

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

MODÉLISATION DE LA SUCCESSION NATURELLE EN  
FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'OUEST DU QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN ÉCOLOGIE

PAR

MOHAMADOU ALPHA GUEYE

JANVIER 2020

## REMERCIEMENTS

Au terme de ce projet, j'exprime mes remerciements et ma reconnaissance à toutes les personnes physiques et morales ayant contribué, de près ou de loin, à sa réalisation.

- Merci aux professeurs Benoit Lafleur et Yves Bergeron pour l'opportunité qu'ils m'ont offerte de travailler avec eux sur ce projet de recherche. Du début à la fin, ils ont été disponibles pour apporter leurs conseils afin d'orienter, d'encadrer et bonifier ce travail.
- Merci aux professeurs et au personnel administratif de l'Institut de Recherche sur les Forêts (IRF-UQAT) qui ont tous contribué directement ou indirectement à la réalisation de ce projet.
- Merci à Kobra Maleki, Arun Bose, Alain Leduc, Philippe Marchand, Charles Canham et Osvaldo Valeria pour leur contribution scientifique à ce projet.
- Merci à *Norbord Inc.* et à *Mitacs* qui, par le programme *Accélération*, ont financé ce projet de recherche.
- Merci à la Fondation de l'UQAT qui m'a octroyé une bourse d'exemption des frais supplémentaires pour étudiant étranger.
- Merci au Centre d'Étude de la Forêt d'avoir mis à ma disposition des ressources logistiques, techniques et financières nécessaires à l'aboutissement de ce projet.
- Merci à Albanie Leduc d'avoir mis à ma disposition les données nécessaires à la réalisation de ce projet de recherche.
- Merci à toute ma famille au Sénégal qui, malgré la distance, n'a jamais cessé de me soutenir depuis mon arrivée au Québec.
- Merci à mes amis de Rouyn, particulièrement mes compatriotes qui ont facilité mon intégration en Abitibi.

## AVANT-PROPOS

Au Québec, une approche écosystémique d'aménagement de la forêt est utilisée pour l'atteinte de l'objectif de gestion durable des ressources forestières. Ceci implique une meilleure compréhension du fonctionnement des peuplements forestiers, notamment des impacts que les perturbations naturelles (e.g. les feux, les épidémies d'insectes, etc.) et anthropiques (e.g. les pratiques sylvicoles) peuvent avoir sur les forêts.

La simulation compte parmi les outils permettant d'évaluer les impacts des perturbations sur la dynamique de la succession des peuplements forestiers. Sortie-ND est un simulateur forestier, plus précisément un modèle de succession développé aux États-Unis par le laboratoire de Charles Canham. Ce projet de recherche vise à évaluer la capacité de Sortie-ND à reproduire la dynamique de la succession naturelle en forêt boréale mixte ainsi que les impacts de la plus récente épidémie tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) ayant sévi en Abitibi (1972-1987) sur la dynamique forestière. Ce mémoire donne d'abord des informations sur l'état des connaissances en rapport avec l'objet d'étude et détaille ensuite les différentes méthodes utilisées afin de répondre aux objectifs fixés. Enfin, il met en exergue les résultats ayant résulté de ce projet ainsi que la discussion y afférente. De ce travail est issu un article intitulé « *Modelling Post-Disturbance Successional Dynamics of the Canadian Boreal Mixedwoods* » qui a été écrit avec la collaboration de Kobra Maleki et publié dans le journal *forests*.

Ce projet de recherche entre dans le cadre général des activités de la Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable et plus particulièrement dans son axe de recherche sur « la dynamique forestière et l'historique des perturbations naturelles ». Il entre aussi dans l'axe de recherche 3 du Centre d'étude de la forêt (CEF) portant sur « fonctionnement et dynamique des écosystèmes forestiers ».

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	iii
LISTE DES FIGURES .....	vi
LISTE DES TABLEAUX .....	vii
RÉSUMÉ .....	viii
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
CHAPITRE II ÉTAT DES CONNAISSANCES.....	4
2.1 La forêt boréale mixte.....	4
2.1.1 Définitions et caractéristiques .....	4
2.1.2 Les perturbations en forêt boréale mixte .....	8
2.2 Dynamique de la succession naturelle en forêt boréale mixte.....	13
2.3 Les modèles forestiers .....	16
2.3.1 Définition et classification des modèles forestiers .....	16
2.3.2 Avantages et limites des modèles.....	17
2.3.3 Principe de fonctionnement de Sortie-ND.....	18
CHAPITRE III OBJECTIFS, MATÉRIELS ET MÉTHODES .....	20
3.1 Objectifs, questions de recherche et hypothèses.....	20
3.1.1 Objectifs général et spécifiques.....	20
3.1.2 Questions de recherche et Hypothèses .....	20
3.2 Matériels et méthodes.....	22
3.2.1 Présentation du site et description des données d'étude.....	22
3.2.2 Simulations à court-terme (18 ans) : paramétrage de Sortie-ND.....	24
3.2.3 Simulations à long-terme (100 ans) : impacts l'épidémie de la TBE.....	26
CHAPITRE IV RÉSULTATS ET DISCUSSION.....	28
4.1 Résultats.....	28
4.1.1 Simulations à court terme (18 ans).....	28
4.1.2 Simulations à long terme (100 ans) .....	32
4.2 Discussion.....	39
4.2.1 Sortie-ND : un outil fiable pour simuler la dynamique naturelle .....	39

4.2.2 Impacts de la TBE sur la composition et la dynamique des peuplements .....	41
4.2.3 Critique du simulateur Sortie-ND.....	46
CHAPITRE V CONCLUSION GÉNÉRALE .....	48
ANNEXES.....	50
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	57

## LISTE DES FIGURES

Figure		Page
2.1	Carte de l'étendue des forêts et terres boisées de la zone boréale .....	5
2.2	Schématisation des trois principaux stades de la dynamique de la succession des peuplements en forêt boréale mixte .....	15
3.1	Aperçu partiel de la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet et de la localisation des transects d'échantillonnage dans la mosaïque forestière .....	23
3.2	Disposition systématique des quadrats d'échantillonnage des semis, gaules et arbres adultes sur les transects .....	24
4.1	Comparaison de la surface terrière moyenne simulée à court terme à celle observée en 2009 pour chaque espèce dans les différents peuplements .....	30
4.2	Comparaison de la distribution par classe diamétrale de la surface terrière simulée à court terme avec la distribution observée de 2009 pour chaque espèce dans les différents peuplements.....	31
4.3	Comparaison de la surface terrière relative spécifique pré- et post-épidémique dans les peuplements feuillu, mixte et résineux .....	34
4.4	Impacts potentiels de l'épidémie de la TBE sur la dynamique naturelle des espèces et des peuplements feuillu, mixte et résineux de la FERLD .....	37
4.5	Comparaison de la surface terrière relative totale pré- et post-épidémique des arbres vivants dans les peuplements feuillu, mixte et résineux .....	38

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Quelques caractéristiques autoécologiques des principales essences en forêt boréale mixte du Québec. ....	7
2.2	Pourcentage des forêts ayant plus de 100, 200 et 300 ans après le feu dans des paysages supposés non perturbés selon l'âge moyen des forêts .....	9
3.1	Récapitulatif des caractéristiques des sept peuplements et des différentes espèces étudiées en 1991 .....	24
4.1	Récapitulatifs des résultats des tests de Student (comparaison de la surface terrière simulée et observée) et Kolmogorov-Smirnov (comparaison des distributions simulée et observée) .....	32

## RÉSUMÉ

Les perturbations naturelles, e.g. les feux et les épidémies d'insectes, jouent un rôle important dans la dynamique de succession des peuplements qui est caractérisée, à long terme, par des modifications dans la composition et la structure de ces peuplements. La modélisation est donc un outil utile pour prédire et comprendre la dynamique de la succession naturelle des peuplements ainsi que les impacts d'une perturbation sur celle-ci. Cette étude visait, d'une part, à évaluer l'aptitude du simulateur Sortie-ND à reproduire la dynamique naturelle des peuplements en forêt boréale mixte de l'ouest du Québec, et d'autre part, à évaluer les impacts de la plus récente épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE ; 1972-1987) sur la dynamique naturelle des espèces dépendamment du stade de développement du peuplement. Nous avons comparé les changements de composition et de structure simulées à court terme (18 ans) de sept peuplements avec ceux observés sur une même durée. Nous avons également comparé la dynamique à long terme (100 ans) des espèces dans deux scénarios : pré-TBE (sans la TBE) et post-TBE (avec la TBE) pour évaluer les potentiels impacts de la TBE. Nos résultats des simulations à court terme montrent qu'il n'existe aucune différence significative entre la composition et la structure simulées et celles observées. En ce qui concerne la simulation à long terme, nos résultats montrent que la récente épidémie de la TBE a influencé la dynamique des espèces dans les peuplements mixte et résineux dominés par les hôtes de la TBE. Nous concluons que Sortie-ND peut reproduire la dynamique naturelle des peuplements en forêt boréale mixte et que, du point de vue de la gestion des écosystèmes, il s'avère être un outil fiable pour comprendre la dynamique naturelle de la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec.

**Mots-clés :** Sortie-ND, simulation, perturbations naturelles, tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE), feu, composition, structure.

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

La forêt boréale mixte occupe une partie importante au sud du territoire canadien, lequel est couvert à 25% par la forêt boréale (Brandt, 2009 ; Bergeron *et al.*, 2014). Au-delà de ses fonctions écologiques, la forêt boréale mixte est traditionnellement aménagée pour la production du bois mais aussi pour ses aspects récréatifs et spirituels (Gauthier *et al.*, 2008). Par ailleurs, la forêt boréale mixte est caractérisée par une complexité due, d'une part, au mélange des peuplements pur et mixte formant une mosaïque forestière, et d'autre part, à la structure interne desdits peuplements.

La forêt boréale mixte est soumise à des perturbations naturelles telles que les feux, les épidémies d'insectes ou les maladies pouvant influencer les attributs de ses peuplements (Vaillancourt *et al.*, 2008). Ces influences se traduisent, entre autres, par des changements de composition et structure des peuplements (Bergeron, 2000). Le changement de composition consiste au remplacement progressif de l'espèce ou des espèces dominante(s) de la canopée par une ou plusieurs autres espèces, alors que le changement de structure consiste en la modification de la distribution des tiges par classe d'âge ou de diamètre. Ainsi, le régime des perturbations naturelles (caractérisé par leur intervalle, leur taille et leur sévérité) constitue un facteur déterminant de la mosaïque des peuplements en forêt boréale mixte (Bergeron *et al.*, 2004), notamment en raison de la variété des types d'habitats (floristiques et fauniques) engendrés par ces perturbations (Gauthier *et al.*, 2001). Outre les perturbations naturelles, d'autres facteurs tels que les conditions du site avant une perturbation, les différentes interactions biotiques et les peuplements voisins assurent également un rôle important dans la dynamique d'un peuplement en forêt boréale mixte (Chen et Popadiouk, 2002).

Les feux et les épidémies d'insectes, i.e. la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE - *Choristoneura fumifenera*) et la livrée des forêts (*Malacosoma disstria*), constituent les principales perturbations naturelles en forêt boréale mixte et peuvent affecter de grandes superficies (Vaillancourt *et al.*, 2008). Les feux sévères n'épargnent aucune espèce ni aucune strate végétale alors que les épidémies d'insectes sont spécialistes car ne concernant que les espèces hôtes et n'agissant que sur leur feuillage (Miller, 1975 ; Kemball *et al.*, 2005). Les impacts d'une épidémie d'insectes peuvent résulter en la modification de la composition et la structure des peuplements (Frelich et Reich, 1999) alors qu'un feu peut, non seulement agir sur la composition et la structure selon le stade de développement, mais aussi réinitialiser la dynamique naturelle desdits peuplements (Attiwil, 1994 ; Bergeron et Harvey, 1997). Des perturbations naturelles plus aléatoires, e.g. les maladies, le vent, les tempêtes de neige ou de verglas sont également à noter en forêt boréale, toutefois, elles agissent à des échelles spatiales réduites.

Les caractéristiques autoécologiques des espèces forestières sont également un facteur important dans la dynamique naturelle de succession des peuplements en forêt boréale mixte. Certaines études (Bergeron, 2000 ; Chen et Popadiouk, 2002) ont montré les rôles des caractéristiques intrinsèques des espèces dans le changement de composition et de structure des peuplements. En effet, la longévité, la tolérance à l'ombre, les différentes stratégies de régénération (après ou en absence du feu) des espèces peuvent favoriser (ou non) leur régénération et leur persistance des peuplements. Ainsi, la dynamique de succession des peuplements en forêt boréale mixte est conjointement contrôlée, d'une part, par des facteurs externes (e.g. perturbations naturelles) et, d'autre part, par des facteurs internes (i.e. autoécologie des espèces).

En l'absence prolongée du feu, la dynamique des peuplements boréaux mixtes se passe sur une grande échelle temporelle, >300 ans dans l'est du Canada d'après les travaux de Bergeron (2000), limitant ainsi la quantité de données empiriques ou expérimentales nécessaires pour l'appréhender. La connaissance des caractéristiques autoécologiques

des espèces et du régime des perturbations naturelles permettrait ainsi de conceptualiser puis de modéliser la dynamique naturelle des peuplements en forêt boréale mixte. Dans ce contexte, la modélisation constitue un outil de prédiction à long terme de la dynamique des peuplements après une perturbation palliant ainsi les limites des données empiriques/expérimentales (Ameztegui *et al.*, 2017). En effet, les modèles forestiers permettent, d'une part, une analyse scientifique structurée, e.g. avec la possibilité de tester différents scénarios, et une évaluation quantitative de la compréhension du fonctionnement des écosystèmes et, d'autre part, l'exploitation des connaissances scientifiques pour une gestion durable des écosystèmes (Bunnell et Boyland, 2003). C'est dans ce sens que le modèle forestier Sortie-ND (*Neighbourhood Dynamics*) a été développé afin de simuler, comme son nom l'indique, la dynamique des peuplements forestiers.

