	3		3	2.8
<i>Salix spp</i>	3							3			3.0
<i>Ulmus spp.</i>	1						3	2		3	2.3
<i>Tilia americana</i>	2						3	3			2.7
	<b>Susceptibilité moyenne</b>										
<i>Acer rubrum</i>	2	2	1	2	3			2	1		2.0 ou 2.5
<i>Acer saccharum</i>	2			2	1		2	1			1.6
<i>Fagus grandifolia</i>	2	2		2	1		2	2			1.8
<i>Quercus rubra</i> et <i>Quercus velutina</i>	3		2	2	2		2		2		2.2 ou 2.1
	<b>Susceptibilité faible</b>										
<i>Quercus alba</i>	1	2	1					1		1	1.2
<i>Carya spp.</i>	1		1	1	2		1	1		1	1.1
<i>Tsuga canadensis</i>	1	3						1	1		1.7
<i>Fraxinus spp.</i>	1	1		3	2		1	1			1.5

Il semble y avoir quelques divergences entre les études possiblement due à l'interaction d'autres facteurs (topographie, accumulation de glace, intensité des vents et autres)

### 5.3.1 Caractéristiques des espèces

Certains auteurs ont avancé une susceptibilité différentielle entre les espèces aux dommages par le verglas impliquant des caractéristiques inhérentes de l'espèce; physionomie, type de croissance, solidité du bois et autres (Lemon 1961, Bruederle et Stearns 1985).

### 5.3.2 Espèce

Il est généralement accepté par différents auteurs que les espèces pionnières sont sujettes à des dommages importants. (Lemon 1961). Bruederle et Stearns (1985) soutiennent que cette caractéristique est due à leur type de développement, parce qu'elles débutent leur croissance en adoptant une forme excurrenente et changent progressivement vers une forme décurrente à mesure qu'elles croissent et répondent à la compétition. D'autres espèces telles l'érable à sucre le chêne rouge ou le hêtre adoptent une forme de croissance décurrente plus tôt dans le développement les rendant moins vulnérables.

#### 5.3.2.1 Physionomie et architecture

Lemon (1961) souligne la taille des branches est importante. L'auteur indique que la quantité de glace accumulée est grossièrement proportionnelle à l'aire de la surface d'un arbre l'hiver. Les pins et la pruche seraient donc à un désavantage. La raison en est que la plus grande surface d'accumulation fournie par le feuillage est insuffisamment supportée par les branches. Également, les branches de taille intermédiaire sont plus fortes en proportion à la surface offerte que les branches très grosses ou très petites (Lemon 1961).

Cependant, Hooper (2001) dont l'étude cherchait à déterminer le poids et le volume de la biomasse ligneuse perdue dans une forêt décidue âgée au Mont St. Hilaire suite au verglas dévastateur survenue en janvier 1998 remarque que plusieurs arbres ont perdus des branches de petite et moyenne envergure alors que peu ont perdu de grosses branches.

Lemon (1961) réfère aux travaux de Windirsh (1936) qui considère que les cimes cylindrique sont plus résistantes que les cimes coniques. La convexité minimale expose une proportion inférieure de branches latérale au verglas (Bruederle et Stearns 1985).

En effet, les saules (*Salix* sp.) étaient plus susceptibles aux dommages que d'autres espèces ligneuses principalement d'autres arbustes dans l'étude de Seischab *et al.* (1993). On explique que ce sont les tiges multiples souvent étendues à des angles de 45° plutôt qu'érigées que ces espèces possèdent généralement qui les a rendu plus fragile.

La taille de la cime joue aussi un rôle. Il semble qu'un tronc droit et fortement centralisé possédant de petites branches flexibles peut être résistant (Lemon 1961). *Pices* spp. *Abies balsamea* et *Liriodendron tulipifera* présentent ce type de patron et sont des espèces relativement résistantes selon l'auteur.

L'arrangement des branches et les angles d'attachement peuvent également jouer un rôle sur la vulnérabilité des espèces (Lemon 1961, Bruederle et Stearns 1985). Un attachement à 90° provoque un stress maximale tandis qu'un angle aiguë réduit le stress en retirant partiellement le poids d'une extrémité à l'autre.

L'asymétrie des cimes cause davantage de cassures et de bris (Bruederle et Stearns 1985, Proulx et Greene 2001) principalement chez les arbres situés en bordure ou sur une pente qui plient ou cassent dans la direction qui est déterminée par celle-ci.

#### 5.3.2.2 Présence de pathogènes

La susceptibilité des essences à subir des pertes à cause du verglas peut aussi être liés à la présence de pathogènes tels que démontré dans plusieurs études qui traitent du verglas (Mélançon 1987, De Steven *et al.* 1991, Miller-Weeks et Eagar 1999)

#### **5.4 L'adaptation des arbres de la forêt feuillue au verglas**

Il ressort de la revue de littérature qu'aucune espèce ne semble spécifiquement adaptée aux perturbations par le verglas. Cependant, et tel que discuté précédemment, l'étude de Melancon (1987) permet de supposer que les espèces qui présentent de fortes capacités à drageonner bénéficient d'une perturbation comme le verglas. Selon lui, les dommages subis par le hêtre se sont avérés plus sérieux que ceux de l'érable. Le nombre et la biomasse totale des branches perdues par le hêtre furent significativement plus élevés que ceux de l'érable à sucre. On estime alors que plus de trousés seront formées par la perte de hêtres que la perte des érables. Le principe du remplacement réciproque suggère que les semis d'érable survivent mieux sous l'ombrage créés par le hêtre et vice versa. Si le remplacement réciproque était le seul mécanisme par lequel les hêtres et les érables juvéniles s'approprient une trouée on peut s'attendre à ce que le hêtre perde sa codominance dans les forêts nordiques sujettes à des verglas répétés. La capacité végétative du hêtre devient peut être un élément compensatoire important et qu'il contribue au maintien de la codominance hêtre-érable.

### **5.5 Le verglas en forêt feuillue comme processus écologique au niveau du paysage.**

Le verglas en soit est une perturbation qui survient chaque année. Or, celles-ci ne causent pas nécessairement des dommages et peuvent passer inaperçue. À partir de quelle intensité d'accumulation une tempête verglaçante est considérée comme une perturbation majeure, ou causant de la mortalité? Quelle est la fréquence et l'intervalle de retour de tels verglas?

Lemon (1961) considère que le verglas dommageable est la perturbation majeure la plus fréquente des forêts tempérées décidues du Nord-Est de l'Amérique du Nord et survient tous les 20 à 100 ans.

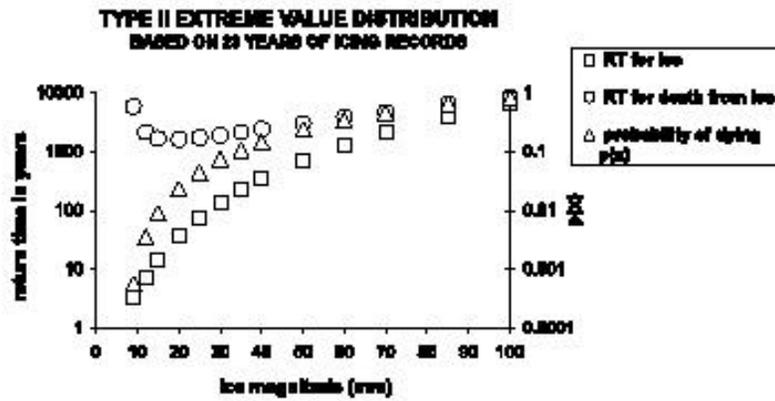
Whitney et Johnson (1984) indiquent que selon les informations qu'ils ont obtenus les tempêtes de verglas sévères, qualifiées comme déposant un rayon de plus d'1 cm de glace (ou moins si accompagnées de vents) surviennent environs tous les 20 ans dans les Appalaches.

Proulx et Greene (2001) indiquent que le verglas dommageable qui survient dans la vallée du St-Laurent a un intervalle de retour entre 10 et 20 ans, mais que le temps de retour pour les verglas de l'ampleur de ce qui a été enregistré en janvier 1998 (50-100 mm d'accumulation dans les pires endroits) est à l'échelle de millénaire dans le sud du Québec et de la Nouvelle Angleterre (Laflamme et Périard 1996).

Ces auteurs ont alors tenté de mettre en relation la périodicité pour une épaisseur de glace donnée avec la probabilité de dommages sévères. Il concluent que la mortalité des arbres du couvert (perte de plus de 75% de la cime) liée au verglas est principalement due à des accumulations de glace d'une rareté modérée (12-35 mm de glace) plutôt qu'à des événements extraordinaires comme le verglas de 1998.

Les auteurs ont ensuite estimé l'intervalle de retour pour une accumulation de glace donnée. La figure suivante présente les temps de retour d'accumulation à partir de 23 ans d'enregistrements de l'aéroport de Dorval à Montréal (1974-1997, excluant 1998).

Fig. 5. The probability of dying, ice thickness return time, and death return time as a function of ice accretion. The icing return time is based on the Hydro-Québec 23-year record from the Montréal reporting station.



Ainsi l'intervalle de retour pour les tempêtes de verglas causant de la mortalité a été calculé comme se situant entre 220-290 ans.

## 6 LES ÉPIDÉMIES D'INSECTES ET LES MALADIES

Les perturbations biologiques comprennent les épidémies d'insectes et les pathogènes. Plusieurs insectes forestiers (et certains agents pathogènes) ont une dynamique de population caractérisée par des cycles composées de périodes d'endémisme où la population maintien des niveaux plutôt faible et d'autres périodes épidémiques, durant lesquelles les populations explosent littéralement en densité et peuvent alors causer des dommages considérables aux forêts. L'impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clemens) dans la sapinière de l'est de l'Amérique du Nord en est un très bon exemple. Au Québec, en forêt feuillue, on reconnaît surtout un insecte de ce type et il s'agit de la livrée des forêts (*Malascoma disstria* Hübner) (Cooke et Roland 2000).

Les pathogènes, incluant ici tous les organismes qui causent des maladies affectant la croissance ou la survie des individus, peuvent aussi avoir un impact considérable sur les patrons et les processus écologiques dans les écosystèmes forestiers (Castello *et al.* 1995). L'exemple de l'impact de la brûlure (*Cryphonectria parasitica*) du châtaignier d'Amérique (*Castanea dentata*) au cours du dernier siècle sur la composition et la structure de la forêt mésophytique est probablement celui qui surgit en tête de liste. Au Québec, quoique bien des pathogènes affectent les arbres de la forêt feuillue et leur croissance, nous croyons que la maladie corticale du hêtre (*Nectria coccinea* var. *faginata*) est probablement celle qui risque d'occasionner des modifications profondes quant au dynamisme écologique de cette forêt.

### **6.1 Les perturbations d'origine biologique en forêt feuillue comme processus écologique au niveau du peuplement.**

À l'échelle du peuplement, les insectes défoliateurs occasionnent des réductions de croissance, qui dans certains cas, peuvent s'avérer assez sévère pour causer la mort de plusieurs individus. Lorsque c'est le cas, dépendant de l'insecte et de son comportement de dispersion lors de l'épidémie, on aura soit des arbres dispersés morts, soit des groupes d'arbres formant des trouées de plus grandes envergure. Comme les insectes défoliateurs sont spécifique quant à leur hôte pour s'alimenter, ce type de perturbation modifie la composition. La livrée des forêts s'attaque surtout au peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux) mais aussi l'érable à sucre (*Acer*

---

*saccharum*). Contrairement au chablis, les arbres qui meurent restent généralement debout pendant un bon bout de temps, créant des chicots plutôt que des débris ligneux. Cependant, au Québec, il est rare que la livrée des forêts occasionne des dommages qui dépassent la réduction de croissance (Boulet 1989). En effet, la livrée, bien que ses invasions puissent être de très grandes envergures, et que ses cycles soient assez rapprochés (6.5 ans, Boulet 1989), est classée comme insecte occasionnant que des dommages temporaires sans perte de matière ligneuse attribuable directement (Boulet 1989). En effet, la mortalité survient seulement dans des cas extrêmes (Gregory et Wargo 1986), généralement lorsque les épidémies durent plus de deux ans de suite (Churchill *et al.* 1964, Howse *et al.* 1981 et Gross 1985). Les défoliations occasionnées par cet insecte ont cependant un effet sur le dynamisme du peuplement, favorisant la croissance des individus dans les sous-étages, comme des trouées très temporaires (1 saison). Cook et Roland (2000) ont montré que la fragmentation des forêts augmentait la fréquence et la durée d'infestation de la livrée des forêts.

Les agents pathogènes agissent sensiblement de la même façon sur la forêt que les insectes. Leurs effets sont exprimés par un affaiblissement des individus pouvant aller jusqu'à la mortalité de celui-ci, à tous les stades de développement selon l'agent pathogène (Castello *et al.* 1995). Selon l'agent pathogène et la composition et la structure du peuplement, on observera une mortalité arbre-par-arbre, ou bien voir des peuplements entiers affectés dans certains cas. L'impact d'un pathogène sur la structure et la composition forestière est variable et dépend de la composition initiale de la forêt (Menges et Loucks 1984). Les pathogènes jouent un rôle important dans le maintien de la diversité des forêts (Van Der Kamp 1991)

Pour ce qui concerne la maladie corticale du hêtre, Twery et Patterson (1984) ont évalué 66 forêts situées au Massachusetts et au New-Hampshire. Ils trouvèrent que quoique certains taux de mortalité du hêtre étaient très élevés, surtout dans les prucheraies, les effets à long terme sur la composition de la régénération étaient plutôt mineurs compte tenu de la capacité du hêtre à drageonner. Les auteurs s'entendent donc pour dire que cette maladie doit être considérée comme une perturbation d'importance écologique mineure. La pruche semble être l'espèce qui a bénéficié le plus de la réduction d'abondance du hêtre.