Sortie-ND est un simulateur forestier (*individual-based model*) spatialement explicite qui modélise le développement des arbres individuels d'un peuplement donné (Pacala *et al.*, 1996). La dynamique au niveau peuplement résulte de l'ensemble des processus et des interactions entre les arbres et leur voisinage. Par conséquent, Sortie-ND est utile pour la modélisation de la dynamique d'une mosaïque forestière complexe et composée de différentes essences, e.g. la forêt boréale mixte, où le comportement individuel de chaque espèce peut influencer sur celui du peuplement (Bose *et al.*, 2015). Autrement dit, Sortie-ND simule la dynamique d'un peuplement en tenant compte des caractéristiques intrinsèques des espèces composant ledit peuplement.

## CHAPITRE II

### ÉTAT DES CONNAISSANCES

#### 2.1 La forêt boréale mixte

##### 2.1.1 Définitions et caractéristiques

La forêt boréale canadienne (Figure 2.1) s'étend sur un très vaste territoire où les variations latitudinales et longitudinales des conditions climatiques et édaphiques combinées au régime des perturbations naturelles, lesquelles sont également influencées par le climat, favorisent la formation d'une mosaïque complexe de peuplements de composition et structure variées (Bergeron *et al.*, 2014). Plus spécifiquement, la forêt boréale mixte de l'est du Canada est le territoire forestier où les conditions climato-topo-édaphiques permettent le développement de peuplements fermés et dominés par le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) ou le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) en début de succession, par l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) ou l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) dans les stades intermédiaires, et par le sapin baumier (*Abies balsamea* [Linn.] Miller) et le thuya de l'est (*Thuja occidentalis* Linn.) dans les stades tardifs (MacDonald, 1995).

Les principales espèces en forêt boréale mixte, telles que le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc, le sapin baumier, l'épinette blanche, l'épinette noire, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et le thuya occidental, ont une importance écologique et économique considérable. Ces essences forestières possèdent des caractéristiques autoécologiques pouvant favoriser leur développement et leur persistance sous certaines conditions (Tableau 1). L'épinette noire, l'épinette blanche, le sapin baumier et le thuya occidental

sont des espèces tolérantes à l'ombre à différents degrés et peuvent se développer lentement sous couvert forestier (i.e. là où la luminosité est généralement faible) avant que leur vitesse de croissance ne s'accroisse avec l'ouverture de la canopée et l'augmentation de la disponibilité de la lumière. À contrario, le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc et le pin gris sont des espèces intolérantes à l'ombre, ainsi leur développement nécessite un seuil minimal de luminosité et sont incapables de persister sous un couvert forestier (Kneeshaw *et al.*, 2011).

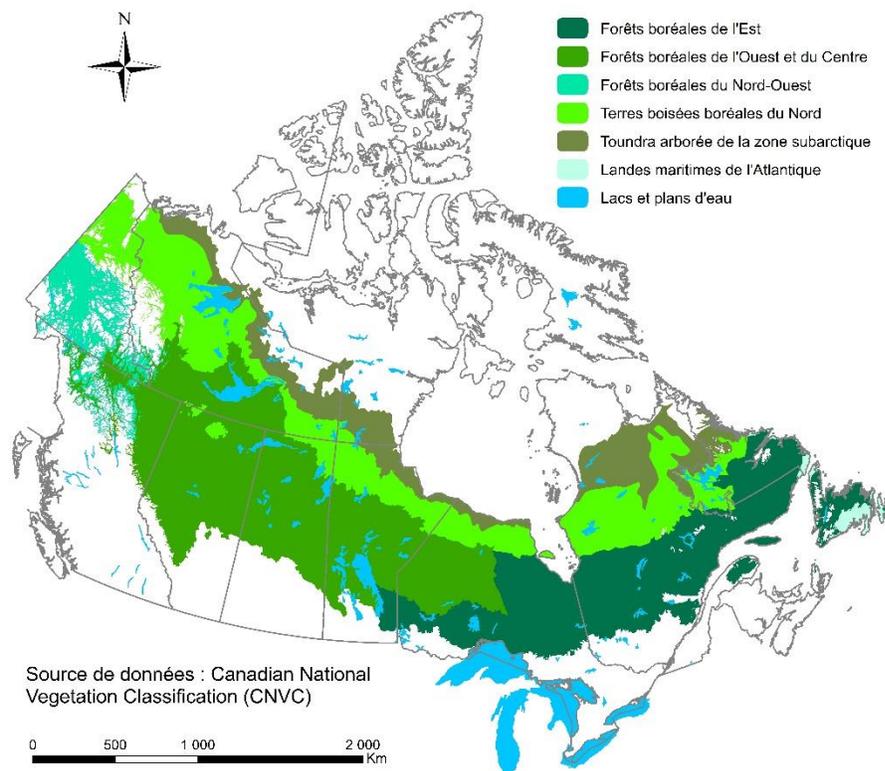


Figure 2.1 : Carte de l'étendue des forêts et terres boisées de la zone boréale

Les stratégies de régénération après perturbation de certaines essences leur permettent de rapidement recoloniser les milieux où les lits de germination sont favorables et en

abondance suffisante (Chen et Popadiouk, 2002). D'un côté, les cônes sérotineux du pin gris et semi-sérotineux de l'épinette noire s'ouvrent avec la chaleur intense du feu et libèrent des graines qui, dans les sites exposés avec un sol minéral (pin gris) ou un substrat humique (épinette noire), germent et permettent le retour de ces essences dans un peuplement incendié (Kneeshaw *et al.*, 2011). De l'autre côté, la suppression de la dominance apicale des arbres morts et la hausse de la température du sol favorisent le drageonnement du peuplier faux-tremble qui recolonise rapidement les sites brûlés (Harvey *et al.*, 2002 ; Frey *et al.*, 2003). Le drageonnement est un phénomène provoqué par la stimulation des bourgeons racinaires à la suite de la modification du rapport auxine-cytokinine (entre les tiges et les racines) favorisée par la suppression de la partie apicale (Shepperd, 2001). L'auxine et la cytokinine sont respectivement des hormones responsables de la croissance et la différenciation cellulaire chez les plantes. Quant au bouleau blanc, il a la capacité de se régénérer par des rejets de souche après que la partie apicale soit consumée par un feu (Weir et Johnson, 1998). L'épinette blanche, le sapin baumier et le thuya occidental ne se régénèrent que par graine et ont une vitesse de croissance relativement lente. Par conséquent, ces espèces sont absentes dans les stades précoces de développement post-feu.

Tableau 2.1 : Quelques caractéristiques autoécologiques des principales essences en forêt boréale mixte du Québec (Harvey *et al.*, 2002 ; Kneeshaw *et al.*, 2011)

Espèces		Tolérance à l'ombre	Stratégies de régénération		Temps de régénération après feu	Vitesse de croissance	Longévité (ans)	Lit de germination favorable
Nom scientifique	Nom commun		Après un feu	Absence de feu				
<i>Pinus banksiana</i>	Pin gris	Très intolérant	Cônes sérotineux	-	Rapide	Moyenne	100-150	Sol minéral
<i>Populus tremuloides</i>	Peuplier faux-tremble	Très intolérant	Drageonnement et graines	Graines	Rapide	Rapide	80-100	Sol minéral
<i>Betula papyrifera</i>	Bouleau blanc	Intolérant	Rejet de souche	Graines	Rapide	Moyenne	70-140	Matière organique et sol minéral
<i>Picea glauca</i>	Épinette blanche	Moyennement tolérante	Graines	Graines	Variable (graduel)	Lente	200-300	Bois mort décomposé
<i>Picea mariana</i>	Épinette noire	Tolérante	Cônes semi-sérotineux	Graines	Rapide ou graduel	Moyenne	200	Humus bien décomposé
<i>Abies balsamea</i>	Sapin baumier	Très tolérant	Graines	Graines	Variable (graduel)	Lente	60-100	Sol minéral pas trop sablonneux
<i>Thuja occidentalis</i>	Thuya occidental	Très tolérant	Graines	Graines	Long	Lente	200	Bois mort décomposé

## 2.1.2 Les perturbations en forêt boréale mixte

### 2.1.2.1 Les perturbations naturelles

Les feux et les épidémies d'insectes sont les deux principales perturbations naturelles en forêt boréale et peuvent affecter de vastes étendues (Vaillancourt *et al.*, 2008). En outre, il existe d'autres perturbations naturelles d'ampleur relativement plus faible que les feux et les épidémies d'insectes, telles que les chablis et les tempêtes de neige et verglas qui peuvent casser des branches et créer des ouvertures de tailles variables dans la canopée (Chen et Popadiouk, 2002). Suivant le type de perturbation, le processus de développement d'un peuplement forestier peut être réinitialisé (e.g. feu) ou les effets peuvent résulter en une modification de la composition et la structure du peuplement (e.g. épidémie d'insectes).

#### 2.1.2.1.a Les feux

Le régime (i.e. l'intervalle, la taille et la sévérité) des feux est variable en forêt boréale. À cet égard, Bergeron et Fenton (2012) ont rapporté qu'à l'échelle canadienne, les feux sont plus fréquents et les surfaces brûlées plus grandes dans l'ouest de la forêt boréale mixte par rapport à l'est (Tableau 2). Selon Kneeshaw *et al.* (2011), ces différences sont principalement dues aux conditions climatiques qui sont davantage sèches dans l'ouest du pays induisant des intervalles plus courts entre les feux. Par conséquent, l'abondance relative des espèces et des types de peuplements à travers le Canada est influencée par cette variabilité des feux.

Tableau 2.2 : Pourcentage des forêts ayant plus de 100, 200 et 300 ans après le feu dans des paysages supposés non perturbés selon l'âge moyen des forêts (tiré de Bergeron et Fenton, 2012)

Écorégion	> 100 ans	> 200 ans	> 300 ans
Cordillère boréale	68	46	31
Taïga de la cordillère	82	67	55
Taïga des plaines	49	24	12
Plaines boréales	30	9	3
Plaines hudsoniennes	88	78	69
Ouest de la taïga du bouclier	43	18	8
Ouest du bouclier boréal	28	8	2
Est du bouclier boréal	48	23	11
Est de la taïga du bouclier	55	30	16
<b>Total</b>	<b>49</b>	<b>27</b>	<b>16</b>

Par ailleurs, la sévérité des feux présente également une variabilité spatio-temporelle sous l'influence des facteurs météorologiques (e.g. humidité atmosphérique et vent), de la composition forestière et du milieu physique (Perron *et al.*, 2008). Un feu très sévère, caractérisé par un taux de mortalité des tiges/arbres très élevé, est apte à réinitialiser la dynamique de succession des peuplements alors qu'un feu peu sévère favorise la diversité des espèces forestières et peut amplifier les effets des autres perturbations naturelles telles que les épidémies d'insectes (Chen et Popadiouk, 2002). Une récurrence élevée des feux très sévères aura comme conséquence un paysage forestier constitué de jeunes peuplements car le processus de la dynamique de succession se verrait réinitialisé fréquemment limitant ainsi la formation de vieux peuplements. Cela suggère que le temps depuis le feu est un important facteur explicatif du stade de développement des peuplements en forêt mixte (Bergeron et Harvey 1997). Toutefois, à l'intérieur des surfaces incendiées, on retrouve fréquemment des massifs forestiers résiduels, dont les arbres constitueront une source de graines pour la recolonisation des brûlis (Kafka *et al.*, 2001) et un refuge pour la faune (Imbeau et Desrochers, 2002). À long terme et à l'échelle du paysage, il se formera ainsi une mosaïque forestière composée de peuplements ayant des âges, des compositions et des

structures différents due à la coprésence (dans ces peuplements) des massifs résiduels (vieux arbres) et des individus relativement jeunes issus de la régénération.

#### 2.1.2.1.b La TBE et la livrée des forêts

Les épidémies d'insectes jouent un rôle important dans la dynamique des peuplements forestiers. Les épidémies d'insectes créent des trouées qui assurent le rajeunissement des peuplements en permettant la régénération d'une nouvelle cohorte d'arbres en sous-couvert mais également le maintien des espèces intolérantes à l'ombre dans les vieux peuplements fermés (Kneeshaw et Bergeron, 1998). En forêt boréale mixte, la tordeuse des bourgeons d'épinette (*Choristoneura fumifenera* ; TBE) et la livrée des forêts (*Malacosoma disstria*) sont les principaux insectes défoliateurs car elles peuvent infester d'importantes superficies forestières.

La TBE est un ravageur des essences conifériennes de la forêt boréale mixte. Le sapin baumier est son principal hôte (i.e. l'espèce la plus vulnérable) car le débourrement des bourgeons de cette essence coïncide avec la fin de l'hibernation des chenilles de la TBE (Morin *et al.*, 2008). Les épinettes noire et blanche sont les hôtes secondaires de la TBE. Ainsi les impacts d'une épidémie de la TBE sont davantage importants dans les peuplements matures dominés le sapin baumier ou les épinettes par rapport aux jeunes peuplements dominés par les essences feuillues ou non hôtes de la TBE (e.g. pin gris) (Kneeshaw et Bergeron, 1998). Chen et Popadiouk (2002) précisent que la mortalité des individus affectés est induite par un affaiblissement de la capacité photosynthétique à la suite de la perte de leurs aiguilles. La mortalité intervient en moyenne après quatre années successives de défoliation par la TBE alors qu'une épidémie peut durer jusqu'à une dizaine d'années. Par ailleurs, les impacts de la TBE sur la dynamique des peuplements sont traduits par une modification de composition et structure à la suite de la mortalité et la chute des individus affectés créant ainsi des trouées. Sánchez-Pinillos *et al.* (2019) ont montré que les peuplements dominés par les épinettes noires sont très résistants aux épidémies de la TBE relativement à ceux dominés par le sapin

baumier qui change facilement de composition. Cependant, une très longue épidémie pourrait sensiblement modifier l'état (la composition) de n'importe quel peuplement. Les espèces intolérantes à l'ombre (e.g. peuplier faux-tremble et bouleau blanc) ayant une vitesse de croissance relativement rapide, profitent de ces trouées pour se régénérer et se rétablir dans ces peuplements jadis fermés grâce à la disponibilité de la luminosité (Bouchard *et al.*, 2006 ; Kneeshaw *et al.*, 2011). Actuellement et depuis une dizaine d'années déjà, une épidémie de la TBE sévit au Québec avec une sévérité spatiale variée ; la Gaspésie, la Côte-nord et le Témiscamingue sont notamment affectés par cette épidémie (MFFP, 2018). En Abitibi, la dernière épidémie (1972-1987) fût particulièrement sévère, causant la mortalité de 56% des sapins dans le paysage de la Forêt d'enseignement de recherche du lac Duparquet (Bergeron *et al.*, 1995). Par ailleurs, une étude de Morin *et al.*, 1993 portant sur l'étude de la chronologie des épidémies de la TBE passées sur une période de 200 ans dans la région d'Abitibi a montré que l'intervalle moyen entre deux épidémies successives est d'environ 30 ans.