---

Runkle (1990b) a étudié pendant 8 ans, les changements survenus dans un peuplement mature de pruche à New York touché par la maladie corticale du hêtre. Il observa que la mortalité des hêtres se faisait par bouquet, parce que l'habilité de dispersion des agents causals est limité. Sur ces sites, la maladie était associée à une augmentation de pruche et une diminution du hêtre et du bouleau jaune, tout comme pour Twery et Patterson (1984). Cependant, Krasny et Withmore (1992) suppose que l'augmentation de la virulence de la maladie corticale du hêtre devrait contribuer à augmenter le régime de trouée. En effet, ils ont démontré que la proportion de trouées causées par la mort d'un hêtre à grandes feuilles était deux fois plus importante que sa représentativité dans le peuplement.

## 7 LA FORÊT PRÉCOLONIALE

Qu'elle était la composition et la structure du paysage forestier avant l'arrivée des premiers colons? Il existe en effet plusieurs écrits datant du début de la colonisation faisant mention de la vastitude et de la composition de la forêt feuillue. Malheureusement très peu de ces documents nous permettent de quantifier cette forêt. Les documents les plus anciens qui fournissent le plus de données sur la nature des forêts précoloniales sont les notes recueillies lors des premiers inventaires du territoire aux États-Unis utilisant alors des arbres au lieu de piquets pour délimiter les lots. À partir de ces données, il est possible de reconstruire avec assez de précision le couvert forestier de l'époque puisque ces arbres devaient être marqués, mesurés et enregistrés (Spurr & Barnes 1980).

### 7.1 *Les vieilles forêts de la forêt feuillue nordique*

Barnes (1989) définit les vieilles forêts plutôt sur une base du régime de perturbations naturelles que de composition ou de structure. Selon lui, une vieille forêt est une forêt aurait « échappé » à la probabilité d'être perturbée, compte tenu du régime de perturbations qui sévit pour les conditions dans lesquelles on trouve la forêt en question.

Goodburn et Lorimer (1998) ont étudié la différence de quantité et de qualité des chicots et des débris ligneux dans des forêts anciennes de feuillus nordiques, dans des forêts inéquiennes aménagées et dans des forêts matures équiennes. Ces éléments d'habitat étaient moins abondants dans les forêts aménagées, particulièrement dans la forêt matures équienne, que dans la forêt ancienne. Le volume de débris ligneux était de 99m<sup>3</sup>/ha dans les forêts anciennes, de 60m<sup>3</sup>/ha dans les forêts inéquiennes aménagées et de seulement 25 m<sup>3</sup>/ha dans les peuplements équiennes matures. Les gros chicots et les gros débris ligneux étaient particulièrement réduits dans les forêts aménagées. Les auteurs suggèrent que l'effet sanitaire des coupes de jardinage ne permettrait pas le recrutement en gros arbres moribonds qui génèrent ces éléments de l'habitat.

Contrairement à Goodburn et Lorimer (1998), Doyon (2000) trouva que les volumes en débris ligneux était supérieur dans la forêt jardinée que la forêt qui n'avait pas été aménagée. Il faut comprendre qu'au Québec, une bonne partie du bois destiné à la pâte reste souvent en forêt, au

sol, après jardinage et contribue ainsi au volume de débris ligneux. Cependant, il apparut clair dans l'étude de Doyon (2000) que la grosseur des débris ligneux était supérieur dans la forêt non-aménagée. La forêt aménagée par système équienne était celle qui avait le moins de volume en débris ligneux et les plus petits débris ligneux.

Hale *et al.* (1999) ont démontré que bien que la prolongation des rotations des forêts de feuillus nordiques et des forêts de chênes aménagées par jardinage du Minnesota permettent dans une certaine mesure de reproduire assez bien la composition floristique, plusieurs éléments structuraux sont manquants dans la forêt aménagée ; le plus discriminant était le volume en débris ligneux au sol. La quantité d'arbres creux, d'arbres de gros diamètre, et d'arbres cariés étaient aussi des caractéristiques structurales qui différiaient les forêts anciennes de celles aménagées. La rétention variable avec des arbres étant positivement martelés afin de produire ces types d'éléments de l'habitat est suggéré par les auteurs.

### 7.1.1 La composition

Les vieilles forêts (forêts anciennes) de la forêt feuillue nordique sont composées plutôt d'espèces tolérantes à l'ombre (Leak 1973, Leak 1987). Parmi ces espèces on trouve en dominance l'érable à sucre, le hêtre à grandes feuilles et la pruche du Canada (Seishab 1990, Dunwiddie *et al.* 1996). S'y associent des essences moins tolérantes mais plutôt longévives tels le pin blanc, le bouleau jaune, le tilleul et parfois le chêne rouge (McCarthy et Bailey 1996). Une forêt ancienne découverte dans le sud-ouest du Québec présentait justement ces caractéristiques compositionnelles (Brisson *et al.* 1992).

Withney (1990) montre comment une forêt précoloniale de pruche et de hêtre où sévissait un régime de micro-trouées s'est rapidement faite envahir par les essences peu tolérantes après récolte partielle. Ces coupes ont eu pour effet de favoriser les essences qui ont un fort potentiel de rejeter, tel l'érable rouge et le cerisier tardif, suite au surbroutage du cerf de Virginie.

### 7.1.2 La structure

La structure d'âge des vieilles forêts est inéquienne, caractérisé par une distribution de classes de diamètre exponentielle négative (courbe en J-inversé) (Lorimer 1980, Leak 1987, McCarthy et

Bailey 1996). Les facteurs «q» y sont plutôt bas (1.3 à 1.4; Leak 1987). La surface terrière y est généralement élevée (28 m<sup>2</sup>/ha) (Leak 1987), représenté à plus de 40% environ dans les classes de diamètre supérieur à 40 cm. Dans la forêt précoloniale Muir, au Québec, la surface terrière est de 29.4 m<sup>2</sup>/ha, représentée en grande partie par les gros diamètre (Brisson *et al.* 1992). La forêt anciennes de McCarthy et Bailey (1996) possédait une surface terrière de 34.8 m<sup>2</sup>/ha. Dans leur définition pour les forêts anciennes du Massachussets, Dunwiddie *et al.* (1996) ont observé des surfaces terrières variant de 24 à 52 m<sup>2</sup>/ha pour leurs forêts anciennes. Toujours selon eux, la proportion de chicots occuperait de 9-27% de la surface terrière totale (arbres morts et vivants). Les chicots et les débris ligneux furent aussi jugés très important dans l'ancienne forêt de McCarthy et Bailey (1996). Ils étaient tous de dimensions considérables et en état de décomposition avancé.

## **7.2 Les paysages forestiers précoloniaux de la forêt feuillue nordique**

### **7.2.1 Revue de la littérature**

Dans leur étude qui porte sur la végétation précoloniale de la vallée river de la Rivière Chippewa située au centre ouest du Wisconsin, Shulte et Barnes (1996) démontrent que la végétation précoloniale de cette vallée était caractérisée par une mosaïque de prairies, de savanes et de forêts. Leurs résultats démontrent qu'il y avait peu de forêts matures sur la plaine inondable précoloniale.

Toujours au Wisconsin, White et Mladenoff (1994) ont utilisé les notes d'inventaires des arpenteurs pour reconstituer la végétation forestière précoloniale (1860) d'un paysage de 9600 ha afin de la comparer à la végétation de 1931 et de 1989. Le paysage précoloniale était dominée par des forêts anciennes de pruche et de hêtre. Ceux-ci forment une matrice dans laquelle on trouve des vieux peuplement de feuillus nordiques et des peuplements mixtes avec pruche. Ce paysage s'est transformé par la suite en forêt de feuillus de seconde venue et de conifères suite à une période de perturbations catastrophiques et de récolte forestière. De 1931 à 1989, on assiste alors à une période de succession suite à ces perturbations majeures. Une certaine convergence fut alors détecté durant cette seconde période, favorisant la coalescence des peuplements. C'est pourquoi dans leur comparaison des patrons spatiaux entre cette forêt et une forêt altérée par la récolte forestière, Mladenoff *et al.* (1993) ont observé que les peuplements dans la forêt ancienne étaient de dimension supérieure et plus circonvoqués. Des juxtapositions plus fréquentes

qu'aléatoire entre les forêts de pruche et celles de conifères retrouvées dans la forêt ancienne suggèrent la coalescence des peuplements observée dans White et Mladenoff (1994).

Au bas Michigan, Palik et Pregitzer (1992) reconstituèrent la végétation précoloniale de deux paysages à l'aide des notes d'inventaires des arpenteurs de l'après-colonisation. Ils trouvèrent qu'un des deux paysages avait été dominé par la pruche, le hêtre et le pin blanc, alors que l'autre paysage était dominé par les pins rouges, blancs et gris. Une différence dans le régime précolonial des feux pourrait être à l'origine de la différence observée entre les deux groupes d'espèces. Les espèces qui dominent indistinctement les deux paysages actuellement sont le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata*), le chêne rouge et l'érable rouge. Tous étaient faiblement présentes dans le paysage précolonial. L'arrivée de l'homme amena la coupe forestière suivi de feux de broussailles à répétition. Ce changement de régime de perturbations favorisa les essences qui se reproduisent végétativement et qui ont un certains succès après feu dans les deux paysages, provoquant la convergence compositionnelle actuellement observée entre les deux paysages.

Whitney (1987) a lui aussi observé, depuis la forêt précoloniale, une diminution marqué dans un paysage de 2800 km<sup>2</sup> du Bas Michigan de la forêt de feuillus nordiques et de pins (soit de 16.4% à 4.5%), de la forêt de pins ( de 27.4 à 7.8%) et de la forêt de pins et de chênes (de 22.3% à 0%) au profit d'une forêt de peuplier et de bouleau ( de 0% à 18.9%). Il attribue ce changement de composition par l'activité humaine d'utilisation du territoire, principalement la récolte forestière suivi de feux répétitifs.

Dans leur description du régime de perturbations d'un paysage précolonial de 902 000 ha du Haut Michigan, Zhang *et al.* (1999) ont trouvé dans leur analyses des relevés d'arpenteur du début de la colonisation un paysage dominé par des peuplements de conifères mixtes (39%), de feuillus nordiques (29%), de pins mixtes (8%) et de pins gris (4%). Dans ce paysage précolonial, 68% était de vieilles forêts (surtout des feuillus nordiques et des peuplements mixtes à dominance de conifères), 24% était des peuplements en stade d'exclusion et 7.5% au stade d'initiation.

L'étude de Siccama (1971) fait office de pionnière en matière d'utilisation des relevés des arpenteurs de l'inventaire du début du 19<sup>ème</sup> siècle. Il utilisa les relevés de 1763-1802 du comté de Chittenden dans le Vermont pour en reconstituer la forêt précoloniale. Dans cette forêt précoloniale, on y retrouvait par ordre d'importance, le hêtre, l'érable, et la pruche. Le hêtre

composait plus de 60% des arbres témoins sur certains sites mésiques et 40% de toutes les forêts de feuillus nordiques du comté. Malgré cette forte abondance au début de la colonisation, le hêtre ne composait plus que 3-5% du paysage en 1962. Les érables, les pins et les espèces de successions secondaires (peupliers, bouleaux) furent celles qui bénéficièrent le plus de cette réduction.

Seischab (1990) décrit le paysage forestier précoloniale de la partie ouest de l'état de New York, lui aussi à partir des notes d'inventaires des arpenteurs du début du 19<sup>ème</sup> siècle. Ils trouvèrent que le hêtre et l'érable étaient les deux espèces les plus abondantes dans le paysage, suivi par le chêne blanc (*Quercus alba*), le tilleul, les chênes noirs et rouges (*Q. velutinus*, *Q. rubra*), le frêne blanc, l'orme (*Ulmus* spp.) et la pruche du Canada.

Smith *et al.* (1993) étudièrent aussi à l'aide des relevés d'inventaires d'arpenteur du début de la colonisation (1790) de l'état de New York la composition et la transformation de la végétation forestière du comté de Tompkins. La conversion agricole élimina 81% du couvert forestier jusqu'en 1900. Malgré une reforestation du paysage à partir de ce moment, le forêt reconstitué était très fragmentée.

Toujours en utilisant la même technique, Loeb (1987) décrit la composition précoloniale de l'est du New Jersey et du sud-est de l'état de New York. Il trouve une forêt dominée par les chênes, les bouleaux et les noyers. Le hêtre et l'érable à sucre ne sont des composantes que très mineures de ces forêts. Au nord du New Jersey, Russell (1981) décrit la forêt précoloniale à partir de documents historiques selon un cortège d'espèces semblables à Loeb (1987).

Lorimer (1980), dans son étude sur la forêt précoloniale du nord-est du Maine, a observé seulement 8% des arbres témoins qui était des espèces pionnières de début de succession. Les espèces qui dominaient ce paysage de 1 650 000 ha étaient donc des espèces climaciques (en ordre d'importance : épinettes, bouleaux, hêtre, sapin baumier, thuya, érable et pruche).