La livrée des forêts est un insecte défoliateur des forêts nord-américaines (Sutton et Tardif, 2008). Les principales essences hôtes de cet insecte sont le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc et l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) (Étilé, 2010). La livrée des forêts se nourrit des fleurs/feuilles de ses hôtes dès leur apparition durant la saison printanière. Selon Cooke et Lorenzetti (2006), une épidémie de cet insecte peut induire un ralentissement de la croissance diamétrale des individus infestés, cependant, la mortalité due à cet insecte est faible. Si la mortalité due à la défoliation par la livrée des forêts reste faible, une épidémie de moins d'une année peut néanmoins éliminer les arbres de petits diamètres tandis qu'une épidémie de deux années ou plus peut éliminer même les arbres ayant de grandes dimensions (Moulinier *et al.*, 2011). En forêt boréale, la périodicité moyenne des épidémies de la livrée des forêts est une dizaine d'années d'après Cooke et Lorenzetti (2006).

#### 2.1.2.1.c Les autres perturbations naturelles

Le vent, les tempêtes de verglas et de neige constituent d'autres de perturbations naturelles mais avec une sévérité moins importante par rapport au feu ou aux épidémies d'insectes. Ces perturbations dites secondaires agissent surtout sur les individus déjà affaiblis par une maladie ou une épidémie d'insectes, provoquant ainsi leur chute ou le bris de branches des arbres (Kneeshaw *et al.*, 2011). Bien que les trouées créées par ces perturbations soient de taille relativement réduite, elles ont néanmoins une importance dans la dynamique forestière notamment dans les vieux peuplements fermés. En effet, si le temps de retour des feux est long, les trouées de grande taille ( $> 800 \text{ m}^2$ ) permettent la croissance des essences intolérantes à l'ombre (Hill *et al.*, 2005 ; Kneeshaw *et al.*, 2011b). Néanmoins, de Römer *et al.* (2007) considèrent que les impacts de ces perturbations secondaires ne sont pas suffisants afin que les paramètres tels que la composition ou le recrutement dépendent essentiellement de leur régime.

#### 2.1.2.2 Les perturbations anthropiques

L'exploitation forestière est la perturbation majeure liée aux activités humaines en forêt boréale, et dépasse même le feu en termes de superficie affectée annuellement (MFFP, 2017). Par ailleurs, d'autres perturbations liées aux activités humaines, e.g. exploitation minière et urbanisation, ont aussi des conséquences considérables en forêt boréale. L'exploitation forestière est pratiquée soit en coupe totale ou coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) soit en coupe partielle. La coupe totale et la CPRS suppriment la quasi-totalité des individus ( $d_{hp} > 9,1 \text{ cm}$ ) alors que la coupe partielle conserve des arbres résiduels groupés ou en bandes en fonction des objectifs de gestion forestière mais aussi de la composition et la structure du peuplement (Bose *et al.*, 2013). La CPRS peut être aussi pratiquée avec une rétention d'arbres en bouquet (Leblanc et Pouliot, 2011). Après une coupe forestière, les arbres résiduels servent ainsi à maintenir et/ou à reproduire les attributs d'avant perturbation du peuplement naturel (exemple : la composition, la structure, etc.), à fournir des semences pour la régénération, à réduire

les impacts visuels des coupes et d'habitat faunique (Bergeron et Harvey, 1997). Ainsi, afin de favoriser le maintien des attributs des peuplements avec une structure irrégulière (e.g. la composition et la structure), Bergeron *et al.* (2006) préconisent l'utilisation des techniques telles que les coupes partielles. Ces dernières peuvent aussi être utilisées afin d'accélérer la transition des peuplements d'un stade de développement à un autre (exemple : feuillu vers mixte ou mixte vers résineux) (Bourgeois *et al.*, 2004). Par ailleurs, contrairement aux feux naturels et semblablement aux épidémies d'insectes, les coupes sont sélectives et elles s'opèrent avec une sévérité prédéterminée. Par exemple, les coupes forestières ciblent uniquement les arbres ayant un dhp supérieur à 9,1 cm (diamètre commercial) (Claveau *et al.*, 2007). La dispersion et l'abondance des arbres résiduels sont ainsi dépendantes du type de perturbation, i.e., anthropique (e.g. une coupe) ou naturelle (e.g. un feu) (Hansen *et al.*, 1991 ; Mladenoff *et al.*, 1993). Par conséquent, la coupe totale est utilisée pour reproduire les impacts sur la composition du feu alors que la coupe partielle est utilisée pour reproduire ceux des épidémies d'insectes.

## 2.2 Dynamique de la succession naturelle en forêt boréale mixte

La dynamique de la succession naturelle se traduit par des changements dans le temps de la composition et de la structure des peuplements (McCook, 1994). Par ailleurs, en fonction de la perturbation (type, sévérité et saison), de la composition du peuplement perturbé (abondance de chaque espèce), des conditions du site d'avant perturbation, des interactions biotiques, du climat, des caractéristiques des peuplements voisins de celui perturbé, les voies successioneelles sont multiples pour un peuplement en forêt boréale mixte (Chen et Popadiouk, 2002 ; Bergeron *et al.*, 2014). Sur la base de la littérature, Frelich et Reich (1995) ont ainsi identifié cinq modèles de succession pour les types de forêt : (i) le modèle cyclique où une communauté ou espèce A passe aux états B, puis C, etc., avant de retourner à l'état A ; (ii) le modèle convergent où une végétation dans deux états (A et B) ou plus converge pour atteindre un état C ; (iii) le

modèle divergent où une communauté (état A) se divise en deux ou plusieurs autres états (B, C, etc.) ; (iv) le modèle parallèle où les communautés des états A et B subissent chacune des perturbations, et chacune retourne à leur état initial ; et (v) le modèle individualiste (aux voies multiples) se produit lorsque des variables stochastiques (i.e. la sécheresse, les perturbations et la période des semences des principales espèces) interagissent afin de produire plusieurs voies de succession au même endroit à différents moments.

En forêt boréale mixte, Bergeron (2000) a conceptualisé la dynamique des peuplements en définissant trois stades de développement: « feuillu », « mixte » et « conifère » (Figure 2.2). En effet, plusieurs facteurs intrinsèques et extrinsèques aux peuplements forestiers conditionnent la dynamique de ces derniers. Le premier stade post-feu ou coupe totale (« feuillu ») est caractérisé par la disponibilité de l'espace, des ressources édaphiques et de beaucoup de lumière pour la croissance des arbres (Chen et Popadiouk, 2002). À ce stade, les essences forestières ayant développé des stratégies de régénération post-feu et/ou intolérantes à l'ombre telles que les espèces pionnières (i.e. le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc, le pin gris et l'épinette noire) sont les premières à se rétablir (Bergeron, 2000 ; Chen et Popadiouk, 2002). Après un feu, la recolonisation du milieu par les espèces pionnières peut durer une à plusieurs années (Lavertu *et al.*, 1994). Au fil des années, il existe une stratification verticale des peuplements dominés par les espèces intolérantes à l'ombre et un sous-étage occupé par celles tolérantes à l'ombre à croissance relativement lente (Kneeshaw *et al.*, 2011). La fin de ce premier stade est caractérisée par une canopée fermée et une intense compétition inter et intraspécifique pour les différentes ressources (e.g. lumineuse, édaphique) entraînant ainsi une auto-éclaircie (Chen et Popadiouk, 2002). Le stade second (« mixte ») est caractérisé par la co-dominance des espèces intolérantes et tolérantes à l'ombre. Ce stade intervient avec la mortalité des espèces dites intolérantes à l'ombre, soit par sénescence, soit à la suite d'une épidémie d'insectes (e.g. livrée des forêts) ou d'une maladie dans une échelle spatiale réduite (Bergeron, 2000). La fin du

stade mixte est marquée par la mort de la quasi-totalité des individus du premier stade de succession ; ainsi, le sapin baumier, les épinettes et le thuya occidental vont occuper la canopée en proportions variées. Le dernier stade est caractérisé par des peuplements multi-cohortes et mais aussi par une stratification avec différentes tailles et d'une grande variété d'espèces (Chen et Popadiouk, 2002). La sénescence des arbres, les épidémies d'insectes et autres perturbations mineures jouent un rôle important avec la création de trouées pour permettre la croissance des essences intolérantes à l'ombre dans ces vieux peuplements (Bergeron, 2000). Toutefois, les peuplements n'atteindront ces différents stades que s'il ne se produit pas un feu pouvant réinitialiser la dynamique durant la durée de vie des essences pionnières (Bergeron *et al.*, 1998). En résumé, si le temps de retour des feux est suffisamment long, alors les peuplements post-feu ou coupe totale seront d'abord dominés par les espèces à feuilles caduques qui céderont, ensuite, la place à des peuplements mixtes, et enfin viendront des peuplements dominés par les conifères (Stewart *et al.*, 2001).

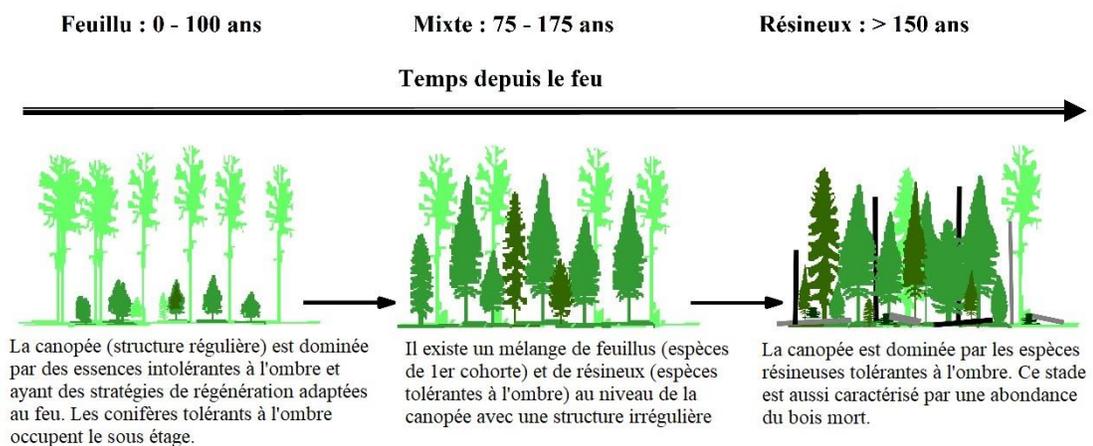


Figure 2.2 : Schématisation des trois stades de la dynamique de la succession naturelle des peuplements en forêt boréale mixte de l'est du Canada (tiré et modifié de Gauthier *et al.*, 2008)

## 2.3 Les modèles forestiers

### 2.3.1 Définition et classification des modèles forestiers

Par définition, un modèle forestier dynamique est constitué d'un ensemble de relations mathématiques, statistiques et/ou logiques, qui représentent l'évolution d'un ensemble de variables descriptives (e.g. croissance, composition, structure) des arbres étudiés et des peuplements (Houllier *et al.*, 1991). Plusieurs classifications des modèles existent selon le champ d'application. En foresterie, Larocque (2016) a distingué (i) les modèles empiriques, (ii) les modèles de succession, (iii) les modèles mécanistes et (iv) les modèles mixtes. Les modèles empiriques ont été développés au début des années 1960 pour simuler la croissance des peuplements grâce aux données d'inventaires forestiers. Au début des années 1970, les modèles de succession ont émergé ensuite pour prédire les changements dans la composition des peuplements. Enfin, dans les années 1980, le besoin de simuler les effets de perturbations environnementales (e.g. pluies acides) sur le fonctionnement des écosystèmes a motivé le développement des modèles mécanistes (ou basés sur les processus) (Larocque *et al.*, 2016).

Les modèles empiriques produisent des résultats relativement précis (e.g. les tables de production) par rapport autres types de modèles mais ces résultats ne sont cependant fiables que dans les conditions ayant permis le développement de ces types de modèle. Ainsi, ces types de modèles ne sont pas très flexibles pour prédire la dynamique des peuplements inéquiennes (purs ou mixtes) ou encore les impacts des perturbations (Schneider *et al.*, 2016). En effet, ces modèles empiriques hypothétisent que les croissances passée et future des arbres doivent être similaires, alors qu'avec les changements climatiques, par exemple, cette hypothèse n'est pas nécessairement vraie. Les modèles de succession (*gap models*) se basent sur des relations représentant les principaux mécanismes sous-jacents la régénération, la croissance et la mortalité des arbres individuels. Il existe deux types de modèles de succession : (1) *les modèles forestiers individuels (individual-based model)*, tel que Sortie-ND (*Neighborhood*

*Dynamics*), qui représentent les processus clés de la croissance individuelle des arbres et prédisent la mortalité et la régénération des arbres, ce qui leurs permet ainsi de prédire la succession forestière, et (2) *les modèles de paysage forestier*, tels que LANDIS et LANDIS II, qui simulent les changements dans la forêt à travers le temps sur une grande échelle spatiale (échelle du paysage) (Larocque *et al.*, 2016). Les modèles mécanistes, appelés aussi modèles écosystémiques ou basés sur les processus, simulent la compétition pour les ressources au niveau écophysio-logique et représentent aussi les impacts qualitatifs des perturbations (e.g. les changements climatiques) sur la dynamique forestière (Johnsen *et al.*, 2001 ; Rastetter *et al.*, 2003). Enfin, les modèles hybrides consistent en une combinaison de différents types de modèles afin d'en avoir un de plus fiable avec lequel les défauts des différentes approches sont réduits (Peng *et al.*, 2002).

Les modèles forestiers sont également classés selon leur échelle spatiale, ainsi il existe : (i) les modèles d'arbres qui considèrent l'arbre individuel comme étant l'unité de base, (ii) les modèles de trouées (ou gap) qui simulent la dynamique sur la base des attributs particuliers de chaque arbre dans une petite unité spatiale (e.g. quadrat), (iii) et les modèles de forêt qui considèrent le paysage forestier comme étant le point focal (Shugart et West, 1980). Selon Levins (1966), le choix d'une approche de modélisation dépend de la précision, du généralisme (ou particularisme) et du réalisme souhaités. En outre, cet auteur ajoute qu'il n'est pas possible d'en maximiser plus de deux parmi ces objectifs. Un modèle précis donne des résultats de prédiction proches de la réalité, un modèle généraliste peut être utilisé dans différents contextes (e.g. géographiques) et un modèle réaliste doit toujours produire les mêmes effets pour les mêmes causes (Sharpe, 1990).

### 2.3.2 Avantages et limites des modèles

Les modèles forestiers permettent, entre autres, la prédiction de la dynamique de la succession des peuplements mais aussi une comparaison rapide des effets de divers

traitements sylvicoles sur la dynamique forestière ou la régénération qui, autrement, nécessiterait des expérimentations de longues durées (Goreaud *et al.*, 2005). Le gain considérable en temps et la possibilité de tester des scénarios notamment sylvicoles et climatiques sont ainsi les principaux avantages des modèles forestiers. Cependant, tous les modèles présentent des limites traduites par des incertitudes et des erreurs de différentes sources. Ainsi, la modélisation doit être considérée comme un complément à l'expertise et à la connaissance car le fonctionnement d'un peuplement forestier est plus complet et plus complexe qu'une simulation (Goreaud *et al.*, 2005). On note quatre catégories d'erreur dans les modèles empiriques, soient l'erreur de spécification du modèle (e.g. au moins une des hypothèses ou suppositions du modèle est incorrecte), les erreurs d'estimation aléatoire des coefficients du modèle (liées à la précision dans l'estimation des coefficients des paramètres), la variation résiduelle (variabilité non expliquée par les paramètres du modèle), et les erreurs dans les variables indépendantes du modèle (liées aux imprécisions dans la mesure des paramètres) (Kangas, 1999). Les difficultés pouvant engendrer des erreurs avec les modèles de succession et mécanistes se trouvent dans la nécessité d'un paramétrage détaillé de la physiologie des espèces mais aussi d'une compréhension de nombreux facteurs de perturbation complexes (e.g. effets des feux ou d'une épidémie d'insectes sur les peuplements forestiers). En outre, la précision et le réalisme d'un modèle peuvent être affectés par des erreurs car tous les processus dynamiques qui conditionnent le développement des peuplements ne peuvent pas être pris en compte dans un modèle (Larocque *et al.*, 2016).

### 2.3.3 Principe de fonctionnement de Sortie-ND

Le simulateur Sortie-ND est un modèle spatialement explicite, i.e. la position de chaque individu est connue permettant ainsi d'étudier les processus de voisinage. Sortie-ND a été développé dans les années 1990 par l'équipe de Charles Canham (*Cary Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York*) afin de modéliser la régénération naturelle après une perturbation (dynamique de trouée) dans les chênaies et les forêts de feuillues

de transition du nord-est des États-Unis (Pacala *et al.*, 1996). Depuis, le modèle a connu beaucoup d'améliorations et il a été utilisé dans d'autres contextes forestiers, notamment dans le nord-ouest du Québec méridional pour étudier le développement des peuplements après coupes (Beaudet *et al.*, 2011 ; Bose *et al.*, 2015).

Au début d'une simulation avec Sortie-ND, chaque arbre se trouve dans l'un des états suivants : graine, semis, jeune, adulte, souche, arbre mort debout ou débris ligneux. Par ailleurs, les individus se trouvent dans un espace ayant une position géographique bien définie et des caractéristiques physiques (e.g. précipitations, températures) déterminées et dans lequel la simulation a lieu. Sortie-ND simule ainsi les différents processus (e.g. recrutement, croissance, mortalité, disponibilité de la lumière, etc.) pour chaque arbre individuel se trouvant dans cet espace géographique en utilisant une combinaison de processus empiriques et mécanistes (Ameztegui *et al.*, 2015). Ainsi, la dynamique au niveau du peuplement résulte du cycle de vie de chaque arbre individuel mais aussi des interactions inter-individus et individus-environnement (Canham *et al.*, 2004).

## CHAPITRE III

### OBJECTIFS, MATÉRIELS ET MÉTHODES

#### 3.1 Objectifs, questions de recherche et hypothèses

##### 3.1.1 Objectifs général et spécifiques

Cette étude vise à évaluer la capacité de Sortie-ND à reproduire 1) la dynamique de la succession naturelle des peuplements en forêt boréale mixte de l'ouest du Québec ainsi que 2) les impacts de l'épidémie de la TBE ayant sévi en Abitibi entre 1972-1987 sur la composition et la dynamique naturelle des peuplements. Il s'agit plus spécifiquement de :

- i) Comparer la composition et la structure simulées à court terme (18 ans) avec celles observées sur les mêmes sites à 18 ans d'écart pour sept différents peuplements afin de tester les capacités du modèle Sortie-ND à reproduire la dynamique naturelle des peuplements en forêt boréale mixte de l'ouest de Québec.
- ii) Simuler la dynamique naturelle à long terme (100 ans) des peuplements pour évaluer les impacts de la plus récente épidémie de TBE (1972-1987) sur leur composition et leur dynamique en fonction leur stade de développement durant l'épidémie.

##### 3.1.2 Questions de recherche et Hypothèses

- Question de recherche 1 : Dans quelle mesure le modèle Sortie-ND est-il capable de reproduire la dynamique de la succession naturelle en forêt boréale mixte ?

Hypothèse spécifique 1 : Étant un modèle spatialement explicite, Sortie-ND est capable de reproduire les changements de composition et structure des peuplements naturels en forêt boréale mixte (Jenkins *et al.*, 2000).

- Question de recherche 2 : Quels peuvent être les impacts d'une épidémie de la TBE sur la composition et la dynamique naturelle des essences dépendamment du stade de développement du peuplement durant l'épidémie ?

Hypothèse spécifique 2 : Les peuplements forestiers dominés par les essences hôtes de la TBE (i.e. le sapin baumier et les épinettes) sont plus susceptibles à un changement de composition et, par conséquent, de dynamique après une épidémie de la TBE.

## 3.2 Matériels et méthodes

### 3.2.1 Présentation du site et description des données d'étude

Cette étude a été menée dans la zone de conservation de la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD), laquelle est constituée de plusieurs peuplements originaires de feux survenus entre 1717 et 1944 (Harvey, 1999). La FERLD se trouve dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Blouin *et al.*, 2002), plus précisément dans la région physiographique de la Ceinture d'argile, caractérisée par des dépôts lacustres argileux (Harvey, 1999). Outre la récente épidémie de la TBE de 1972-1987 (Bergeron *et al.*, 1995), une épidémie de la livrée des forêts a également sévi dans la région entre 1998-2003 (Cooke et Lorenzetti, 2006). Dans la FERLD, le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc ou encore le pin gris dominent les jeunes peuplements alors que ceux matures sont dominés par des espèces tolérantes à l'ombre, telles que le sapin baumier, les épinettes noire et blanche et le thuya occidental (Harvey *et al.*, 2002 ; Bergeron *et al.*, 2014).

Nous avons utilisé les données d'inventaires récoltés en 1991 afin de reconstituer la succession forestière dans des peuplements naturels issus de feux établis dans peuplements d'âges différents (Bergeron 2000). Plus spécifiquement, la base de données comportait 431 quadrats ( $16 \times 16$  m ou  $256 \text{ m}^2$ ) répartis dans sept peuplements originaires de feux survenus aux années 1760, 1797, 1823, 1847, 1870, 1916 et 1944 ont été inventoriés en 1991 (Figure 3.1). Afin de minimiser les effets dus au site, les quadrats reposaient tous sur un dépôt argileux avec un régime d'humidité modéré dans lesquels des Luvisols gris se sont développés. Dans chaque quadrat, tous les arbres vivants ou morts debout ayant un diamètre de hauteur de poitrine (dhp) supérieur à 5 cm (adultes) ont été identifiés, mesurés puis placés dans des classes de diamètre de 5 cm. Les gaules (dhp < 5 cm et hauteur > 1 m) ont été dénombrées dans un sous-quadrat de  $64 \text{ m}^2$  ( $8 \times 8$  m) et les semis (dhp < 1 cm et hauteur  $\leq 1$  m) dans douze sous-quadrats ( $1 \times 1$  m ou  $1 \text{ m}^2$ ) (Figure 3.2). Le Tableau 3 montre le nombre de transects et de

quadrats par année de feu et la surface terrière moyenne occupée par chaque espèce forestière en 1991. En 2009, soit 18 ans après, l'échantillonnage a été repris suivant les mêmes méthodes qu'en 1991 (Leduc, 2013).

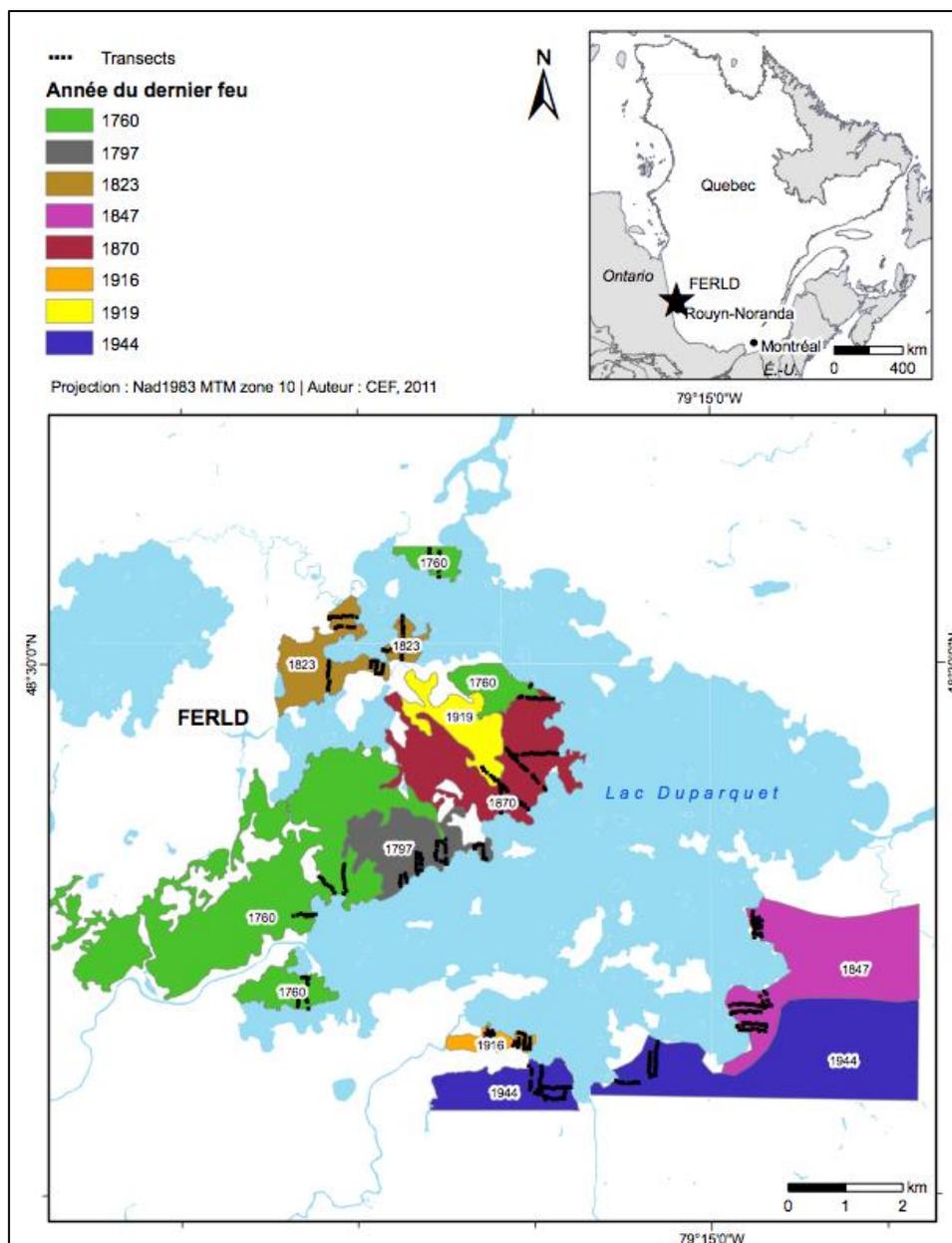


Figure 3.1 : Aperçu partiel de la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet et de la localisation des transects d'échantillonnage dans la mosaïque forestière

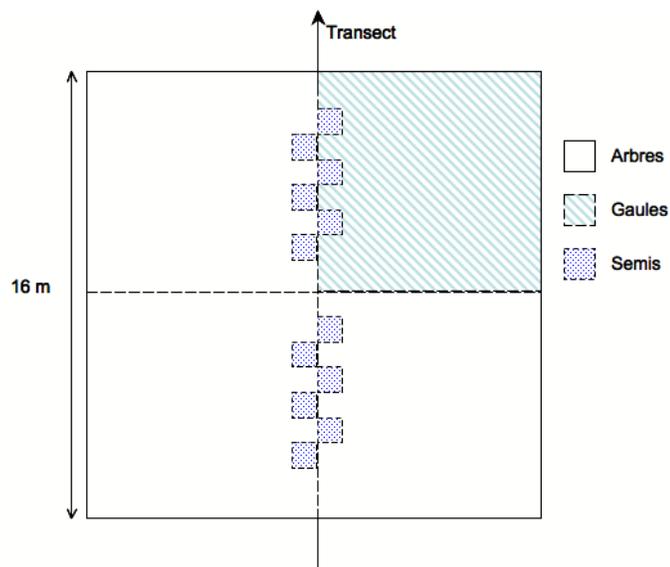


Figure 3.2 : Disposition systématique des quadrats d'échantillonnage des semis, gaules et arbres adultes sur les transects