Au Québec, en forêt feuillue, on trouve l'étude de Nolet *et al.* (2001) qui tente d'évaluer le changement de composition de la végétation forestière de deux paysages, un en forêt mixte (sapinière à bouleau jaune) et un autre en forêt feuillue (érablière à bouleau jaune) depuis le début du 20<sup>ème</sup> siècle. Une interprétation des photographies aériennes de 1930 permit de comparer les

paysages du début du siècle à ceux de 1990. Cette étude démontre que la végétation de la forêt de ces deux paysages était fort différente de ce qu'elle est actuellement. Les résultats montrent en effet que tant la composition que la structure des peuplements ont changé considérablement au cours de la période considérée. Dans les deux secteurs, les forêts mélangées perdirent plus de 15% de leur superficie au profit des peuplements de feuillus tolérants. L'essence la plus affectée fut le bouleau jaune, qui accusa un net recul au profit de l'érable à sucre. D'après les auteurs, ce changement serait attribuable à l'utilisation systématique de la combinaison de coupes sélectives à diamètre limite et de coupes d'hiver. Une baisse drastique de la proportion en jeunes peuplements inéquiennes s'observa dans les deux secteurs, modifiant fortement la structure de classes d'âge du paysage.

### 7.2.2 Synthèse de la littérature

L'idée que la forêt précoloniale était une forêt ancienne intacte et uniquement composée d'arbres gigantesques est erronée. Les résultats retrouvés dans la littérature scientifique montrent aussi clairement que les forêts précoloniales n'étaient pas dans un état d'équilibre mais qu'elles étaient continuellement soumises à des perturbations (feux, chablis, épidémies d'insectes, champignons, broutage par les animaux et activités des Indiens) et donc aussi soumise à des patrons de succession forestière.

L'Est de l'Amérique est habité par l'homme depuis plus de 10 000 ans. L'impact des tribus indiennes de la Nouvelle-Angleterre sur le paysage forestier est plus important qu'on ne le croit. Curtis (1959) estime que 50% de la surface terrestre du Wisconsin a été directement influencé par les feux des Indiens. Cependant, Russel (1983) estime plutôt que les feux occasionnés par les indiens n'aurait que marginalement affecté la forêt précoloniale.

Dans la forêt précoloniale, les espèces pionnières n'auraient occupé que 5% du paysage de la forêt feuillue nordiques (Freelich et Lorimer 1991a). La présence des feuillus tolérants étaient beaucoup importante dans la forêt précoloniales d'après Daubenmire (1936). Selon leur modélisation, la plupart (87.4%) de cette forêt serait composée de peuplement inéquienne de feuillus tolérants âgés (Freelich et Lorimer 1991b). Des peuplement équiennes (12.6%), 5% serait au stade mature, 2.3% au stade de perchis et 1.9 au stade de gaulis.

## 8 SYNTHÈSE GLOBALE

À la lecture de la littérature sur les perturbations naturelles en forêt feuillue, il apparaît clair que cette forêt du Nord-Est de l'Amérique du Nord est soumise à régime de perturbations où dominent les perturbations partielles chroniques, auxquels s'ajoutent des perturbations catastrophiques sporadiques (plus de 1000 ans) (Tableau 5). D'après la carte des perturbations de Runkle (1990), la forêt feuillue du Québec serait dominée par un régime de perturbations de petites trouées. Ce type de régime de perturbations favorise la dominance dans le paysage de peuplement d'espèces tolérantes à l'ombre développant des structures inéquiennes avec plusieurs classes d'âge (près de 10 selon Frelich et Lorimer 1990a). Lorimer (1980) suggèrent que même à la limite de la forêt feuillue nordique, comme au Québec, les perturbations catastrophiques y seraient plus importantes. Cependant, leur intervalle de retour serait suffisamment long pour permettre l'établissement d'une structure inéquienne et la dominance d'un régime de micro-trouées. C'est ce que Payette *et al.* (1990) affirme en mentionnant que «la dynamique de l'érablière a été contrôlée au cours des deux derniers siècles par de petites perturbations associées à une succession de chablis simple et multiples, chevauchants et de petites taille». Il faut aussi considérer le Québec comme étant dans une zone climatique exempte des grands orages/ouragans de la côte Est américaine.

Selon Frelich et Lorimer (1990a), au cours du développement d'un peuplement de feuillus sera soumis plusieurs épisodes de trouées (2-10%), à tous les 10 ans (voir aussi Frelich et Graumlich 1994) et de perturbations légères (10-19.9%), soit à tous les 75 ans. Ainsi, 60 % des arbres accèderait au couvert supérieur d'une forêt grâce à ces types de perturbations. Pendant la durée de vie des espèces tolérantes à l'ombre (300 ans) celles-ci auront une forte chance de subir au moins une perturbation d'intensité moyenne (30-50% du couvert) et moins de 25% de chance de se voir anéantir par une perturbation catastrophique avant de mourir.

D'après plusieurs auteurs, le feu serait une perturbation moins importante que les chablis et les infestations d'insectes en Nouvelle-Angleterre (Fahey et Reiners 1981). Clark *et al.* (1996) ont démontré que le rôle du feu serait mineur dans le maintien des forêts feuillues au centre de l'état de New York depuis l'holocène récent. Dans une autre étude, Clark et Royall (1996) démontre que les forêts de feuillus nordiques démontrent très peu de signe de passage de feu. Seischab et

Orwig (1991), dans leur étude sur les perturbations catastrophiques de l'ouest de l'état de New York démontrent que la première perturbations catastrophique en importance serait les chablis (75%). Ainsi, les feux catastrophiques expliqueraient seulement 2.7% du renouvellement total des forêts.

Tableau 5. Caractéristiques des perturbations rencontrées dans la forêt feuillue du Nord-Est de l'Amérique du Nord.

Agent de perturbation	Feux de surface	Feux de couronne	Chablis partiel	Chablis total	Verglas	Micro-trouées (arbre)	Épidémies de livrée des forêts	Épidémies de tordeuse des bourgeons d'épinette
Importance pour la dynamique de la forêt feuillue	Faible à moyenne	Très faible	Faible à moyenne	Faible	Marginale	Très forte	Marginale	Faible
Origine	Exogène	Exogène	Exogène	Exogène	Exogène	Endogène	Exogène	Exogène
Type	Chimique /physique	Chimique /physique	Mécanique	Mécanique	Mécanique	Biologique	Biologique	Biologique
Processus	Bas vers le haut	Bas vers le haut	Haut vers le bas	Haut vers le bas	Haut vers le bas			
Effet sur la mortalité	Direct	Direct	Direct	Direct	Indirect	Direct	Indirect	Direct
Rapidité de l'effet sur la mortalité	Soudain	Soudain	Soudain	Soudain	Graduelle	Graduelle	Graduelle	Graduelle
Destruction du couvert	Moyenne à faible	Complète	Moyenne	Complète	Nulle à faible	Faible	Nulle à faible	Moyenne
Cohortes prioritairement touchées	Basses	Basses et Hautes	Hautes	Basses et Hautes	Hautes	Hautes	Hautes	Hautes
Taille de la perturbation	Grand	Grand	Grand/moyen	Grand	Grand	Petite (ped ou groupe d'arbre)	Grand	Grand
Distribution de la perturbation	Discrète	Discrète	Hétérogène	Discrète	Diffuse	Diffuse	Diffuse	Hétérogène

## **9 LA GESTION ÉCOSYSTÉMIQUE DE LA FORÊT FEUILLUE : Recommandations émanant de la revue de la littérature sur le régime de perturbations naturelles.**

Tant en forêt boréale (Bergeron *et al.*) que sur la côte ouest (Cissel *et al.* 1999), des modèles de gestion du paysage forestier basée sur la dynamique des perturbations naturelles ont été mis en place afin de préserver l'intégrité écologique tout en aménageant la forêt pour des commodités. Dans cette section nous tentons de présenter un modèle pourrait s'appliquer à la forêt feuillue et qui respecterait les patrons et les processus observés dans ce paysage lorsque soumis au régime de perturbations décrit dans les sections précédentes tant à l'échelle du peuplement que de la forêt.

Dans cette section, dans un premier temps, les perturbations sont caractérisées et classées selon l'importance qu'ils occupent dans la forêt feuillue. On distingue par la suite la sylviculture qui permettrait d'imiter chacune de ces perturbations. Suit alors la présentation d'un modèle d'aménagement à l'échelle de la forêt basé sur les perturbations retrouvées dans les grands types d'écosystèmes retrouvés dans la forêt feuillue. Finalement des directives quant à la conservation de la biodiversité sont présentés dans un contexte de gestion écosystémique.

### **9.1 Classification et caractérisation des perturbations naturelles en forêt feuillue**

Les perturbations observées dans la forêt feuillue diffèrent quant à leur effet sur la mortalité (direct ou indirect), à leur origine (exogène ou endogène), la nature de la perturbation (chimique/physique, mécanique ou biologique), la rapidité de l'effet de la perturbation sur la mortalité des arbres (soudain ou graduelle) et les cohortes touchés prioritairement par la perturbation (cime, sous-végétation, cohorte des arbres bas vers les arbres hauts ou inversement). Le Tableau 5 décrit pour chaque type de perturbations ces caractéristiques.

### **9.2 Pour une sylviculture s'inspirant des perturbations naturelles**

Sur la base de cette connaissance, il est possible d'associer un type de sylviculture permettant de reproduire les patrons naturels à l'échelle du peuplement de chacune des perturbations distinguées. Les traitements sylvicoles sont sélectionnés selon le compartiment du peuplement.

On y reconnaît l'étage supérieur, l'étage inférieur, la végétation basse, le sol, et la nécromasse (débris ligneux et chicot) (

Tableau 6).

Tableau 6. Sylviculture basée sur les perturbations rencontrées en forêt feuillue.

Agent de perturbation	Feux de surface	Feux de couronne	Chablis partiel	Chablis total	Verglas	Micro-trouées (arbre)	Épidémies de livrée des forêts	Épidémies de tordeuse des bourgeons d'épinette
Compartiments	Traitements sylvicoles							
Étage supérieur	Rien	Coupe avec rétention variable	Jardinage par trouées et Coupe de succession	CPPTM	Rien	Jardinage par pied d'arbre, par groupe, par trouées*	Rien	Coupe progressive par trouées
Étage inférieur	Éclaircie					Hautes		Protection des PTM
Végétation basse	Brûlage ou dégagement sous couvert					Petite (pied ou groupe d'arbre)		
Sol	Scarifiage	Scarifiage		Scarifiage				Scarifiage partiel
Nécromasse	Destruction	Rétention de chicots	15 m <sup>3</sup> /ha en débris ligneux	30 m <sup>3</sup> /ha en débris ligneux		30 m <sup>3</sup> /ha en débris ligneux		15 m <sup>3</sup> /ha en débris ligneux

\* Pour reproduire le régime de micro-trouées, les prélèvements devraient être le plus bas et le cycle le plus court possible tout en étant économiquement rentable et en respectant le niveau maximale de 1% du couvert supérieur/an.

### 9.2.1 Feux de surface

Pour reproduire l'effet des feux de surface, il est recommandé d'utiliser des traitements qui toucheront les compartiments inférieurs de l'écosystème. Pour cela, il est proposé d'utiliser le brûlage dirigé sous couvert. Dans les cas où le brûlage dirigé ne peut être utilisé, il est recommandé de faire un dégagement sous couvert. Les espèces à dégager devrait être celle qui généralement résiste au feu ou bien se reproduisent végétativement après feu. Une éclaircie commerciale pourrait être envisagée selon le pourcentage en espèces sensibles aux feux dans le

peuplement. Cette éclaircie doit être une éclaircie par le bas. Pour le sol, une exposition du sol minéral est favorable et un scarifiage sous couvert serait recommandé si on utilise le dégagement au lieu du brûlage dirigé. Le scarifiage sous couvert devrait cependant ne pas être trop en profondeur pour maintenir le potentiel de régénération végétatif. Comme le feu élimine une bonne partie de la nécromasse au sol, les débris ligneux devront être brisés par le passage de la machinerie lors du scarifiage sous couvert.

### 9.2.2 Feux de couronne

Pour les feux de couronne, nous suggérons d'utiliser, la coupe avec rétention variable. Les éléments retenus (espèces et classes de diamètre) doivent respecter le gradient de résistance au feu des espèces. Ainsi, plus une espèce est résistante et plus un individu est gros, plus il aura des chances de faire partie des éléments retenus. Les éléments de rétention seront préférablement organisés par îlots pour reproduire l'hétérogénéité horizontale qui suit habituellement un feu (Sougavinski et Doyon 2002). Le scarifiage du sol visera à reproduire des conditions de sol minéral exposé et devra aussi viser l'élimination de la végétation basse. La rétention de chicots devrait aussi être favorisée.

### 9.2.3 Chablis partiel

Le chablis partiel est une ouverture soudaine et partielle (30-70%) du couvert forestier. Pour reproduire l'effet du chablis partiel, deux traitements sont à préconiser. La coupe de jardinage tel que présentement pratiquée est le meilleur traitement sylvicole pour reproduire les chablis partiels modérés. Le jardinage par trouées serait préférable au jardinage par pied d'arbre pour cette perturbation. Les arbres désignés devraient être ceux qui sont les plus sensibles aux chablis, soit les plus gros et les plus susceptibles au bris et déracinement occasionnés par le vent. En ce qui concerne les chablis partiels plus sévères, une coupe de succession serait à préconiser. Par cette coupe, l'étage supérieur est récolté avec une intensité entre 50% et 70% de la surface terrière, promouvant le développement de la strate inférieure. Une quantité minimale de débris ligneux devrait être observable au sol ( $15\text{m}^3/\text{ha}$ ) après l'opération.