Tableau 3.1 : Récapitulatif des caractéristiques des sept peuplements et des différentes espèces étudiées en 1991

Année de feu	Âge	Nombre de transects	Nombre de quadrats	Surface terrière moyenne (ha/m <sup>2</sup> ) des arbres vivants (gaules et adultes) en 1991				
				Sapin baumier	Bouleau blanc	Épinette blanche	Peuplier faux-tremble	Thuya de l'est
1760	231	6	54	2,60	6,69	2,04	2,44	10,89
1797	194	4	50	2,77	7,92	2,08	0,50	3,84
1823	168	5	66	4,32	3,88	2,46	8,03	0,53
1847	144	4	74	6,84	4,62	5,40	11,88	0,77
1870	121	6	64	3,46	5,86	4,46	12,78	0,02
1916	75	3	52	4,54	7,63	1,99	16,74	0,97
1944	47	4	71	3,81	9,34	0,81	11,57	0,22

### 3.2.2 Simulations à court-terme (18 ans) : paramétrage de Sortie-ND

Le modèle Sortie-ND fonctionne sur la base d'un fichier de paramètres représentant les caractéristiques du peuplement à simuler (i.e. les espèces et leur densité respective par

classe de diamètre) et de l'espace dans lequel la simulation a lieu (e.g. précipitations, températures, position géographique, etc.). En effet, ce fichier de paramètres regroupe les données d'entrée (inputs) lesquels peuvent être distingués en données allométriques (i.e. la densité initiale de chaque espèce par classe de diamètre), ressources lumineuses (disponibilité de la lumière pour chaque individu pendant la saison de croissance) et processus (e.g. croissance, mortalité, recrutement, compétition, etc.). Les ressources lumineuses et les différents processus sont représentés par des sous-modèles et doivent être paramétrés afin qu'ils adhèrent à l'actuelle compréhension du fonctionnement des écosystèmes forestiers sur la base d'études empiriques (Bose *et al.*, 2015).

Le fichier de paramètres utilisé dans cette étude provient de Bose *et al.* (2015) lesquels avaient utilisé Sortie-ND pour étudier la dynamique des peuplements après coupe partielle dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest. Dans cette étude, Bose *et al.* (2015) avaient utilisé les dispositifs SAFE 1 et SAFE 3 (Sylviculture et Aménagement Forestier Écosystémique), constitués respectivement de peuplements de première et deuxième stades de succession, comme paysage forestier modèle. Ces dispositifs sont installés à la FERLD et ils permettent de tester des pratiques sylvicoles fidèles à la dynamique naturelle de la forêt boréale mixte qui permettent d'atteindre les objectifs de maintien de la biodiversité, des différents cycles et processus biologiques et de la productivité des forêts. Dans ces dispositifs, plusieurs traitements sylvicoles (i.e. coupes partielles et totale) ont été appliqués afin de quantifier les effets de ces derniers sur la santé, l'accroissement en volume et la mortalité des arbres résiduels ainsi que sur la dynamique de la végétation compétitive et de la régénération naturelle. Ces traitements visaient aussi à déterminer dans quelle mesure les pratiques sylvicoles maintiennent une diversité structurale à l'échelle du peuplement et du paysage suffisante à la conservation des espèces typiques des différents stades successionnels de la forêt boréale mixte.

Les modèles de croissance, mortalité, recrutement, compétition, etc. et les paramètres de ressources lumineuses utilisés dans cette étude sont ainsi les mêmes que ceux utilisés par Bose *et al.* (2015). Un fichier de paramètres a été calibré pour chacun des 431 quadrats dans le but d'effectuer les simulations à court terme. Afin d'ajuster les valeurs des paramètres pour chaque espèce, les simulations ont été répétées à plusieurs reprises. Les valeurs de certains paramètres ont été ajustées (*Annexes A*) sur la base de données plus pertinentes tirées de rapports et publications relatifs à la zone d'étude (i.e. FERLD). Pour chaque espèce, nous avons comparé la surface terrière moyenne (par quadrat et par peuplement) simulée à court terme (18 ans) à la surface terrière observée en 2009 en utilisant le test de Student. Plus spécifiquement, nous avons calculé la différence entre la surface terrière observée et celle simulée pour chaque essence et dans chaque quadrat, puis nous avons comparé la moyenne de cette différence à zéro dans chacun des peuplements. Si la moyenne n'est pas statistiquement différente de zéro, alors Sortie-ND sait reproduire les changements dans la composition des peuplements. Nous avons aussi comparé la distribution (par classe de dhp de 5 cm) de la surface terrière simulée à court terme à celle observée de 2009 pour chaque espèce et par peuplement. Nous avons utilisé le test de Kolmogorov-Smirnov afin de tester s'il existe une différence significative entre les distributions simulée et observée. Si le test ne montre pas une différence significative, alors Sortie-ND peut reproduire les changements dans la structure des peuplements.

### 3.2.3 Simulations à long-terme (100 ans) : impacts l'épidémie de la TBE

Les impacts d'une épidémie de la TBE sur la composition des peuplements dépendamment de leur stade de développement (durant l'épidémie) ont été évalués par une comparaison de la surface terrière relative pré- et post-TBE de chaque espèce dans des peuplements feuillu (1<sup>er</sup> stade de succession : i.e. feu de 1944), mixte (2<sup>ème</sup> stade de succession : i.e. feu de 1847) et résineux (3<sup>ème</sup> stade de succession : i.e. feu de 1760). La surface terrière pré-TBE a été estimée en tenant compte des tiges de sapins baumiers

et épinettes blanches (*espèces hôtes de la TBE*) morts debout inventoriés en 1991. La surface terrière post-TBE, quant à elle, est calculée en tenant compte uniquement des arbres vivants en 1991.

La dynamique naturelle de ces trois peuplements a été aussi simulée sur le long terme afin de prédire les potentiels impacts de la TBE sur la dynamique post-épidémique de chaque espèce. En effet, pour chaque type de peuplement (feuillu, mixte et résineux), la dynamique naturelle pré- et post-TBE a été simulée sur une période de 100 ans. Les simulations à long terme ont été effectuées utilisant le même fichier de paramètres que celui utilisé pour la simulation à court terme (18 ans). De même, le calcul de la densité initiale des peuplements pré-TBE a tenu compte, en plus des arbres vivants, des arbres morts debout (sapins et épinettes), alors que la densité initiale des peuplements post-TBE est calculée en tenant compte que des arbres vivants. En outre, à défaut de pouvoir quantifier la probabilité de leur occurrence et leurs potentiels impacts, les simulations à long terme ont ainsi fait fi des potentielles perturbations naturelles ou anthropiques qui auraient pu perturber les peuplements au cours des 100 ans de simulation, ce qui est naturellement invraisemblable pour une si longue période (100 ans) en forêt boréale. Les résultats des simulations ont permis d'illustrer, grâce à des graphiques, l'évolution de la surface terrière pré- et post-TBE des essences afin de décrire les impacts potentiels de la TBE sur la dynamique naturelle de ces dernières et des peuplements.

Dans cette étude, tous les graphiques et les analyses statistiques (tests de comparaison : Student et Kolmogorov-Smirnov) ont été effectués avec le logiciel statistique R.

## CHAPITRE IV

### RÉSULTATS ET DISCUSSION

#### 4.1 Résultats

##### 4.1.1 Simulations à court terme (18 ans)

Les simulations avec le fichier de paramètres original (i.e. sans modifications) de Bose *et al.* (2015) ont donné des résultats satisfaisants pour toutes les espèces, excepté le bouleau blanc dont la surface terrière a été surestimée par Sortie-ND. En effet, certaines valeurs des paramètres suggérées par Bose *et al.* (2015) ne correspondent pas (i.e. soit surestimées ou sous-estimées) aux valeurs observées en Abitibi. Ainsi, afin de rendre les résultats des simulations pour le bouleau plus conformes aux données empiriques rapportées par certains auteurs (*voir annexe*), l'âge du début de la sénescence a été réduite, le taux de mortalité liée à la compétition a été augmenté et la vitesse de croissance des adultes a été réduite pour cette espèce. Par ailleurs, le taux de croissance des peupliers faux-trembles juvéniles a été augmenté afin de hausser la concurrence ainsi que la mortalité par la compétition du bouleau blanc.

La Figure 4.1 montre la comparaison de la surface terrière moyenne observée en 2009 à celle simulée à court terme. Les tests de comparaison effectués (test de Student), avec un intervalle de confiance de 95%, ont montré des différences significatives entre la surface terrière moyenne observée et celle simulée seulement pour le sapin baumier, le bouleau blanc et le peuplier faux-tremble dans les peuplements de 1916, 1847, 1870, respectivement (Tableau 4). Il n'y a pas eu de différence significative pour ces trois espèces suscitées dans les autres peuplements et pour les autres espèces (épinette blanche et thuya occidental) dans tous les peuplements. De la même façon, la Figure

4.2 montre la comparaison de la distribution par classe de diamètre de la surface terrière simulée à court terme à celle observée de 2009 correspondante. Le test de comparaison de Kolmogorov-Smirnov a montré qu'il n'existait pas de différence significative entre les distributions observée et simulée sauf pour le bouleau blanc dans le peuplement de 1847 (Tableau 4). Autrement dit, le simulateur Sortie-ND a pu reproduire avec justesse la distribution de la surface terrière par classe de diamètre observée pour toutes les autres espèces et dans tous les peuplements.

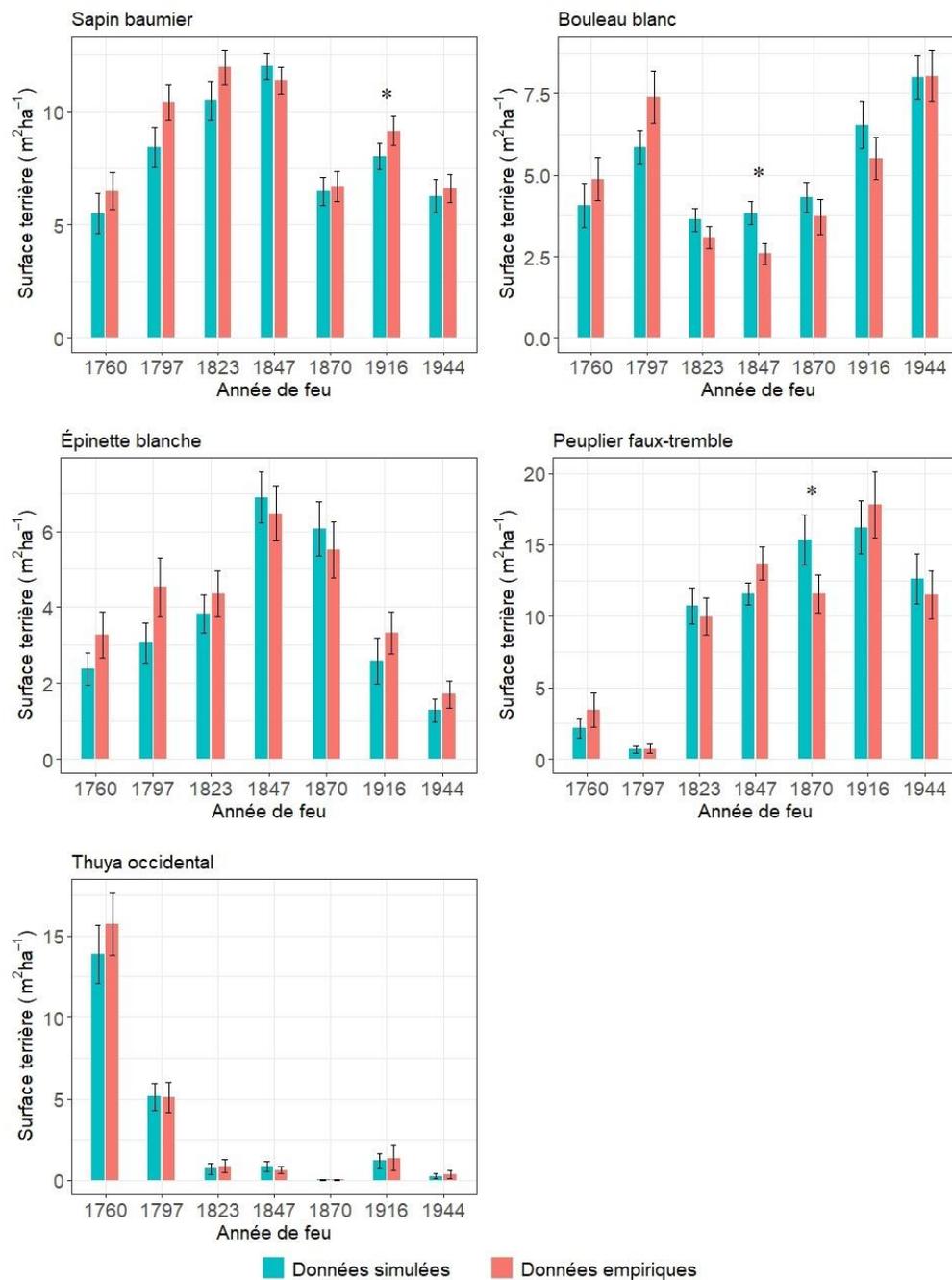


Figure 4.1 : Comparaison de la surface terrière moyenne simulée à court terme à celle observée en 2009 pour chaque espèce dans les différents peuplements