#### 9.2.4 Chablis total

Pour imiter le plus fidèlement le chablis total, la coupe avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM) serait le traitement le plus appropriée. En effet, avec cette coupe, on respecte l'effet « top-down » de ce type de perturbation en éliminant les grosses tiges et maintenant les petites tiges. Il s'agit donc comme d'une coupe de succession mais encore plus sévère. Pour favoriser la micro-topographie de trous et monticules qui caractérise les chablis et qui assure les processus de régénération de cette perturbation, un scarifiage est préconisé. Pour reproduire ces trous et monticules, le scarifiage devrait créer des poquets et des amoncellements. Puisque les chablis totaux laissent une quantité considérable de débris ligneux, une quantité de débris ligneux de 30m<sup>3</sup>/ha devrait être observable au sol après l'opération. Une partie des bois de feuillus assignés à la pâte pourrait être laissée sur place afin d'assurer ce volume minimal. Il est préférable que ces débris ligneux soit de gros diamètre.

#### 9.2.5 Verglas

Comme le verglas est une perturbation qui ne cause que très peu de mortalité directe, il est difficile de reproduire l'effet de cette perturbation par les traitements sylvicoles qui font partie de la boîte à outils usuelle du sylviculteur. En fait, le verglas pourrait être imité par un élagage de la cime des arbres du couvert supérieur. Cependant, cette proposition ne pourrait être opérationnelle. Plus d'information nous est nécessaire pour justifier l'inclusion de cette perturbation dans un modèle de gestion écosystémique pour la forêt feuillue.

#### 9.2.6 Les micro-trouées

Le régime de micro-trouées est le processus le plus important de la dynamique de la forêt feuillue. Il est donc important de bien définir la sylviculture qui vise à s'en inspirer. Afin de maintenir la structure inéquienne (ou irrégulière) rencontrée dans les forêts soumises à un tel régime, le jardinage est sans contredit le traitement sylvicole le mieux adapté.

En ce qui concerne le jardinage, il est important de faire une distinction importante en ce qui concerne le régime de jardinage à préconiser pour reproduire le régime de micro-trouée. Bien que le jardinage tel que pratiqué au Québec, c.-à-d. une réduction de 30-35% de la surface terrière

associée à la récolte de grosse et moyenne tiges (ce qui provoque souvent une ouverture supérieure à 40% du couvert) à tous les 25-30 ans, s'apparente à certains précédents dans le régime de perturbations naturelles de la forêt feuillue, Lorimer (1989) soutient que ce type de traitement imite plutôt les perturbations de destructions partielles occasionnées par les chablis partiels que la mortalité arbre-par-arbre telle que retrouvée dans le régime de micro-trouées. En effet, selon Frelich et Lorimer (1990a), une perturbation de 40% du couvert comme peut être une coupe de jardinage au Québec, n'arriverait qu'une fois tous les 375 ans! Selon lui, les coupes de jardinage devraient être moins intenses et plus fréquentes. En effet, le régime de micro-trouées est un processus continu, et non par à-coup. On observe en effet dans les forêts jardinées du Québec le développement d'une strate arbustive basse et haute très dense qui est généralement absente de la forêt naturelle soumise à un régime de micro-trouées (Doyon 2000). Cette différence est dû à un régime de lumière très différent entre les deux dynamique de perturbations et entraîne des conséquences importantes pour les processus écologiques tel la succession et la sélection d'habitat.

Pour des raisons de rendement économique afin d'assumer les frais fixes associés à la coupe de jardinage, Lorimer (1989) propose une récolte se situant entre 20-30% à tous les 15-20 ans. La récolte devrait se faire dans toutes les classes de diamètre afin de maintenir la structure inéquienne du peuplement. Nous pensons, qu'en récoltant des tiges aussi dans les strates inférieures, on peut ainsi récolter plus de volume sans pour autant augmenter le niveau d'ouverture du couvert supérieur et ainsi respecter le niveau de perturbation de 1% du couvert supérieur par an reconnu pour la forêt feuillue. Lorimer (1989) supporte cette proposition de traitement en démontrant qu'elle est économiquement viable. Un tel niveau de prélèvement permettrait de récolter 5.8 m<sup>3</sup>/ha selon ses données, et ainsi être économiquement rentable. Pour des fins de conservation, ce niveau de prélèvement pourrait être abaissé avec un cycle plus rapproché tout en s'assurant que ce régime de jardinage respecte le niveau du 1%/an.

Toujours selon Lorimer (1989), afin de maintenir la diversité dans le paysage, des trouées de 500 m<sup>2</sup> devraient être dispersées au travers le jardinage par pied d'arbre. En effet, bien que les trouées soient habituellement créées par la mortalité d'un seul arbre, il est fréquent que sa chute entraîne un ou plusieurs autres arbres avec lui. Ainsi, basée sur la littérature recueillie dans cette synthèse,

nous proposons que 60% de ce qui doit être sous ce système sylvicole soit en jardinage par pied d'arbre, 27% en jardinage par bouquets, et 13% en jardinage par trouées.

Aucune information ne semble indiquer que le type de perturbation créé par le jardinage par parquets soit quelque chose de récurrent dans la forêt feuillue. En fait, aucune stratégie d'aménagement aux États-Unis basée sur la dynamique naturelle de la forêt feuillue utilise quelque chose qui s'apparente à ce traitement sylvicole. Dans un contexte de gestion écosystémique, nous suggérons de réduire son utilisation au minimum.

En ce qui concerne les débris ligneux au sol, nous n croyons pas qu'il soit possible de retrouver les volumes présents dans les vieilles forêts (100 m<sup>3</sup>/ha) tout effectuant une récolte de matière ligneuse. Nous croyons qu'un minimum de 30 m<sup>3</sup>/ha serait toutefois un objectif atteignable.

#### 9.2.7 Épidémies de livrées des forêts

Tout comme pour le verglas, les épidémies de livrées des forêts sont des perturbations qui ne causent que très peu de mortalité directe. Il est donc difficile de reproduire l'effet de cette perturbation par les traitements sylvicoles usuels du sylviculteur. Plus d'information nous est nécessaire pour justifier l'inclusion de cette perturbation dans un modèle de gestion écosystémique pour la forêt feuillue.

#### 9.2.8 Épidémies de tordeuse des bourgeons d'épinette

Bien que cette perturbation n'ait pas fait l'objet de cette synthèse, les massifs de sapin sont tout de même fréquents dans la forêt feuillue, et particulièrement dans les forêts mixtes du Québec, dans lesquelles il s'associe au bouleau jaune. Nous suggérons donc pour reproduire ce type de perturbation d'utiliser la coupe progressive par trouées. Une proportion des superficies traitées sous cette stratégie se ferait avec protection des petites tiges marchandes et une autre avec scarifiage afin de maintenir le bouleau jaune dans ces peuplements. Cette dernière mesure viserait à reproduire le régime de trous et monticules occasionné par les renversés si fréquents après épidémie dans cette forêt. Ce type d'intervention permet de maintenir la structure horizontale hétérogène qui caractérise la bétulaie jaune à sapin et la sapinière à bouleau jaune. Il serait important d'utiliser la rétention variable d'éléments de structure comme des arbres verts et des

chicots. Concernant les débris ligneux, une connaissance plus approfondie de son importance en forêt naturelle nous est nécessaire pour dresser proposition. Un volume de 15 m<sup>3</sup>/ha est probablement bien inférieur à ce qui est observé naturellement mais peut être proposé comme minimum.

### **9.3 Directives d'aménagement écosystémique à l'échelle de la forêt**

#### **9.3.1 Proportion des différents stades de développement**

Frelich et Lorimer (1990b) ont simulé, à l'aide d'un modèle (STORM) la composition d'un paysage en stade de développement sous le régime de perturbation qu'ils avaient détecté pour l'Ouest du Haut Michigan (Frelich et Lorimer 1990a). Avec ce modèle, 87% du paysage est composé de forêts inéquiennes, avec seulement 4 % respectant la définition d'une forêt avec des classes d'âge balancées. Les peuplements équiennes représentent 9% du paysage (1.9% de gaulis, 2.3 % de perchis et 5% de futaie mature). Sous un tel régime de perturbations, 63.5% du paysage serait en forêts anciennes. Avec un régime de perturbations catastrophiques ayant un intervalle de retour de plus de 1000 ans, Lorimer (1989), seulement 20% du paysage sera couvert de peuplements dont les arbres qui forment le couvert originent directement d'une perturbation catastrophique. En supposant un régime de perturbation plus catastrophique, tel que supposé pour une région comme le Québec, la proportion de forêt en stades équiennes pourrait s'approcher plus de 15% du paysage et ne devait donc pas dépasser 20% du paysage. Cependant, cette proportion sera dépendante aussi la quantité du paysage considéré qui est représenté par des écosystèmes qui peuvent supporter ce type de végétation (Mladenoff et al. 1996)

#### **9.3.2 Modèle d'aménagement écosystémique**

Rooney (1995) suggèrent de créer des grands types de conditions écologiques sur lesquelles on reconnaît une végétation potentielle associée à un régime de perturbations naturelles. Dans cette optique, nous suivons cette approche en calquant le modèle développé par Frelich pour le Minnesota dans lequel il associe un régime de perturbations pour chaque grand type d'écosystème forestier. À cet effet, nous avons distingué 5 grands écosystèmes; deux écosystèmes forestiers de feuillus (site xérique et mésique), deux écosystèmes forestiers de pins (dépôt glaciaire, dépôt sableux) et un écosystème forestier de forêt mixte (site pauvre de fluvio-glaciaire) (Tableau 7).

Comme les peuplements de résineux boréaux (SEPM) sont souvent marginaux dans la forêt feuillue, ils ne sont pas traités spécifiquement ici. Néanmoins, pour un territoire où ceux-ci seraient abondants, nous recommandons de faire référence à la dynamique naturelle de ces forêts boréales à partir des études qui décrivent le régime de perturbations naturelles de ces forêts.

Ce modèle d'aménagement écosystémique s'applique facilement lorsqu'on est en mesure de donner la superficie couverte pour chacun des types d'écosystème forestier. Il suffit alors d'ajuster les proportions de systèmes sylvicoles développés dans ce modèle d'aménagement écosystémique.

Tableau 7. Intervalle de retour évalué pour chaque perturbation pour cinq types d'écosystèmes forestiers de la forêt feuillue du sud du Québec.

Agent de perturbation	Feux de surface	Feux de couronne	Chablis partiel	Chablis total	Micro-trouées (arbre)	Épidémies de TBE*
Feuillus des sommets	Très fréquent (50 ans)	Moyen (150-300 ans)	Fréquent (150 ans)	Moyen (150-300 ans)	Très rare	NA
Feuillus sur site mésique	Rare (500 ans)	Très rare (1030 ans)	Moyen (333 ans)	Très rare (1200 ans)	Fréquent (100 ans)	NA
Pinède sur sable	Très fréquent (30-75 ans)	Moyen (150-350 ans)				
Pinède à feuillus sur till	Moyen (200 ans)	Rare (600 ans)	Moyen (333 ans)	Très rare (1200 ans)	Fréquent (100 ans)	
Mixte sur fluvioglaciare	Très rare	Rare (400 ans)	Fréquent 75 ans	Moyen 200 ans	Très rare	Très fréquent 50 ans

\* TBE = Tordeuse des bourgeons de l'épinette

### 9.3.2.1 L'écosystème forestier de la forêt feuillue des sommets

On trouve l'écosystème forestier de la forêt feuillue xérique sur les sommets et les ruptures de pente élevées, du côté sud-ouest. Les tills y sont minces à très minces sur roc et le drainage est rapide à excessif. Les peuplements qu'on y retrouve sont des érablières à chêne, des érablières à tilleul, des chênaies et des pinèdes.

Cette forêt est régie par un régime de perturbation à caractère catastrophique. Les feux de surface y sont assez fréquents (tous les 50 ans) et les feux de couronne sont moyennement fréquents (150-

300 ans). Les chablis y sont moins importants que dans le type suivant mais demeurent présents, surtout les chablis partiels. Le régime de micro-trouées ne contribue que faiblement à cette forêt car les perturbations catastrophiques sont trop fréquentes pour permettre à un tel régime de s'installer.

Ainsi, pour un aménagement écosystémique de cette forêt, il est proposé d'utiliser une sylviculture qui imiterait les feux et une sylviculture qui imiterait les chablis dans une proportion de 50/50 (Tableau 7). La sylviculture qui imiterait les feux viserait à ramener les essences peu tolérantes dans les peuplements où elles sont en perte de vitesse dans un contexte de restauration du paysage. En effet, en absence de feu de surface, la compétition de la végétation arbustive sur la régénération peut aussi être une altération drastique au patron successional (Nowacki et Abrams 1994). Selon Runkle (1990), le succès du maintien du chêne dans le paysage passe par des perturbations qui agissent tant dans le couvert supérieur que dans la végétation basse. Une coupe progressive avec contrôle de la sous-végétation (brûlage dirigée ou dégagement) est nécessaire pour reproduire l'effet « du-bas-vers-le-haut » du feu. Quelques gros arbres devront être retenus en élément de structure pour reproduire cet effet. Nous suggérons que 0.33% du territoire représenté par ce type d'écosystème forestier soit régénéré de cette façon annuellement. Deux éclaircies par le bas sont à effectuer durant le développement du peuplement et il serait aussi préférable qu'elle soit accompagnée aussi par une intervention au niveau de la sous-végétation car il est supposé qu'un peuplement expérimentera approximativement 2 feux de surfaces durant son existence. Cela représente donc 2% du ce territoire.

Pour l'autre moitié qui vise à reproduire les chablis, un autre 0.33% du territoire serait aménagé à l'aide de la CPPTM pour représenter la partie chablis total. Les chablis partiels seraient couverts par des coupes de succession ou des éclaircies par le haut sur 0.67% du territoire.

#### 9.3.2.2 L'écosystème forestier de l'érablière de milieu de pente

Les forêts de feuillus sur sites mésiques sont en milieu de pente et bas de pente. Le till y est de moyennement épais à épais et le drainage modéré. Du seepage peut-être détecté en bas de pente. Les peuplements qu'on trouve sur ces sites sont les érablières à tilleul, à bouleau jaune et à hêtre, et les prucheraies lorsque la pente est plus forte et l'exposition plus fraîche.

Ce type d'écosystème forestier est dominé par le régime de micro-trouées (Tableau 7). Nous proposons donc pour cette forêt d'utiliser le jardinage en dominance (99.5%) dans ce paysage (Tableau 8). Cependant, ce jardinage est dominé par un régime de faible intensité à cycle court (80%). Nous suggérons de réduire le jardinage tel qu'actuellement réalisé à une proportion de 19.5%. Pour ces deux régimes, l'utilisation du jardinage par bouquets devrait être moins important que celui par pied d'arbre dans une proportion 1:2. D'après la littérature, nous recommandons que le jardinage par trouées représente entre 17% et 25% de chacun de ces deux régimes.

Même si les perturbations catastrophiques y sont très rares, elles ont leur place dans cet écosystème forestier. Ainsi, pour un intervalle de retour de feu de 1400 ans, en supposant une longévité de 300 ans pour les espèce qui composent cette forêt, 20 % des peuplements en place serait d'origine de feu. Ainsi, pour la préservation et la restauration des forêts anciennes en forêt feuillue, proposent d'inclure cet élément du régime de perturbation dans une approche de gestion écosystémique à l'échelle du paysage. Afin de reproduire le régime de chablis partiel, nous suggérons que 0.3% du territoire de ce type d'écosystème forestier devrait être aménagé par coupe de succession (Tableau 7). Cela représente un intervalle de retour de 333 ans. Pour les perturbations catastrophiques de plus de 70% de destruction du couvert, en combinant les chablis (1200 ans) et les feux de couronne (1030 ans), on obtient un intervalle de retour de 554 ans en perturbations catastrophiques, ce qui correspond à 0.18%/an. Nous proposons donc que 0.2% de ce type d'écosystème soit aménagé en coupe progressive d'ensemencement par le bas avec rétention variable retenant entre 5 et 30% du couvert et en CCPTM; chacun de ces deux systèmes sylvicole devrait représenter la moitié de la superficie traitée.

Tableau 8. Répartition des différents traitements sylvicoles pour le type d'écosystème forestier de la forêt feuillue sur site mésique afin de reproduire le régime de perturbations naturelles.

Traitement sylvicole	% de la superficie
Jardinage par pied d'arbre ou bouquets de 15-20% de prélèvement à tous les 15 ans	64%
Jardinage par trouées à 15-20% de prélèvement à tous les 15 ans	16%

---

Jardinage par pied d'arbre ou bouquets à 30-35% tous les 25 ans	15.5%
Jardinage par trouées ou bouquets à 30-35% tous les 25 ans	4%
Coupe de succession (prélèvement de 40%-70%)	0.3%
Coupe progressive avec rétention variable (70-95% après la coupe finale)	0.2%

---

Les feux de surface dans cet écosystème forestier ont toutefois une certaine importance (intervalle de retour de 300 ans, Tableau 7). Cela suggère qu'une éclaircie par le bas avec une intervention dans le compartiment de la sous-végétation (brûlage dirigé ou dégagement avec scarifiage sous couvert) devrait être effectué sur environ 0.3% du territoire occupé par ce type d'écosystème forestier à chaque année.

#### 9.3.2.3 Pinède sur sol sablonneux

Les pinèdes sont généralement sur des dépôts de plage d'anciens cours d'eau ou des dépôts éoliens. Parfois, ce type se trouvera sur des dépôts fluvio-glaciaires. Il occupe donc préférentiellement, les fonds de vallée, les terrasses sablonneuses et les bords de lacs. Dans ces sites, le drainage est de modéré à rapide, sans être excessif. Le drainage contrôle en grande partie la proportion de pin rouge et de pin blanc dans ces peuplements; plus le drainage sera rapide, plus le pin rouge sera important. Ce type de forêt se trouve aussi sur les sols très minces où le roc affleure abondamment. Le drainage y est alors plutôt excessif.

Cet écosystème forestier est maintenu en place par un régime de feu de surface fréquent (30 (pin rouge)-75 ans (pin blanc)) et un régime de feu de couronne variant de 150 ans (pin rouge) à 350 ans (pin blanc) (Tableau 7). Pour ce type d'écosystème forestier, le feu est nécessaire à son maintien. Lorimer et Frelich (1994) attribuent la réduction de l'abondance du pin blanc dans le paysage à la réduction de la fréquence du feu. Le pin blanc est plus abondant dans les zones où l'intervalle de retour de feu catastrophique est de 150 à 300 ans (Frelich 1992). Lorsque cet intervalle est réduit à 100-150 ans, le pin rouge devient plus favorisé, alors que le pin gris se trouve en territoire avec des intervalles de retour de moins de 100 ans habituellement. Ainsi nous proposons d'utiliser le brûlage dirigé pour la restauration des pinèdes sur sol sablonneux. Dans le

---

cas du pin rouge, chaque éclaircie devrait être accompagnée d'un brûlage dirigé alors qu'une éclaircie sur deux suffirait probablement pour les pinèdes blanches. Les éclaircies par le bas devrait couvrir 1 à 3 % du territoire associé à ce type d'écosystème forestier. La coupe de régénération devrait se faire par coupe progressive par le bas accompagné d'un brûlage dirigé sur 0.45% du territoire.

#### 9.3.2.4 La pinède sur till

L'autre type d'écosystème forestier de pins est la pinède blanche à feuillus sur till ou till délavé et à drainage modéré. Cette pinède est dominée par le pin blanc, accompagnée de feuillus tolérants. Elle est retrouvée en bas de pente, en marge des dépôts glaciaires et des dépôts de processus géomorphologiques plus récents.

Son régime de perturbation se rapproche celui de la forêt feuillue sur site mésique mais le régime de feux y est plus important afin de maintenir le pin dans ce type (Tableau 7). Ainsi, on y observera un intervalle de retour de feu de couronne de l'ordre de 600 ans et de retour de feu de surface de 200 ans. Ceci augmente donc la contribution de la coupe de succession et de la coupe progressive d'ensemencement avec rétention variable dans le régime sylvicole à appliquer. À cause de la présence du pin blanc, les trouées seront plus importantes dans le régimes de microtrouées et une plus grande proportion du territoire occupé par ce type d'écosystème forestier sera aménagée par jardinage par trouées 30% (Tableau 9).

Tableau 9. Répartition des différents traitements sylvicoles pour le type d'écosystème forestier de la pinède blanche à feuillus sur till afin de reproduire le régime de perturbations naturelles.

Traitement sylvicole	% de la superficie
Jardinage par pied d'arbre ou bouquets de 15-20% de prélèvement à tous les 15 ans	56%
Jardinage par trouées à 15-20% de prélèvement à tous les 15 ans	24%
Jardinage par pied d'arbre ou bouquets à 30-35% tous les 25 ans	13.15%
Jardinage par trouées ou bouquets à 30-35% tous les 25 ans	5.6%
Coupe de succession (prélèvement de 40%-70%)	0.8%
Coupe progressive avec rétention variable (70-95% après la coupe finale)	0.45%

#### 9.3.2.5 Les peuplements de feuillus associés au sapin

Le type d'écosystème forestier de la forêt mixte est représenté par les peuplements de feuillus associés au sapin. La bétulaie jaune à sapin est le peuplement le plus fréquemment rencontré sur ce type, bien que l'érablière rouge à résineux soit assez importante. Dans le sud de la forêt feuillue, on trouve ce type de peuplement sur les dépôts fluvio-glaciaires à matrice appauvrie dans les fonds de vallée. Le drainage y est modéré à hygrique. On trouve ce type de forêt sur site mésique plus au nord, dans la forêt mixte.

À cause de la présence du sapin, cet écosystème forestier est fortement contrôlé par les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (Tableau 7) qui à un intervalle de retour très rapproché (40-70 ans). À cause de la présence de feuillus, cette perturbation est toujours partielle. Avec la réduction de la densité par la mortalité occasionnée au sapin, le peuplement composé des feuillus résiduels devient plus fragile au chablis. Nous proposons donc un intervalle de retour près de 200 ans pour les chablis totaux et de 75 ans pour les chablis partiels (Tableau 7). Les feux de couronne peuvent y être plus fréquents que dans les forêts feuillus à cause de la présence des résineux. On suppose un cycle de feux de 400 ans. Les feux de surface sont jugés comme étant

très rare à cause de la présence de résineux inflammable. Ainsi, pour reproduire ce régime de perturbation, il faudrait 2% annuellement (soit à tous les 50 ans) du territoire en cet écosystème forestier qui soit traité par une éclaircie sélective du sapin par le haut dans le peuplement. Le bouleau jaune devrait être éclairci par le haut à l'âge de 75 ans, sur 1.33% du territoire annuellement pour reproduire le chablis partiel. Pour la coupe de régénération, 0.5% du territoire devrait être régénéré par CPPTM et 0.025% par coupe progressive d'ensemencement par le bas avec scarifiage sous couvert.

#### **9.4 Directives de conservation de la biodiversité**

L'aménagement forestier des deux derniers siècles a considérablement changé la végétation des paysages forestiers et, par conséquent, les régimes de perturbations qui sont en rétroaction avec la végétation. Plusieurs différences sont observables. Ces différences se caractérisent 1) par une réduction de la couverture du paysage occupée par la forêt, 2) par un changement dans la structure de classe d'âge associé à une réduction des forêts anciennes au profit des forêts jeunes et matures, 3) par un changement de la composition dû à une augmentation des espèces pionnières dans le paysage, et 4) une fragmentation du territoire (Frelich 1995). La restauration de la diversité à l'échelle du paysage requiert la restauration des régimes de perturbations naturelles.

Au Québec, la réduction de la couverture forestière de la forêt feuillue est facilement observable dans la zone de la plaine du St-Laurent. Cette zone fut occupée par la forêt feuillue. La réduction de la couverture forestière s'accompagne d'une fragmentation qui est devenue très sévère à plusieurs endroits. La fragmentation des forêts doit être évitée afin de limiter certains processus qui ne sont pas naturelles (Rooney 1995). L'augmentation des populations du cerf de Virginie en est un excellent exemple. Il faut limiter l'invasion du cerf de Virginie dans les forêts car l'herbivorie est devenue dans plusieurs forêts la perturbation première (Nowacki et Abrams 1994, Rooney 1995), limitant le recrutement de certaines espèces arborescentes.

La proportion de forêts inéquiennes était plus importante par le passé (Nolet *et al.* 2001). La restauration des forêts anciennes passe par la reconstitution d'une structure inéquienne dans des peuplements matures équiennes. Lorimer et Frelich (1994) proposent de créer des trouées dans le couvert pour encourager la création de classes de diamètre inférieur à celui de la strate dominante. Rooney (1995) propose un jardinage par arbre ou par groupe, couplé avec le prolongement âges

---

de rotation afin d'augmenter la fréquence de formation naturelle de trouées. L'exploitation forestière est peut-être le meilleur moyen à court terme pour y arriver.

La proportion de vieilles forêts a aussi fortement diminuée suite à l'exploitation de la forêt. Lorimer et Frelich (1994) suggèrent que pour restaurer un paysage précoloniale de la forêt feuillue, 70% de la forêt serait des forêts anciennes. Nous sommes très loin de ce pourcentage! Pour rétablir ce pourcentage, il est impératif d'utiliser un jardinage à prélèvement faible et plus fréquent.

La composition de la forêt a aussi beaucoup changer. Pour plusieurs espèces peu tolérantes (cerisier tardif et noyer cendré) ou associées au régime de feu (pin blanc, pin rouge, et chêne rouge), leurs abondances ont atteint un niveau qui pourrait être jugé critique par rapport à ce qu'elles étaient auparavant. Pour ces espèces, nous devons passer en mode de restauration active en proposant des interventions ciblées visant à reconstruire le patrimoine naturel de la forêt feuillue. Cette restauration passe irrémédiablement par la mise en place d'un modèle de gestion forestière écosystémique basé sur le régime de perturbation tel que présenté dans cette section.

---

## 10 CONCLUSION

Aujourd'hui avec l'accroissement de la population et la demande grandissante en biens et services, la pression que subit l'environnement est de plus en plus importante. L'homme se doit donc d'exploiter la forêt de façon durable et la compréhension des perturbations naturelles qui modèlent le paysage forestier amène la possibilité d'aménager nos ressources naturelles d'une façon plus éclairée afin de répondre à cet objectif.