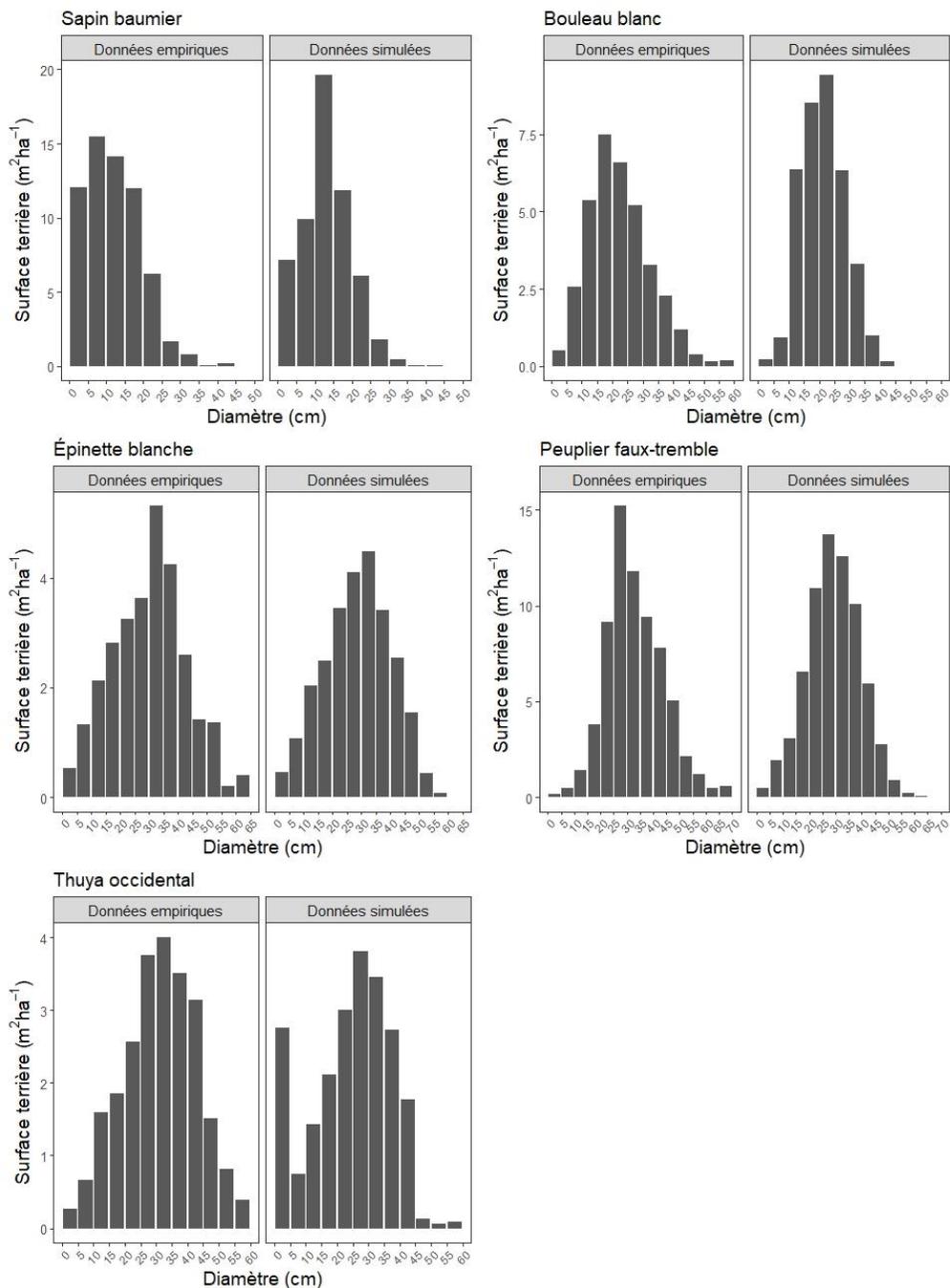


Figure 4.2 : Comparaison de la distribution par classe diamétrale de la surface terrière simulée à court terme avec la distribution observée de 2009 pour chaque espèce dans les différents peuplements

Tableau 4.1 : Valeurs des *p-values* des tests de *Student* (comparaison de la surface terrière simulée et observée) et *Kolmogorov-Smirnov* (comparaison des distributions simulée et observée)

Année de feu	Sapin baumier		Bouleau blanc		Épinette blanche		Peuplier faux-tremble		Thuya occidental	
	<i>t.test</i>	<i>ks.test</i>	<i>t.test</i>	<i>ks.test</i>	<i>t.test</i>	<i>ks.test</i>	<i>t.test</i>	<i>ks.test</i>	<i>t.test</i>	<i>ks.test</i>
<b>1760</b>	0,309	0,087	0,260	0,441	0,189	0,593	0,355	0,593	0,358	0,441
<b>1797</b>	0,079	0,269	0,092	0,269	0,135	0,544	0,858	0,997	0,975	0,864
<b>1823</b>	0,078	0,318	0,164	0,434	0,505	0,991	0,537	0,434	0,755	0,999
<b>1847</b>	0,394	0,647	0,004*	0,025*	0,616	0,780	0,066	0,508	0,452	0,999
<b>1870</b>	0,649	0,943	0,220	0,210	0,497	0,415	0,035*	0,415	0,321	1,000
<b>1916</b>	0,019*	0,077	0,292	0,417	0,290	0,291	0,458	0,879	0,860	0,999
<b>1944</b>	0,714	0,481	0,946	0,758	0,377	0,126	0,563	0,961	0,801	1,000

\*Différence significative, *t.test* : test de Student, *ks.test* : test de Kolmogorov-Smirnov

#### 4.1.2 Simulations à long terme (100 ans)

##### 4.1.2.1 Impacts de la TBE sur la composition observée

L'ampleur de la modification de la composition par la TBE était variable en fonction du stade de développement du peuplement durant l'épidémie. En effet, les impacts de la TBE sont davantage importants dans les peuplements mixte et résineux où ils sont traduits par un changement significatif de la surface terrière relative des arbres vivants pour les différentes espèces forestières (Figure 4.3). L'importante mortalité des sapins baumiers (espèce dominante pré-TBE) dans le peuplement résineux (i.e. 1760) a entraîné une diminution considérable de sa surface terrière relative passant de plus de 45% à presque 10% et une augmentation de celles des autres espèces y compris l'épinette blanche (de 7,5% à 12,5%) dont la surface terrière absolue post-TBE a toutefois diminué. Dans ce peuplement, le thuya occidental et le bouleau blanc sont devenues les principales espèces post-TBE au détriment du sapin baumier. Les mêmes constatations sont faites dans le peuplement mixte (i.e.1847), cependant, la mortalité des sapins et des épinettes y a été plus bénéfique au peuplier faux-tremble et au bouleau blanc (car ayant les plus fortes augmentations de la surface terrière relative) par rapport

au thuya occidental qui, avec une faible abondance, n'a pas pu permettre la fermeture rapide du couvert après l'épidémie. Dans le peuplement feuillu (i.e. 1944), les impacts de la TBE ont été moins sévères relativement aux peuplements mixte et résineux, la surface terrière relative post-épidémique des différentes espèces n'ayant pas changé significativement. Ce peuplement reste dominé par le bouleau blanc et le peuplier faux-tremble, alors que le sapin baumier, l'épinette blanche et le thuya occidental poussent sous la canopée.

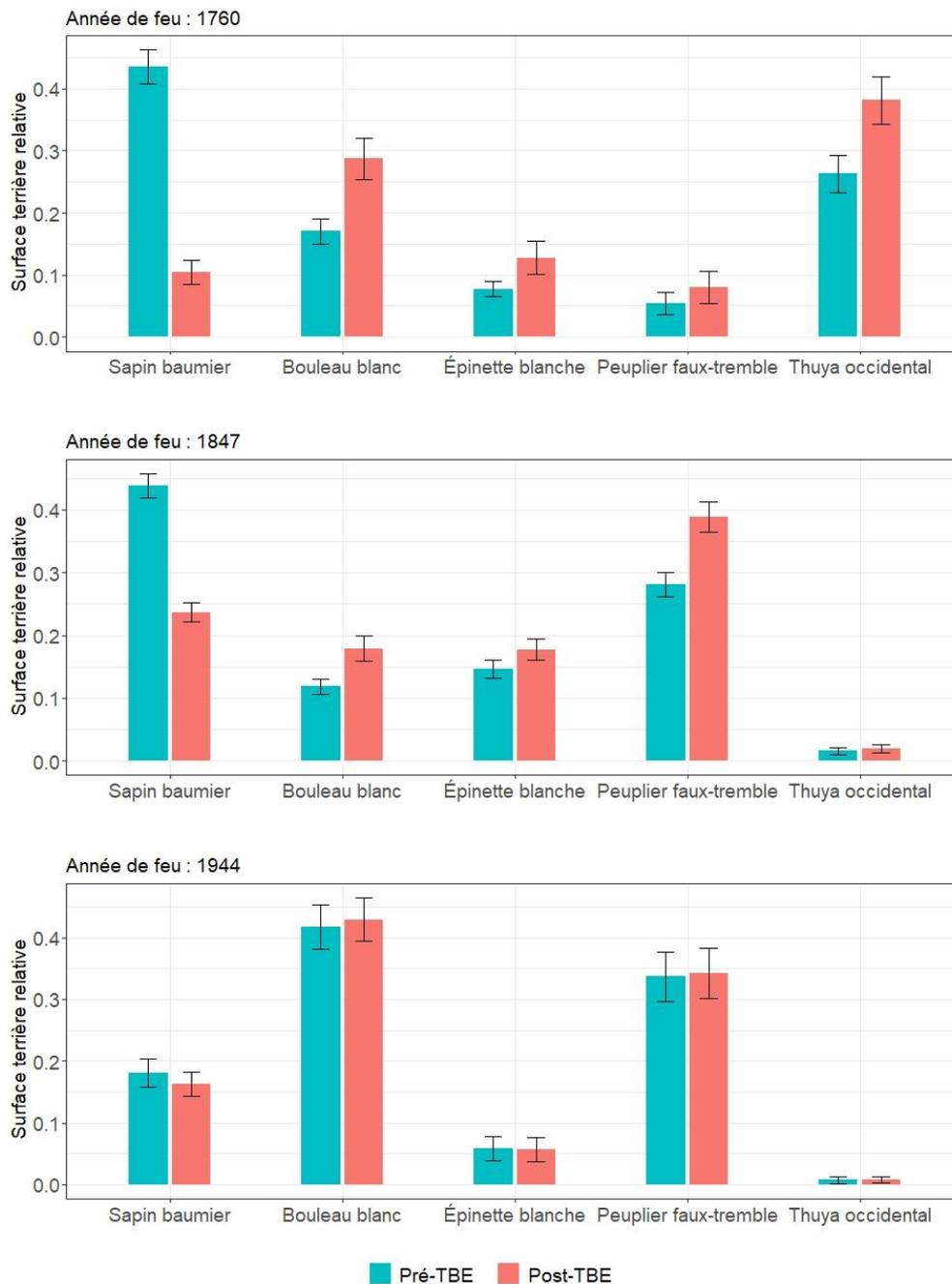


Figure 4.3 : Comparaison de la surface terrière relative pré- et post-épidémique des arbres vivants pour chacune des cinq espèces étudiées dans les peuplements feuillu, mixte et résineux

#### 4.1.2.2 Impacts potentiels de la TBE sur la dynamique naturelle à long terme

La dynamique naturelle des peuplements feuillu, mixte et résineux a été simulée à long terme (100 ans) après une épidémie de la TBE et on remarque que les potentiels impacts de cette dernière sur le développement des peuplements résultent de la modification ou pas de la composition par ladite épidémie. En effet, comparativement au scénario pré-TBE (absence d'une épidémie), la dynamique post-TBE des espèces est différente dans les peuplements mixte et résineux dont leur composition fut significativement modifiée par la TBE (Figure 4.3). Toutefois, les impacts sur la dynamique des espèces forestières dus à la modification de la composition post-TBE des peuplements sont différents selon le stade de développement du peuplement lors de l'épidémie. Dans le peuplement mixte, on observe une hausse du taux de croissance du sapin baumier (i.e. hausse de la surface terrière) traduite sur la Figure 4.4 par une pente plus forte du trait rouge par rapport à celle du trait bleu, alors que la dynamique des autres espèces forestières n'a pas été affectée par la modification de la composition post-TBE. Malgré la forte mortalité induite par la TBE, le sapin baumier est resté l'espèce dominante en termes de surface terrière dans ce peuplement mixte. Dans le peuplement résineux, on note, d'une part, une baisse de la vitesse de déclin (i.e. ralentissement de la diminution de la surface terrière) des essences du premier stade de succession (i.e. peuplier faux-tremble et bouleau blanc) traduite sur la Figure 4.4 par une pente moins forte du trait rouge par rapport au trait bleu, et d'autre part, une hausse du taux de croissance du sapin baumier, de l'épinette blanche et surtout du thuya occidental qui devient l'espèce dominante en termes de surface terrière. Ainsi, seule la dynamique post-TBE du sapin baumier est positivement influencée avec une hausse du taux de croissance de cette essence dans le peuplement mixte, alors que dans le peuplement résineux, la TBE a eu un impact positif sur le taux de croissance post-TBE de toutes les espèces (i.e. hausse rapide de la surface terrière des résineux et baisse plus lente de celle des feuillus). Dans le peuplement feuillu, la dynamique post-TBE des espèces n'a pas été significativement impactée par la TBE car il ne se remarque pas une hausse ou baisse significative du taux de

croissance post-TBE relativement à celui pré-TBE. Ce peuplement est resté dominé par le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc après une cinquantaine d'années de simulation suivant l'épidémie de la TBE, il est alors âgé de plus d'une centaine d'années coïncidant avec le début de senescence des espèces du premier stade de succession). Par la suite, le sapin baumier et l'épinette blanche (dans une moindre mesure) ne deviennent les principales espèces en termes de surface terrière.

La Figure 4.5 montre l'évolution de la surface terrière totale pré-TBE et post-TBE. Dans les peuplements mixte et résineux, on note une baisse considérable de la surface terrière totale après l'épidémie de la TBE, contrairement au peuplement feuillu où cette baisse n'est pas significative. Par ailleurs, on remarque une hausse du taux de croissance total post-TBE par rapport à celui pré-TBE dans les premières années suivant l'épidémie de la TBE dans le peuplement mixte. Dans le peuplement résineux, la différence est moins marquée entre les taux de croissance pré- et post-TBE. En outre, la surface terrière totale avant l'épidémie a été récupérée après une simulation d'une trentaine d'années dans le peuplement mixte, alors que dans le peuplement résineux, la récupération a eu lieu après une simulation d'une quarantaine d'années.