Le régime des perturbations naturelles est le moteur de la dynamique du paysage forestier. Cette revue de littérature aura permis une meilleure compréhension de l'importance qu'ont les diverses perturbations naturelles sur la forêt feuillue de l'Est de l'Amérique du Nord. Le modèle d'aménagement écosystémique présenté ici se veut une première ébauche de proposition sur laquelle il serait important de se pencher du point de vue de sa mise en application. Ce modèle exprime en premier un principe conservateur qui vise à diversifier nos interventions dans les différents écosystèmes forestiers de la forêt feuillue. L'utilisation « monobloc » du jardinage dans tous les écosystèmes de la forêt feuillue pourrait causer un dommage inquiétant à la biodiversité de cette forêt. Notre synthèse de la littérature démontre que la forêt feuillue est soumise à une variété de perturbations, toutes différentes, et, par conséquent, entraînant des changements directionnels dans la succession très diversifiés. Par ce modèle d'aménagement écosystémique, nous tentons de reproduire cette diversité de processus.

---

## 11 RÉFÉRENCES

- Abell, C.A. 1934. The influence of Glaze Storms Upon Hardwood Forests in the Southern Appalachians. *Journal of Forestry*. 32: 35-37.
- Abrams, M.D. 1992. Fire and the development of oak forests. *Bioscience*. 42(5): 346-353.
- Abrams, M.D. et D.A. Orwig. 1996. A 300-year history of disturbance and canopy recruitment for co-occurring white pine and hemlock on the Allegheny Plateau, USA. *Ecology*. 84: 353-363.
- Abrams, M.D., D.A. Orwig et T.E. Demeo. 1995. Dendroecological analysis of successional dynamics for a presettlement-origin white-pine-mixed-oak forest in the southern Appalachians, USA. *Journal of Ecology*. 83: 123-133.
- Ahlgren, I.F. et Ahlgren, C.E. 1960. Ecological effects of forest fires. *Botanical Review*: 483-517.
- Archambault, L., B.V. Barnes, J.A. Witter. 1990. Landscape ecosystems of disturbed oak forests of southeastern Michigan, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research*. 20: 1570-1582.
- Arévalo, J.R., J.K. DeCoster, S.D. McAllister et M.W. Palmer. 2000. Changes in Minnesota forests during 14 years following catastrophic windthrow. *Journal of Vegetation Science*. 11 : 833-840.
- Auclair, A.N. 1975. Sprouting response in *Prunus serotina* Ehrh.: Multivariate analysis of site, forest structure and growth rate relationships. *American Midland Naturalist*. 94(1): 72-87.
- Auclair, A.N. et G. Cottam. 1971. Dynamics of black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) in southern Wisconsin oak forests. *Ecological Monographs*. 41(2): 153-177.
- Ayres, H.B. et W.W. Ashe. 1905. The southern Appalachian forests. Professional Paper 37, United States Geological Survey, Washington, District of Columbia, USA.
- Baker, W.L. 1989. Landscape ecology and nature reserve design in the boundary waters canoe area, Minnesota. *Ecology*. 70(1): 23-35.

- 
- Barden, L.S. 1981. Forest development in canopy gaps of diverse hardwood forest of the southern Appalachian Mountains. *Oikos*. 37: 205-209.
- Barnes, B.V. 1989. Old-Growth Forests of the Northern Lake States: A Landscape Ecosystem Perspective. *New Areas Journal*. 9(1): 45-57.
- Bergeron, Y. et J. Brisson. 1990. Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species range. *Ecology*. 71(4): 1352-1364.
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc et S. Gauthier. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamiques des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *Forestry Chronicle* 75 : 55-61.
- Bergeron, Y., M. Dubuc. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*. 79: 51-63.
- Boerner, R.E.J., S.D. Runge, D.S. Cho et J.G. Kooser. 1988. Localized ice storm damage in an Appalachian plateau watershed. *American Midland Naturalist* 119: 199-208.
- Boose, E.R., K.E. Chamberlin et D.R. Foster. 2001. Landscape and Regional Impacts of Hurricanes in New England. *Ecological Monographs*. 71(1): 27-48.
- Bormann, F.H. et G.E. Likens. 1979a. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. *American Scientist*. 67: 660-669.
- Bormann, F.H. et G.E. Likens. 1979b. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York. 253pp.
- Boulet, B. 1989. Insectes et maladies des arbres (supplément) : Histoire des épidémies d'insectes en milieu forestier. *Forêt Conservation*. 56(1) : A1-A4.
- Brisson, J., Y. Bergeron et A. Bouchard. 1992. The history and tree stratum of an old-growth forest of Haut-Saint-Laurent region, Québec. *Natural Areas Journal* 12:3-9.
- Brose, P.H. et D.H. Van Lear. 1998. Responses of hardwood advance regeneration to seasonal prescribed fires in oak-dominated shelterwood stands. *Canadian Journal of Forest Research*. 28: 331-339.
- Brose, P.H., T. Schuler, D.H. Van Lear et J. Berst. 2001. Bringing fire back: The changing regimes of the Appalachian mixed-oak forest. *Journal of Forestry*. 99(11): 30-35.
-

- 
- Burederle, L.P. 1985. Ice storm damage to a southern Wisconsin mesic forest. *The Bulletin of the Torrey Botanical Club*. V.112 (2): 167-175.
- Burns, R.M. et B.H. Honkala. 1990. *Silvics of North America: 1. Conifers*. Agricultural Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, forest Service, Washington, DC. 675pp.
- Burns, R.M. et B.H. Honkala. 1990. *Silvics of North America: 2. Hardwoods*. Agricultural Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, forest Service, Washington, DC. 877pp.
- Canham, C.D. 1978. Catastrophic windthrow in the hemlock-hardwood forest of Wisconsin. Madison, WI: University of Wisconsin. 94 p. M.S. thesis.
- Canham, C.D. et O.L. Loucks. 1984. Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. *Ecology*. 65(3): 803-809.
- Canham, C.D., D. Loucks et L. Orié. 1984. Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. *Ecology*. 65(3): 803-809.
- Canham, C.D., M.J. Papaik et E.F. Latty. 2001. Interspecific variation in susceptibility to windthrow as a function of tree size and storm severity for northern temperate tree species. *Canadian Journal of forest Research*. 31: 1-10.
- Castelli, J.F., B.B. Casper, J.J. Sullivan et R.E. Latham. 1997. Early understory succession following catastrophic wind damage in a deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 29L 1997-2002.
- Changery, M.J. 1982. Historical Extreme Winds for the United States: Great Lakes and Adjacent Regions. National Climatic Center, National oceanic and Atmospheric Administration. NUREG/CR-2890, Washington, D.C.
- Christensen, N.L. 1981. Fire regimes in southeastern ecosystems. In: Mooney, H. A.; Bonnicksen, T. M.; Christensen, N. L.; [and others], technical coordinators. Fire regimes and ecosystem properties: Proceedings of the conference; 1978 December 11-15; Honolulu, HI. Gen. Tech. Rep. WO-26. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 112-136.
- Cissel, J. H., F. J. Swanson, et P. J. Weisberg. 1999. Landscape management using historical fire regimes : Blue River, Oregon. *Ecological Applications* 9: 1217-1231.
-

- 
- Clark, J.S. 1990a. Fire and climate change during the last 750 yr in northwestern Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research*. 20: 106-114.
- Clark, J.S. 1990b. Twentieth-century climate change, fire suppression, and forest production and decomposition in northwestern Minnesota. *Canadian Journal of Forestry Research*. 20: 219-232.
- Clark, J.S., P.D. Royall et C. Chumbley. 1996. The role of fire during climate change in an eastern deciduous forest at Devil's Bathtub, New York. *Ecology*. 77(7): 2148-2166.
- Clark, J.S., P.D. Royall. 1996. Local and regional sediment charcoal evidence for fire regimes in presettlement north-eastern North America. *Journal of Ecology*. 84:365-382.
- Comer, P.J., D.A. Albert, H.A. Wells, B.L. Hart, J.B. Raab, D.L. Price, D.M. Kashian, R.A. Corner et D.W. Schuen. 1995. Michigan's presettlement vegetation, as interpreted from the General Land Office Surveys, 1816-1856. *Michigan Natural Feature Inventory*, Lansing.
- Cooke, B.J. et J. Roland. 2000. Spatial analysis of large-scale patterns of forest tent caterpillar outbreaks. *Ecoscience*. 7(4) : 410-422.
- Cooper-Elis, S., D.R. Foster, G. Carlton et A. Lezberg. 1999. Forest response to catastrophic wind : results from an experimental hurricane. *Ecology*. 80(8) : 2683-2696.
- Crow, T.R. 1988. Reproductive mode and mechanisms for self-replacement of northern red oak (*Quercus rubra*)--a review. *Forest Science*. 34(1): 19-40.
- Crow, T.R. 1990. *Tilia americana* L. American basswood. In: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., technical coordinators. *Silvics of North America*. Volume 2. Hardwoods. *Agric. Handb.* 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 784-791.
- Curtis, J.T. 1959. *The vegetation of Wisconsin*. University of Wisconsin Press. Madison, Wisconsin.
- Cwynar, L.C. 1976. Recent history of fire and vegetation from laminated sediment of Greenleaf Lake, Algonquin Park, Ontario. *Canadian Journal of Botany*. 56 : 10-21.
- Cwynar, L.C. 1977. The Recent Fire History of Barron Township, Algonquin Park. *Canadian Journal of Botany*. 55: 1524-1538.
-

- 
- Daubenmire, R.F. 1936. The "big woods" of Minnesota: its structure, and relation to climate, fire, and soils. *Ecological Monographs*. 6(2): 233-268.
- Davis, M.B. 1983. Holocene vegetational history of the eastern United States. In *Late-Quaternary environments of the United States. Vol.II. The Holocene*. Edited by H.E. Wright. University of Minnesota Press, Minneapolis. Pp. 166-181.
- Day, G.M. 1953. The Indian as an ecological factor in the north-eastern forest. *Ecology* 34: 329-346.
- De Steven, D., J. Kline et P.E. Matthiae. 1991. Long-Term Changes in a Wisconsin Fagus-Acer Forest in Relation to Glaze Storm Disturbance. *Journal of Vegetation Science*. 2: 201-208.
- Degraff, R.M. et R.I. Miller. 1996. Conservation of Faunal Diversity in Forested Landscapes. Edited by R.M. DeGraff and R. I. Miller.
- Denny, C.S. et J.C. Goodlett. 1956. Microrelief resulting from Fallen Trees. Dans. *Surficial Geology and Geomorphology of Potter County, Pennsylvania*. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. No. 288. pp. 59-66.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*. 46: 18-21.
- Doyon, F. 1991. Productivité et dynamisme des communautés forestières sur sites mésiques dans le Haut-St-Laurent, Québec. Mémoire de maîtrise. Université de Montréal. Montréal, Québec. 95 pp.
- Doyon, F. 2000. Effets de différents types de récolte forestière sur les oiseaux en forêt feuillue à l'échelle de l'habitat et du paysage. Thèse de doctorat. Université du Québec à Montréal. 171 pp.
- Duinker, P.N., F. Doyon, R. Morash, et L. Van Damme. 1997. Background and Structure: Biodiversity Assessment Project of Millar Western Industries Ltd. and Alberta Newsprint Company Ltd. BAP Report 1. Lakehead University, Thunder Bay, Ontario. 30pp.
- Dunn, C.P., G.R. Gutschpergen et J.R. Dorney. 1983. Catastrophic wind disturbance in an old-growth hemlock-hardwood forest, Wisconsin. *Canadian Journal of Botany*. 61: 211-217.
-

- 
- Dunwiddie, P., D. Foster, P. Leopold et R.T. Leverett. 1996. Old-growth forests of southern New England, New York, and Pennsylvania. Pages 126-143 in M. B. Davis (ed.), Eastern Old-Growth Forests. Island Press, Washington, D. C.
- Dyer J.M. et P.R. Baird. 1997. Wind disturbance in remnant forest stands along the prairie-forest ecotone, Minnesota, USA. *Plant Ecology*. 129 : 121-134.
- Engstrom, F., M. Brett et H. Daniel. 1991. Fire ecology of red pine (*Pinus resinosa*) in northern Vermont, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research*. 21: 882-889.
- Erdmann, G.G. 1990. *Betula alleghaniensis* Britton yellow birch. In: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., technical coordinators. *Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods*. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 133-147.
- Everham III, E.M. et N.V.L. Brokaw. 1996. Forest Damage and Recovery from Catastrophic Wind. *The Botanical Review*. 62(2) : 113-185.
- Fahey, T.J. et W.A. Reiners. 1981. Fire in the forests of Maine and New Hampshire. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 108: 362-373.
- Finley, R.W. 1976. Original vegetation cover of Wisconsin (map). USDA Forest Service, St-Paul, MN.
- Flinn, Marguerite A.; Wein, Ross W. 1977. Depth of underground plant organs and theoretical survival during fire. *Canadian Journal of Botany*. 55: 2550-2554.
- Foster, D. 1988a. Species and Stand Response to Catastrophic Wind in Central New England, U.S.A. *Journal of Ecology*. 76; 135-151.
- Foster, D.R. 1988b. Disturbance history, community organisation and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah forest, south-western New Hampshire, U.S.A. *Journal of Ecology*. 76: 105-134.
- Foster, D.R. et E.R. Boose. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in central New England. *Journal of Ecology*. 80: 79-98.

- 
- Foster, D.R. et G.A. King. 1986. Veg. pattern & diversity in s.e. Labrador, Canada: *Betula papyrifera* (Birch) forest development in relation to fire history & physiography. *Journal of Ecology*. 74: 465-483.
- Foster, D.R. et T.M. Zebryk. 1993. Long-term vegetation dynamics and disturbance history of a *Tsuga*-dominated forest in New England. *Ecology*. 74(4): 982-998.
- Fowells, H. A., compiler. 1965. *Silvics of forest trees of the United States*. Agric. Handb. 271. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 762 p.
- Frelich, L. 1986. Natural disturbance frequencies in the hemlock-hardwood forests of the Upper Great Lakes Region. Ph.D. Thesis, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin.
- Frelich, L. 1992. The relationship of natural disturbances to white pine stand development. Pages 27-37 in *The White Pine Symposium; History; Ecology; Policy and Management*. Stine, R. A. et Boughman, M. J. eds. Duluth, MN.
- Frelich, L.E. 1992. The relationship of natural disturbances to white pine stand development. Pages 27-37 dans *Compte-rendus du "The white pine symposium: History, Ecology, Policy, and Management"* Stine, R. A. et M.J. Boughman (éds.). Duluth, Minnesota. 16 au 18 Septembre 1992.
- Frelich, L.E. 1995. Old forest in the Lake States today and before European settlement. *Natural Areas Journal* 15: 157-167.
- Frelich, L.E. et C.G. Lorimer. 1991a. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper great lakes region. *Ecological monographs*. 61(2): 145-164.
- Frelich, L.E. et C.G. Lorimer. 1991b. A simulation of landscape-level stand dynamics in the northern hardwood region. *Journal of Ecology*. 79: 223-233.
- Frelich, L.E. et G.L. Martin. 1988. Effects of crown expansion into gaps on evaluation of disturbance intensity into northern hardwood forest. *Forest Science* 34: 530-536.
- Frelich, L.E. et L.J. Graumlich 1994. Age-class distribution and spatial patterns in an old-growth hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24:1939-1947.
- Frissell, S.S. 1973. The importance of fire as a natural ecological factor in Itasca State Park, Minnesota. 3: 397-407.
-

- 
- Godman, R.M., K. Lancaster. 1990. *Tsuga canadensis* (L.) Carr. eastern hemlock. In: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., technical coordinators. Silvics of North America. Volume 1. Conifers. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 604-612.
- Goodburn, J.M. et C. G. Lorimer. 1998. Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* 28:427-438.
- Goodlett, J.C. 1954. Vegetation Adjacent to the Border of the Wisconsin Drift in Potter County, Pennsylvania. *Harvard Forest Bulletin* No. 25.
- Grazulis, T.P. 1993. Significant Tornadoes. 1340 p. <http://tornadoproject.com>.
- Grimm, E.C. 1984. Fire and other factors controlling the Big Woods vegetation of Minnesota in the mid-nineteenth century. *Ecological Monographs*. 54: 291-311.
- Hale, C. M., J. Pastor et K. A. Rusterholz. 1999. Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed hardwood forests of Minnesota, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 29:1479-1489.
- Hannah, P.R. 1987. Regeneration methods for oaks. *Northern Journal of Applied Forestry*. 4: 97-101.
- Hare, R.C. 1965. Contribution of bark to fire resistance of southern trees. *Journal of Forestry*. 63(4): 248-251.
- Heinselman, M.L. 1973. Fire in the Virgin Forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary research*. 3: 329-382.
- Henry, J.D. et J.M.A. Swan. 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material: an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology*. 55: 772-783.
- Hibbs, D.E. 1982a. White pine in the transition hardwood forest. *Canadian Journal of Botany*. 60: 2046-2053.
- Hibbs, D.E. 1982b. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal of forest Research*. 12: 522-527.
-

- 
- Hooper, M.C. 2001. Impact of a major ice storm on an old-growth hardwood forest. *Journal Canadien de Botanique*.79(1): 70-75.
- Hunter, L.H. Jr. 1990. *Wildlife, forests, and forestry. Principles of managing forests for biological diversity*. 370p.
- Hunter, M.L. 1993. Natural fire regimes as spatial models for managing boreal forests. *Biological Conservation* 65: 115-120.
- Kittredge, J., Jr. 1934. Evidence of the rate of forest succession on Star Island, Minnesota. *Ecology*. 15(1): 24-35.
- Kruger, E.L. et P.B. Reich. 1997. Responses of hardwood regeneration to fire in mesic forest openings. I. Post-fire community dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1822-1831.
- Laflamme, J. et G. Périard. 1998. Verglas du 5 au 9 janvier 1998: épaisseur radiale maximale du verglas en millimètre sur un conducteur ACSR de 30 millimètres de diamètre. Hydro-Québec, Montréal, Que. (Map).
- LaMois, L. 1958. Fire fuels in red pine plantations. Sta. Pap. 68. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Lake States [North Central] Forest Experiment Station. 19 p.
- Landers, J.L. 1991. Disturbance influences on pine traits in the southeastern United States. In: *Proceedings, 17th Tall Timbers fire ecology conference; 1989 May 18-21; Tallahassee, FL. Tallahassee, FL: Tall Timbers Research Station: 61-95.*
- Larson, M.H. et G.E. Waldron. 2000. Catastrophic Windthrow in Rondeau Provincial Park, Ontario. *Canadian Field-Naturalist*. 114(1) : 78-82.
- Leak, W.B. 1973. Species and structure of a virgin northern hardwood stand in the New Hampshire. USDA Forest Service, Research Note NE-181. Northeastern Forest Experiment Station. 4pp.
- Leak, W.B. 1975. Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods. *Ecology*. 56: 1451-1454.
- Leak, W.B. 1987. Characteristics of Five Climax Stands in New Hampshire. USDA Forest Service, Research Note NE-336. Northeastern Forest Experiment Station. 5pp.
-

- 
- Lehmann, A., C. East et J. Laflamme. 1975. Les tornades au Québec: recherche à partir de chablis. *Rev. Geogr. Montréal* 29 :357-366.
- Leitner, L.A., C.P. Dunn, G.R. Guntenspergen, F. Stearns, et D.M. Sharpe. 1991. Effects of site, landscape features, and fire regime on vegetation patterns in presettlement wisconsin. *Landscape ecology*. 5: 203-217.
- Lemon, P.C. 1961. Forest ecology of ice storms. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 88(1) : 21-29.
- Little, S. 1974. Effects of fire on temperate forests: northeastern United States. In: Kozlowski, T. T.; Ahlgren, C. E., eds. *Fire and ecosystems*. New York: Academic Press: 225-250.
- Loeb, R.E. 1987. Pre-European Settlement Forest Composition in East New Jersey and Southeastern New York. *The American Midland Naturalist*. 118(2) : 414-423.
- Loehle, C. 1988. Tree life history strategies: the role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 209–222.
- Loftis, D.L. 1990. A shelterwood method for regenerating red oak in the southern Appalachians. *Forest Science*. 36(4): 917-929.
- Loope, W. L. 1991. Interrelationships of fire history, land use history, and landscape pattern within Pictured Rocks National Lakeshore, Michigan. *The Canadian field-naturalist*. v 105 no 1.
- Lorimer C.G. 1977. The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. *Ecology*. 58: 139-148.
- Lorimer, C.G. 1980a. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology*. 61(5): 1169-1184.
- Lorimer, C.G. 1980b. The use of land survey records in estimating presettlement fire frequency. In: Stokes, Marvin A.; Dieterich, John H., technical coordinators. *Proceedings of the fire history workshop; 1980 October 20-24; Tucson, AZ. Gen. Tech. Rep. RM-81. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station: 57-62.*
-

- 
- Lorimer, C.G. 1985. Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. Canadian Journal of Forest Research. 15: 200-213.
- Lorimer, C.G. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. Ecology. 70(3): 565-567.
- Lorimer, C.G. et L.E. Frelich. 1994. Natural disturbance regimes in old-growth northern hardwoods; Implications for restoration efforts. Journal of forestry. 92(1): 33-38.
- Lorimer, C.G., L.E. Frelich et E.V. Nordheim. 1988. Estimating gap origin probabilities for canopy trees. Ecology. 69: 778-785.
- Lorimer, C.G. et Frelich, L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forest. Canadian Journal of Forest Research. 19: 651-663.
- Lutz, H.J. 1930a. Original forest composition in north-western Pennsylvania as indicated by early land survey notes. Ecology. 28: 1098-1103.
- Lutz, H.J. 1930b. The vegetation of Heart's Content, a virgin forest in northwestern Pennsylvania. Journal of Forestry. 28: 1-29.
- Lyford, W.H. et D.W. Maclean. 1966. Mound and Pit Microrelief in Relation to Soil Disturbance and Tree Distribution in New Brunswick, Canada. Harvard Forestry Paper No. 15.
- Mabry, C. et T. Korsgren. 1998. A permanent plot study of vegetation and vegetation-site factors fifty-three years following disturbance in central New England, U.S.A. Ecoscience. 5(2) : 232-240.
- Maissurow, D.K. 1941. The role of fire in the perpetuation of virgin forests of northern Wisconsin. Journal of Forestry. 39: 201-207.
- Marks, P.L, S. Gardescu et G.E. Hitzhusen. 1999. Windstorm Damage and Age Structure in an Old Growth Forest in Central New York. Northeastern naturalist. 6(2) : 165-176.
- Marquis, D. A. 1990. *Prunus serotina* Ehrh. black cherry. In: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., technical coordinators. Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 594-604.
- Marquis, D.A. 1975. Seed storage and germination under northern hardwood forests. Canadian Journal of Forestry Resources. 5: 478-484.
-

- McCarthy, B.C. et D.R. Bailey. 1996. Composition, structure, and disturbance history of Crabtree Woods: an old growth forest of western Maryland. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 123(4): 350-365.
- McGee, C.E. 1980. The effect of fire on species dominance in young upland hardwood stands. In: *Proceedings, mid-south upland hardwood symposium for the practicing forester and land manager*; [Date of conference unknown]; [Location of conference unknown]. Atlanta, GA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Division of State and Private Forestry: 97-104.
- Melancon, S. 1987. Differences in the damage caused by glaze ice on codominant *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia*. *Journal Canadien de Botanique*. 65(6) : 1157-1159.
- Menges, E. et O.L. Loucks. 1984. Modelling a disease-caused patch disturbance: oak wilt in the midwestern United States. *Ecology*. 65: 487-498.
- Merens, E.J. et Peart, D.R. 1992. Effects of hurricane damage on individual growth and stand structure in a hardwood forest in New Hampshire. *Journal of Ecology*. 80 : 787-795.
- Methven, I.R. 1971. Prescribed fire, crown scorch and mortality: field and laboratory studies on red and white pine. Information Report PS-X-31. Chalk River, ON: Department of the Environment, Canadian Forestry Service, Petawawa Forest Experiment Station. 10 p.
- Miller-Weeks, M. et Eagar, C. 1999. The Northeastern Ice Storm 1998 : A Forest Damage Assessment. NEFA, USDA Forest Service. 35p.
- Mladenoff, D.J. 1990. The relationship of the soil seed bank and understory vegetation in old-growth northern hardwood-hemlock treefall gaps. *Canadian Journal of Botany*. 68: 2714-2721.
- Mladenoff, D.J., G.E. Hbst, J. Beoder, et T.R. Crow. 1996. LANDIS : a spatial model of forest landscape disturbance succession, and management. in *GIS and Environmental Modeling : Progress and Research Issues*, Goodchild M. F. et al. Ed. GIS World Inc.
- Mladenoff, D.J., M.A. White, J. Pastor et T.R. Crow. 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Applications*. 3(2): 294-306.

- 
- MNFI. 1994. Pre-European settlement landscape of Michigan. Lansing, MI: Michigan Natural Features Inventory.
- Morey, H.F. 1936. A comparison of two virgin forests in northwestern Pennsylvania. *Ecology*. 17: 43-55.
- Munishi, P.K., and Chamshama, S.A.O. 1994. A study of wind damage on *Pinus patula* stands in southern Tanzania. *For. Ecol. Manage.* 63: 13–21.
- Niering, W.A. 1981. The role of fire management in altering ecosystems. In: Mooney, H. A.; Bonnicksen, T. M.; Christensen, N. L.; [and others], technical coordinators. Fire regimes and ecosystem properties: Proceedings of the conference; 1978 December 11-15; Honolulu, HI. Gen. Tech. Rep. WO-26. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 489-510.
- Nolet P., E. Forget, D. Bouffard et F. Doyon. 2001. Reconstitution historique du dynamisme du paysage forestier du bassin de La Lièvre au cours du 20 ième siècle. Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue. 115p
- Nolet P., F. Doyon et M. Baudet. 2000. Effets du jardinage avec trouées et du scarifiage sur la régénération des essences commerciales dans les peuplements de feuillus tolérants avec le pin blanc. Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue. 34p
- Nolet, P., Sougavinski, S., Doyon, F. 1999. Caractérisation du régime des perturbations naturelles de la Réserve Faunique Papineau-Labelle. Industries James MacLaren et Fôret Québec. Écoforesterie consultants.
- Noss, R.F. 1985. On characterizing presettlement vegetation: how and why. *Natural Areas Journal*. 5: 5-19.
- Nowacki, G.J. et M.D. Abrams. 1994. Forest composition, structure, and disturbance history of the Alan Seeger Natural Area, Huntingdon County, Pennsylvania.
- Nowacki, G.J. et M.D. Abrams. Et C.G. Lorimer. 1990. Composition, structure, and historical development of northern red oak stands along an edaphic gradient in north-central Wisconsin. *Forest Science* 36: 276-292.
-

- 
- Oliver, C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 58: 562-572.
- Palmer, M. W., McAlister, S.D., Arévalo, J.R. et DeCoster, J.K. 2000. Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. *Journal of vegetation science*. 11: 841-854.
- Papaik, M.J. 1998. Modeling the effects of a wind dominated disturbance regime in transition oak – northern hardwood forests. M.S. dissertation, Bard College, Annandale-On-Hudson, New York.
- Patterson III, W.A., K.E. Saunders et L.J. Horton. 1983. Fire regimes of the coastal Maine forests of Acadia National Park. OSS 83-3. Boston, MA: U.S. Department of the Interior, National Park Service, North Atlantic Region, Office of Scientific Studies. 259 p. In cooperation with: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, State and Private Forestry, Broomall, PA.
- Payette, S., L. Filion et A. Delwaide. 1990. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns : the Tantaré Ecological Reserve, Quebec. *Canadian journal of forest research*. 20: 1228-1241.
- Peart, D.R., Cogbill, C.V. et Palmiotto, P.A. 1992. Effects of logging history and hurricane damage on canopy structure in a northern hardwoods forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 119(1): 29-38.
- Perala, D.A. 1974. Growth and survival of northern hardwood sprouts after burning. Res. Note NC-176. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. 4 p.
- Perala, D.A. 1987. Regenerating the birches: ecology and cultural requirements. St. Paul, MI: University of Minnesota. 215 p. Thesis.
- Perala, D.A. et Alm, A.A. 1990a. Reproductive ecology of birch: a review. *Forest Ecology and Management*. 32: 1-38. [12210]
- Perala, D.A. et Alm, A.A. 1990b. Regeneration silviculture of birch: a review. *Forest Ecology and Management*. 32: 37-77.