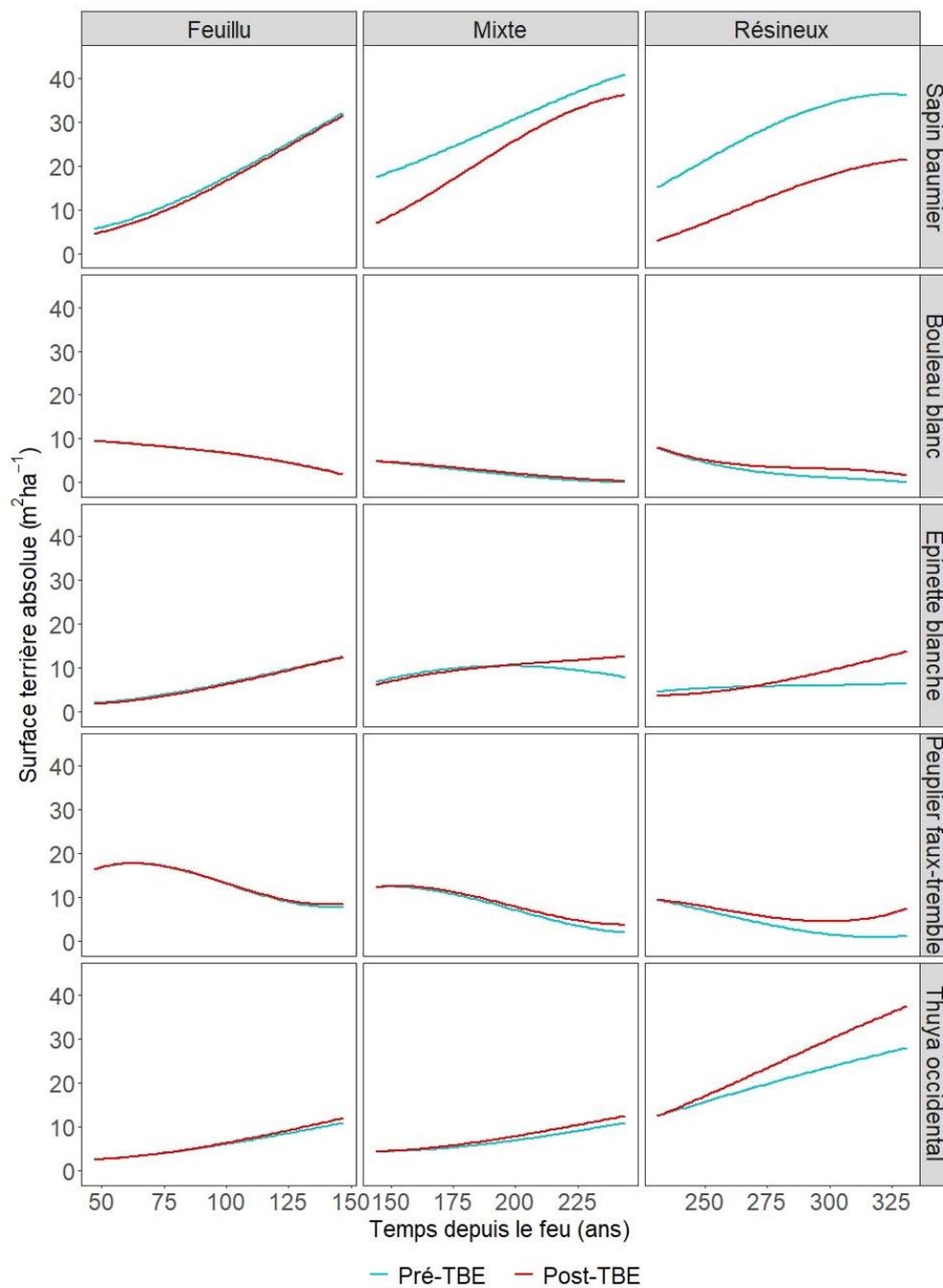


Figure 4.4 : Impacts potentiels de l'épidémie de la TBE sur la dynamique naturelle de chacune des cinq espèces étudiées dans les peuplements feuillu, mixte et résineux

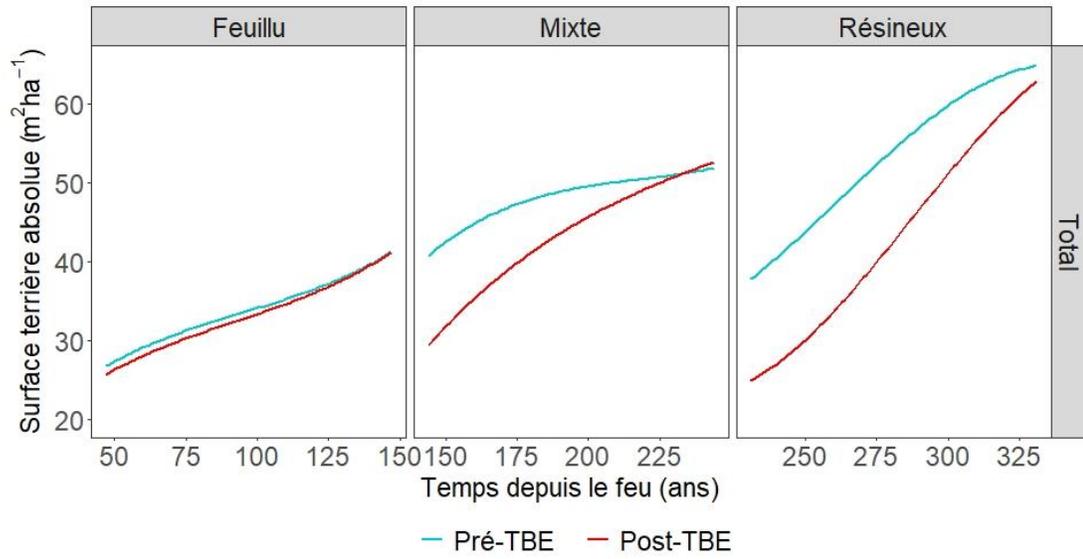


Figure 4.5 : Comparaison de la surface terrière relative totale pré- et post-épidémique des arbres vivants dans les peuplements feuillu, mixte et résineux

## 4.2 Discussion

La possibilité de prédire la production ou la dynamique d'un peuplement sous certaines conditions définies mais aussi les potentiels effets de différents scénarios (e.g. épidémie d'insectes ou traitements sylvicoles) fait de la modélisation un outil intéressant pour la gestion durable des forêts. En effet, cette étude a montré, d'une part, que Sortie-ND peut reproduire la dynamique naturelle sur le court terme des peuplements de la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec et d'autre part, il a permis de mettre en évidence les potentiels impacts d'une épidémie de la TBE sur la dynamique des espèces et des peuplements.

### 4.2.1 Sortie-ND : un outil fiable pour simuler la dynamique naturelle

Les différents tests de comparaison des données observées à celles simulées ont montré que Sortie-ND est capable de reproduire les changements observés dans la composition et la structure des peuplements en forêt boréale mixte dans l'ouest du Québec. Toutefois, les tests de comparaison ont montré aussi des différences significatives dans les cas suivants : i.e. le sapin baumier, le bouleau blanc et le peuplier faux-tremble dans les peuplements de 1916, 1847 et 1870, respectivement. Ces différences pourraient être expliquées par des facteurs non considérés dans nos différentes simulations. En effet, des facteurs tels que les perturbations naturelles (e.g. feux et épidémies d'insectes) ont une importante influence sur la dynamique des peuplements forestiers (Chen et Popadiouk, 2002). Or, durant la période 1991-2009 (période de nos simulations), une épidémie de la livrée des forêts a sévi dans la région de l'Abitibi (y compris la FERLD) entre 1997-2002 (Cooke et Lorenzetti, 2006) et celle-ci n'a pas été considérée dans les simulations en raison d'un manque de données sur les effets que pourrait avoir cette épidémie sur la mortalité et la croissance du peuplier mais aussi sur la croissance des essences non-hôtes. Par conséquent, les résultats de nos simulations concernant les hôtes de la livrée des forêts (i.e. peuplier faux-tremble et bouleau blanc) pourraient être biaisés (i.e. surestimation de la surface terrière). En effet, bien que la mortalité due à la

livrée des forêts soit généralement faible, une épidémie de cet insecte peut toutefois induire une baisse du taux de croissance diamétrale de ses hôtes. Ainsi, la surestimation de la surface terrière simulée du peuplier faux-tremble et du bouleau respectivement dans les peuplements mixtes de 1847 et 1870 pourrait être due à l'épidémie de la livrée des forêts de 1997-2002. Par ailleurs, les différences entre les distributions (par classes diamétrales) observée et simulée du bouleau blanc dans le peuplement mixte de 1847 seraient également une conséquence de la surestimation de la surface terrière de cette espèce par Sortie-ND due au fait que l'épidémie de la livrée des forêts n'a pas été prise en compte dans nos simulations.

Nos simulations ont aussi surestimé le recrutement ( $d_{hp} < 5$  cm) du thuya occidental alors que le passage des sapins ( $d_{hp} < 10$  cm) d'une classe diamètre à une autre a été relativement rapide (Figure 4.2). En effet, de nombreux facteurs (e.g. disponibilité en eau, lit de germination, cycle d'azote, etc.) déterminant le cycle de vie des arbres sont négligés par Sortie-ND. L'impossibilité de spécifier le type de lit de germination des espèces forestières dans le modèle serait la principale cause de la surestimation du recrutement du thuya qui se régénère mieux sur du bois mort décomposé (Simard *et al.*, 1998) et moins sur la litière feuillue (Simard *et al.*, 2003). Malgré cette surestimation, le module de mortalité juvénile de Sortie-ND pour cette essence a été assez puissant pour réguler le passage des arbres du stade gaule au stade adulte. Par ailleurs, ce modèle se focalise davantage la disponibilité de la lumière (liée à la fermeture/ouverture de la canopée) pour simuler les différents processus (*voir le guide d'utilisation pour plus de détails sur [www.sortie-nd.org](http://www.sortie-nd.org)*). Ces artéfacts du simulateur constituent ainsi une source d'erreur et peuvent également expliquer les différences entre les données observée et simulée.

En résumé, plusieurs facteurs et/ou événements ayant affecté la zone d'étude et pouvant influencer la dynamique naturelle des peuplements forestiers n'ont pas été considérés dans nos simulations par manque de données sur ceux-ci. En outre, nos simulations ont

fait fi de la concurrence des espèces arbustives qui, en pratique, peuvent compétitionner avec les semis des espèces forestières pour différentes ressources, et, par conséquent, ont des effets sur la mortalité des semis et le recrutement des gaules. La FERLD a aussi connu des sécheresses pendant les étés de 2001 et 2002 (Harvey et Brais, 2007), et celle-ci pourraient avoir affecté les différents processus de recrutement et de croissance mais aussi augmenté la mortalité des arbres surtout le sapin baumier (Peng *et al.*, 2011). Enfin, étant un modèle simulateur et ne pouvant reproduire qu'une partie de la réalité, Sortie-ND ne peut donc prédire les effets et phénomènes biologiques qui sont influencés par la génétique et/ou le hasard. Tous ces facteurs peuvent impacter la dynamique naturelle des peuplements forestiers et leur non-prise en compte dans nos simulations pourraient ainsi expliquer les différences données observée et simulée. Bien que les tests statistiques aient montré des différences significatives entre les surfaces terrières moyennes observée et simulée, Sortie-ND s'est tout de même avéré capable de reproduire les changements dans la composition et la structure des peuplements en forêt boréale mixte à l'ouest du Québec, du moins à court terme. Par conséquent, le simulateur Sortie-ND constitue un outil fiable pour simuler la dynamique naturelle des peuplements en forêt boréale mixte de l'est du Canada.

#### 4.2.2 Impacts de la TBE sur la composition et la dynamique des peuplements

##### 4.2.2.1 Modification de la composition des peuplements post-TBE

Les impacts de l'épidémie de la TBE sur la composition des peuplements ont été évalués par une comparaison de la surface terrière relative avant (pré-TBE) et après (post-TBE) l'épidémie pour chaque essence forestière. Les analyses ont montré que les impacts sur la composition des peuplements sont significatifs dans les peuplements mixte et résineux où les essences hôtes de la TBE étaient dominantes avant l'épidémie. Ces impacts se sont traduits par une modification de la composition de ces peuplements avec la hausse de la proportion des essences feuillues dans le peuplement mixte et du thuya occidental dans le peuplement résineux au détriment du sapin baumier. Bergeron

*et al.* (1995) avaient indiqué que la mortalité du sapin baumier due à cette épidémie a été particulièrement importante (56% dans le paysage forestier de la FERLD). En effet, il existe une synchronisation phénologique entre la TBE et le sapin car le débourrement de ce dernier coïncide avec l'émergence des larves de la TBE qui ont besoin d'un feuillage succulent, mou et contenant beaucoup d'eau et d'azote pour leur survie (MacLean *et al.*, 1997). MacLean et Andersen (2008) ajoutent que les épinettes sont plus tolérantes à la défoliation et que la TBE préfère le feuillage du sapin baumier. Les autres essences hôtes de cet insecte (e.g. les épinettes) débourrent plusieurs semaines (deux ou plus) après le sapin. Ce dernier se trouve ainsi exposé plus longtemps et davantage vulnérable à une épidémie de la TBE. Néanmoins, une étude a montré que, dans un contexte des changements climatiques, la phénologie des essences hôtes de la TBE pourrait changer avec un débourrement plus hâtif (Pureswaran *et al.*, 2019). Par conséquent, la mortalité due aux épidémies de la TBE pourrait augmenter pour les épinettes, particulièrement pour l'épinette blanche.

Le peuplement feuillu a été relativement épargné par l'épidémie de la TBE parce que la canopée était dominée par des espèces non sensibles à cet insecte (i.e. peuplier faux-tremble et bouleau blanc). Ces dernières constituent une contrainte à la propagation de l'épidémie de la TBE par la discontinuité spatiale des espèces hôtes (Burkhart et Tham, 1992). La mixité confère ainsi aux peuplements une stabilité et une résistance certaines aux perturbations naturelles telles que les épidémies d'insectes ou maladies (Navratil *et al.*, 1989). Ceci expliquerait la non-modification de la composition de ce peuplement après l'épidémie de la TBE (1972-1987).