- 
- Peterson C.J. 2000. Damage and recovery of tree species after two different tornadoes in the same old growth forest: a comparison of infrequent wind disturbances.
- Peterson, C. J. et Pickett, S.T.A. 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. *Journal of Vegetation Science*. 1 : 657-662.
- Peterson, C. J. et S.T.A. Pickett. 1991. Treefall and resprouting after windthrow. *Forest Ecology and Management*. 42: 205-217.
- Peterson, C.J. et Reberus, A.J. 1997. Tornado damage and initial recovery in three adjacent, lowland temperate forests in Missouri. *Journal of Vegetation Science*. 8 : 559-564.
- Pickett, S.T.A., et P.S. White. 1985a. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, New York, USA.
- Pickett, S.T.A., et P.S. White. 1985b. Patch dynamics: a synthesis. Pages 371-384 in S.T.A. Pickett and P.S. White Editors. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, New York, USA.
- Poulson, T.L., et W.J. Platt. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*. 70: 553-555.
- Price, D.L. 1994. An ecological study of the composition, structure and disturbance regimes of the pre-European settlement forests of western Chippewa County, Michigan. East Lansing, MI: Michigan State University, Department of Forestry. 214p. M.S. thesis.
- Proulx O.J. et Greene D.F. 2001. The relationship between ice thickness and northern hardwood tree damage during ice storms. *Can. J. For. Res.* 31: 1758–1767.
- Putz, F.E. 1983. Uprooting and snapping of trees : structural determinants and ecological consequences. *Can. J., For. Res.* 13 :1011-1020.
- Roberts, M.R., F.S. Gilliam. 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems; implications for forest management. *Ecological Applications*. 5(4): 969-977.
- Robitaille, A. et J.P. Saucier .1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec. 213 p.
- Rogers, R.S. 1978. Forests dominated by hemlock (*Tsuga canadensis*): distribution as related to site and postsettlement history. *Canadian Journal of Botany*. 56: 843-854.
-

- 
- Rooney, T.P. 1995. Restoring Landscape Diversity and Old Growth to Pennsylvania's Northern Hardwood Forests. *Natural Areas Journal*. 15: 274-278.
- Rouse, C. 1986. Fire effects in northeastern forests: oak. Gen. Tech. Rep. NC-105. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. 7p.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*. 62: 1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*. 63(5): 1533-1546.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. Pages 17-33. dans Pickett, S.T.A. et White Éditeurs. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press inc. London. 472pp.
- Runkle, J.R. 1990a. Gap dynamics in an Ohio Acer-Fagus forest and speculations on the geography of disturbance. *Canadian journal of forest research*. 20: 632-641.
- Runkle, J.R. 1990b. Eight years change in an old Tsuga canadensis woods affected by beech bark disease. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 117(4):409-419.
- Runkle, J.R. 1991. Gap Dynamics of old-growth eastern forests ; Management implications. *Natural Areas Journal*. 11(1): 19-25.
- Russell, E.W.B. 1981. Vegetation of Northern New Jersey before European Settlement. *The American Midland Naturalist*. 105(1): 1-12.
- Russell, E.W.B. 1983. Indian-Set Fires in the Forests of the Northeastern United States. *Ecology*. 64(1): 78-88.
- Sander, I.L. 1990. *Quercus rubra* L. northern red oak. In: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., technical coordinators. *Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods. Agric. Handb.* 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 727-733.
- Schaetzl, R.J., Burns, S.F., Johnson, D.L. et Small, T.W. 1989. Tree uprooting : review of impacts on forest ecology. *Vegetatio*. 79: 165.176.
-

- 
- Schaetzl, R.J., Johnson, D.L., Burns, S.F. et Small, T.W. 1988. Tree Uprooting : Review of Terminology, Process, and Environmental Implications. *Canadian Journal of Forest Research*. 19: 1-11.
- Scheiner, S.M. 1988. The seed bank and above-ground vegetation in an upland pine-hardwood succession. *Michigan Botanist*. 27(4): 99-106.
- Seischab, F.K. 1990. Presettlement Forests of the Phelps and Gorham Purchase in Western New York. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 117(1): 27-38.
- Seischab, F.K. et Orwig, D. 1991. Catastrophic disturbances in the presettlement forests of western New York. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 118 (2) : 117-122.
- Seischab, F.K., Bernard, J.M. et Eberle, M.D. 1993. Glaze storm damage to western New York forest communities. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 120(1): 64-72.
- Service Canadien Des Forêts. 1998. Solutions. Le bulletin du Service canadien des forêts. Automne-Hiver 1998.
- Siccama, T.G., Weir, G., and Wallace, K. 1976. Ice damage in a mixed hardwood forest in Connecticut in relation to *Vitis infestation*. *Bull. Torr. Bot. Club*, 103: 180–183.
- Siccama, T.S. 1971. Presettlement and present forest vegetation in northern Vermont with special reference to Chittenden County. *American midland naturalist*. 85: 153-172.
- Sidhu, S.S. 1973. Early effects of burning and logging in pine-mixed woods. I. Frequency and biomass of minor vegetation. Inf. Rep. PS-X-46. Chalk River, ON: Canadian Forestry Service, Petawawa Forest Experiment Station. 47 p.
- Silbernagel, J., J. Chen, M.R. Gale, K.S. Pregitzer et J. Probst. 1997. An Interpretation of landscape structure from historic and present land cover data in the Eastern upper peninsula of Michigan. USDA. General Technical report NC – 192.
- Silbernagel, J., S.R. Martin, M.R. Gale et J. Chen. 1997. Prehistoric, historic, and present settlement patterns related to ecological hierarchy in the eastern Upper Peninsula of Michigan, U.S.A. *Landscape ecology*. 12:223-240.
- Smith, B.E., P.L. Marks et S. Gardescu. 1993. Two hundred year of forest cover changes in Tompkins County, New York. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 120(3): 229-247.
-

- Smith, K.D. 1990. Standards developed for white oak-hickory forest restoration. *Restoration & Management Notes*. 8(2): 108.
- Smith, V.G., Watts, M., et James, D.F. 1987. Mechanical stability of black spruce in the Clay Belt region of northern Ontario. Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 1080–1091.
- Sougavinski, S. et F. Doyon 2002. La coupe avec rétention variable de la structure : résultats de recherche. Expérience de mise en œuvre et questions opérationnelles. Synthèse de la littérature produite pour le Réseau des Centres d'Excellence en Gestion Durable des Forêts. Edmonton, Alberta. 50pp.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Spurr, S.H. et B.V. Barnes. 1980. *Forest Ecology*. The Ronald Press Co., New York. 571pp.
- Stearns, F. 1949. Ninety years of change in a northern hardwood forest in Wisconsin. *Ecology*. 30:350-358.
- Stearns, F. 1950. The composition of a remnant of white pine forest in the Lake States. *Ecology*. 31: 290-292.
- Swan, F.R.Jr. 1970. Post-fire response of four plant communities in south-central New York state. *Ecology*. 51(6): 1074-1082.
- Thomas, P.A. et W.R. Wein. 1985. The influence of shelter and the hypothetical effect of fire severity on the postfire establishment of conifers from seed. *Canadian Journal of Forest Research*. 15: 148-155.
- Tubbs, C.H. 1978. Stand composition in relation to uneven-aged silviculture. In: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Timber Management Research, compiler. *Uneven-aged silviculture and management in the United States: Proceedings; 1975 July 15-17; 1976 October 19-21; Redding, CA. Gen. Tech. Rep. WO-24. Washington, DC: 88-103.*
- Tubbs, C.H. et D.R. Houston. 1990. *Fagus grandifolia* Ehrh. American beech. In: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., technical coordinators. *Silvics of North America. Vol. 2. Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 325-332.*

- Twery, M.J. et W.A. Patterson III. 1984. Variations in beech bark disease and its effects on species composition and structure of northern hardwood stands in central New England. *Canadian Journal of Forest Research*. 14: 565-574.
- Van der Kamp, B.J. 1991. Pathogens as agents of diversity in forested landscapes. *The Forestry Chronicle*. 67(4): 353-354.
- Van Wagner, C.E. 1971. Fire and red pine. In: Proceedings, annual Tall Timbers fire ecology conference; 1970 August 20-21; Fredericton, NB. No. 10. Tallahassee, FL: Tall Timbers Research Station: 211-219.
- Van Wagner, C.E. et I.R. Methven. 1978. Prescribed fire for site preparation in white and red pine. In: Cameron, D. A, compiler. White and red pine symposium; 1977 September 20-22; Chalk River, ON. Symposium Proceedings O-P-6. Sault Ste. Marie, ON: Department of the Environment, Canadian Forestry Service, Great Lakes Forest Research Centre: 95-101.
- Veatch, J.O. 1959. Presettlement forests of Michigan. East Lansing, MI: Department of Natural Resources, Michigan State University. Map.
- Walters, R.S., H.W. Yawney. 1990. *Acer rubrum* L. red maple. In: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., technical coordinators. *Silvics of North America*. Vol. 2. Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 60-69.
- Ward, J.S. et G.R. Stephens. 1989. Long Term Effects of a 1932 Surface Fire on Stand Structure in a Connecticut Mixed Hardwood Forest. Proceedings 7<sup>th</sup> Central Hardwood Conference. North Central Forest Experiment Station. USDA Forest Service, General Technical Report NC; 132. Carbondale, IL.
- Webb, S. 1988. Windstorm damage and microsite colonisation in two Minnesota forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 18 : 1186-1195.
- Webb, S. 1989. Contrasting windstorm consequences in two forests, Itasca State Park, Minnesota. *Ecology*. 70(4): 1167-1180.
- Wein, R.W. et J.M. Moore. 1977. Fire history and rotations in the New Brunswick Acadian Forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 7: 285-294.

- 
- Wein, R.W. et J.M. Moore. 1979. Fire history and recent fire rotation periods in the Nova Scotia Acadian Forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 9: 166-178.
- Weinstein, D.A. et H.H. Shugart. 1983. Ecological modeling of landscape dynamics. Pages 29-45 in H.A. Mooney and M.Godron, editors. *Disturbance and ecosystems: components of response*. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- White, M.A. et D.J. Mladenoff. 1994. Old-growth forest landscape transitions from pre-European settlement to present. *Landscape Ecology*. 9(3): 191-205.
- Whitney, G.G. 1984. Fifty year of change in the in the arboreal vegetation of Heart's contents, an old-growth hemlock-white pine – northern hardwood stand. *Ecology*. 65:403-408.
- Whitney, G.G. 1986. Relation of Michigan's presettlement pine forests to substrate and disturbance history. *Ecology*. 67(6): 1548-1559.
- Whitney, G.G. 1987. An ecological history of the Great Lakes forest of Michigan. *Journal of Ecology*. 75:667-684.
- Whitney, G.G. 1990. The history and status of the hemlock-hardwood forests of the Allegheny Plateau. *Journal of Ecology*. 78 : 443-458.
- Whitney, H.E. et Johnson, W.C. 1984. Ice storms and forest succession in southwestern Virginia. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 111(4): 429-437.
- Woods, K.D. 1979. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. *Oikos*. 33: 31-39.
- Wydeven, A.P. et G.G. Kloes. 1989. Canopy reduction, fire influence oak regeneration (Wisconsin). *Restoration & Management Notes*. 7(2): 87-88.
- Zachary T. Long, Walter P. Carson, and Chris J. Peterson. 1998. The use of treefall mounds by regenerating hemlock following a catastrophic blowdown in an old-growth hemlock-northern hardwoods forest *Journal of the Torrey Botanical Society*,
- Zhang, Q., K.S. Pregitzer et D.D. Reed. 1999. Catastrophic disturbance in the presettlement forests of the Upper Peninsula of Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 106-114.