#### 4.2.2.2 Impacts de la TBE sur la dynamique naturelle des peuplements

Afin de prédire les potentiels impacts de la TBE sur la dynamique des espèces et des peuplements naturels en forêt boréale mixte, nous avons comparé deux scénarios : la dynamique sans (pré-TBE) et avec (post-TBE) l'épidémie de la TBE de 1972-1987 de trois peuplements se trouvant à différents stades de développement (feuillu, mixte et

résineux) lors de cette épidémie. Ainsi, grâce aux résultats des simulations à long terme (100 ans), nous observons que la dynamique pré-TBE (absence d'une épidémie) des espèces n'est pas similaire à leur dynamique post-TBE (présence d'une épidémie) dans les peuplements mixte et résineux. À titre de rappel, la composition de ces peuplements a été significativement modifiée par la TBE (Figure 4.3). Dans les peuplements mixte et résineux, la mortalité des arbres hôtes de la tordeuse est ainsi parmi les facteurs clés de la dynamique post-perturbation. Certains auteurs (Bouchard *et al.*, 2006 ; Kneeshaw *et al.*, 2011) avaient déjà mis en évidence le rôle des perturbations naturelles telles que les épidémies d'insectes sur la dynamique des espèces et des peuplements. En effet, les trouées induites par la mort et la chute des arbres infestés par la TBE favorisent, grâce à la disponibilité de la ressource lumineuse, l'établissement des espèces intolérantes à l'ombre (peuplier faux-tremble et bouleau blanc) dans un peuplement fermé. Toutefois, la régénération des essences intolérantes dans ces trouées dépend également de la composition du peuplement avant la perturbation (surtout de leur présence dans la canopée), de la densité des semis conifériens déjà établis, de la taille des trouées (c-à-d  $> 800 \text{ m}^2$ ) et des peuplements voisins (Bergeron, 2000 ; Chen et Popadiouk, 2002 ; D'Aoust *et al.*, 2004 ; Kneeshaw *et al.*, 2011b). Les différences observées dans les peuplements mixte et résineux peuvent ainsi être expliquées par les facteurs sus-cités.

Dans le peuplement mixte, la hausse du taux de croissance post-TBE du sapin baumier a été plus rapide par rapport au scénario sans épidémie (pré-TBE). En revanche, dans le peuplement résineux, le taux de croissance post-TBE du sapin baumier est identique à celui pré-TBE (Figure 4.4). Idem pour l'épinette blanche dont le taux de croissance post-TBE a haussé timidement dans les peuplements mixte et résineux relativement au scénario pré-TBE (Figure 4.4). En effet, selon les travaux de Kneeshaw et Bergeron (1998), les jeunes arbres des essences hôtes de la TBE peuvent avoir un regain du taux de croissance à la suite d'une épidémie notamment dans les peuplements immatures car ils disposent plus de ressources et donc poussent plus rapidement. Par ailleurs, il faut noter que le thuya occidental ne s'était pas bien établi (faible surface terrière

relative) dans le peuplement mixte avant l'épidémie de la TBE. Le thuya occidental est très tolérant à l'ombre, longévif et son lit de germination préférentiel est le bois mort (Harvey *et al.*, 2002). L'abondance du bois mort au sol (pour la régénération du thuya) augmentant avec le temps (Hagemann *et al.*, 2009), les vieux peuplements dominés par les résineux où la litière feuillue est quasi-absente sont donc davantage favorables à l'établissement du thuya occidental. Les trouées créées par la TBE dans le peuplement mixte ont ainsi davantage profité aux semis conifériens déjà bien établis. Baskerville (1975) et Morin (1994) ont démontré que les trouées induites par la mortalité et la chute des arbres favorisent la croissance de la régénération avancée du sapin baumier, entraînant ainsi un remplacement cyclique de cette essence. La récupération assez rapide de la surface terrière totale avant la TBE serait ainsi due à la hausse du taux de croissance du sapin baumier. Le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc (essences intolérantes à l'ombre) ont aussi profité des trouées pour se rétablir dans ce peuplement fermé.

Contrairement au peuplement mixte, le thuya occidental s'était déjà bien établi dans le peuplement résineux avant l'épidémie de la TBE. Ainsi, les trouées créées par la chute des arbres morts ont permis au thuya occidental d'accéder plus rapidement au niveau de la canopée et devenir l'espèce dominante de ce peuplement. Kneeshaw et Bergeron (1998) avaient déjà souligné que le thuya occidental, espèce de fin de succession, pourrait être favorisé par une épidémie de TBE dans les peuplements surannés. Ainsi, la récupération de la surface terrière totale dans ce peuplement serait surtout due à cette augmentation du taux de croissance du thuya. Nos simulations ont montré aussi une augmentation de la surface terrière de l'épinette blanche quelques années après l'épidémie de la TBE dans le peuplement résineux. Selon Bergeron (2000), cette hausse pourrait être due à différents facteurs : faible mortalité des semis, longévité supérieure à l'âge maximum des peuplements, aucun signe de mortalité élevée dans les vieux peuplements et capacité à atteindre la strate supérieure de la canopée. En outre, l'abondance accrue du bois mort décomposé (i.e. le lit de germination préférentiel de

l'épinette blanche) dans ce peuplement résineux due à la mortalité par la TBE facilite l'établissement de cette espèce (Simard *et al.*, 1998 ; Robert *et al.*, 2012). Toujours dans le peuplement résineux, les simulations montrent une baisse de la vitesse du déclin des essences feuillues, et même une augmentation de la surface terrière du peuplier faux-tremble plusieurs années après l'épidémie de la TBE. En effet, certaines études (Frelich et Reich, 1995 ; Kneeshaw et Bergeron, 1998) ont montré que les drageons du peuplier faux-tremble peuvent rapidement envahir les grandes trouées créées par une épidémie de la TBE, alors que le bouleau blanc s'établit mieux dans les trouées plus réduites en l'absence du peuplier.

Dans le peuplement feuillu, nos simulations à long terme ont montré que l'épidémie de la TBE n'a pas eu d'impacts sur la dynamique naturelle post-perturbation des espèces. En effet, ce jeune peuplement était essentiellement dominé par le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc lors de l'épidémie. Les essences hôtes de la TBE, i.e. sapin baumier et épinette blanche, se trouvaient alors en sous-étage et leur faible taux de mortalité due à la défoliation n'a pas suffi à modifier la composition de ce peuplement. Toutefois, il serait intéressant de modéliser les impacts de l'épidémie de livrée des forêts ayant sévi en Abitibi au début des années 2000 (Cooke et Lorenzetti, 2006) sur la dynamique post-perturbation des peuplements feuillus. En effet, une étude (Moulinier *et al.*, 2011) a montré que, suivant la durée de défoliation (de 0 à 3 ans), cette épidémie de la livrée des forêts a créé des ouvertures (pouvant aller jusqu'à plus de 43%) de la canopée des peuplements dominés par le peuplier faux-tremble. Ainsi, grâce aux trouées créées dans ces peuplements feuillus, la composition et surtout la structure de ces derniers seraient modifiées avec la régénération des espèces feuillues et également résineuses.

Globalement, les simulations à long terme ont montré que, tel que souligné par Chen et Popadiouk (2002), la dynamique post-perturbation des peuplements en forêt boréale mixte dépend de plusieurs facteurs lesquels comprennent les conditions du peuplement d'avant la perturbation, entre autres, sa composition et sa structure, et la nature de la

perturbation. Ainsi, en fonction de ces différents facteurs, la dynamique post-TBE du peuplement mixte a connu une régression avec un rajeunissement de la canopée, tandis qu'il a eu une accélération de la dynamique de succession dans le peuplement résineux avec la dominance précoce de la canopée par le thuya occidental. Toutefois, malgré l'importante mortalité (+56%) du sapin baumier due à l'épidémie de la TBE (1972-1987) dans le paysage forestier du lac Duparquet (Bergeron *et al.*, 1995), cela n'a pas suffi pour ramener les peuplements mixte et résineux au stade « feuillu ».

#### 4.2.3 Critique du simulateur Sortie-ND

Les simulations à court et long termes ont montré la capacité du simulateur Sortie-ND à reproduire ou à prédire la dynamique naturelle post-perturbation (e.g. feu ou épidémie d'insectes) des peuplements en forêt boréale mixte de l'ouest du Québec. Sortie-ND demeure toutefois perfectible car il présente certaines limites. En effet, Sortie-ND est un simulateur basé essentiellement sur la disponibilité de la ressource lumineuse pour chaque arbre individuel afin de simuler les processus (e.g. croissance, mortalité, etc.) de ce dernier. Ainsi, d'autres ressources importantes dans les processus de recrutement et de la croissance des arbres, notamment celles liées à la qualité du site (e.g. l'eau, les éléments nutritifs, l'exposition et la disponibilité du lit de germination), sont négligées par ce modèle. Par conséquent, Sortie-ND est mieux adapté pour simuler la dynamique des peuplements mixtes et multi-cohortes où la notion de degré de tolérance à l'ombre prime (i.e. espèce tolérante ou intolérante à l'ombre).

Par ailleurs, une espèce absente au début d'une simulation (i.e. ayant une densité nulle) ne peut réapparaître dans le peuplement simulé quel que soit la durée. Ceci constitue une autre limite car, en pratique, la succession naturelle d'un peuplement est traduite par un remplacement des espèces présentes à un moment donné par d'autres qui, peut-être, n'étaient pas présentes au début de la succession dudit peuplement. Le modèle ne tient pas en compte, non plus, des interactions entre le peuplement simulé et ses voisins qui peuvent être une éventuelle source de graines.

En outre, dépendamment des types de résultats souhaités (résumé ou détaillé) ainsi que de la durée d'un pas de temps, les simulations à long terme peuvent être très exigeantes en termes de capacité de stockage et de puissance des ordinateurs. Il nous a fallu utiliser les ressources de Calcul Canada afin d'accélérer les simulations à long terme (100 ans), qui autrement, dureraient plusieurs semaines avec les ordinateurs de bureau.

Enfin, le paramétrage de ce simulateur nécessite une quantité considérable de données indépendantes, ce qui constitue à la fois un inconvénient mais également un avantage. D'abord un inconvénient car toutes les données nécessaires au paramétrage du modèle ne sont pas toujours disponibles. Ensuite un avantage car un nombre important de données peut signifier une prise en compte (dans les simulations) d'un plus grand nombre de facteurs pouvant expliquer le fonctionnement des peuplements forestiers.

## CHAPITRE V

### CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude visait à évaluer, d'une part, les capacités du modèle Sortie-ND à reproduire la dynamique naturelle des peuplements en forêt boréale mixte de l'ouest du Québec et, d'autre part, les potentiels impacts des épidémies de TBE sur la dynamique naturelle des espèces forestières et des peuplements. Ainsi, les changements observés dans la composition et la structure de sept peuplements naturels sur une période de 18 ans ont été comparés à ceux simulés par Sortie-ND sur une même période (simulation à court terme). Par ailleurs, la dynamique naturelle pré-TBE de ces peuplements a été aussi simulée sur le long terme (100 ans) puis comparée à celle post-TBE simulée dans les mêmes conditions.

Les résultats de cette étude ont montré que Sortie-ND a su reproduire les changements observés dans la composition et la structure des sept peuplements. Des ajustements ont été apportés au fichier de paramètres de Bose *et al.* (2015) afin de bonifier les résultats des simulations notamment pour le bouleau dont la surface terrière a été surestimée par le modèle dans certains peuplements. Le simulateur a aussi surestimé la surface terrière des sapins et des thuyas de petit diamètre. Toutefois, les différents tests de comparaison effectués (i.e. tests de Student et Kolmogorov-Smirnov) ont montré que ces différences entre les données observées et simulées n'étaient pas statistiquement significatives. Par ailleurs, les résultats (simulations à long terme) ont également montré que les potentiels impacts de la TBE sur la dynamique post-épidémique des espèces et des peuplements dépendent du stade de développement (feuillu, mixte ou résineux) de ces derniers lors de l'épidémie. En effet, la dynamique des espèces forestières dans les peuplements (i.e. mixte et résineux) dominés par les hôtes de la TBE a été influencée par la mortalité des

arbres due à l'épidémie de la TBE. Les conséquences de la TBE sur la dynamique des peuplements sont également traduites par une accélération de la dynamique de la succession naturelle dans le peuplement résineux, c-à-d, une dominance plus précoce de ce peuplement par le thuya (qui est une espèce de fin de succession) au détriment du sapin baumier et une régression de la dynamique de la succession naturelle dans le peuplement mixte, c-à-d, un retard du passage d'un peuplement de deuxième stade à un peuplement de troisième stade de succession.

Les résultats des simulations à court et long termes montrent que le modèle Sortie-ND a su reproduire la dynamique naturelle des peuplements en forêt boréale mixte de l'ouest du Québec. Toutefois, la non prise en compte dans les simulations de toutes les espèces arbustives pouvant concurrencer la régénération des essences forestières constitue une limite de cette étude. Par ailleurs, le modèle Sortie-ND présente aussi des imperfections pouvant ainsi constituer une limite à cette étude. Néanmoins, dans la perspective d'une gestion durable des écosystèmes, Sortie-ND reste un outil assez fiable pour comprendre la dynamique naturelle des peuplements en forêt boréale mixte de l'Ouest du Québec.

En effet, Sortie-ND peut être utilisé pour tester et comprendre les effets des différents traitements sylvicoles (i.e. les coupes partielle et totale) sur les attributs majeurs (e.g. composition, structure, etc.) des peuplements afin d'améliorer l'aménagement forestier écosystémique. Ce modèle pourrait aussi être utilisé pour tester les impacts des attributs intrinsèques d'un peuplement sur sa dynamique naturelle. Enfin, dans l'actuel contexte des changements climatiques, Sortie-ND peut servir à tester le degré d'adaptabilité des espèces forestières aux conditions futures et ainsi permettre aux gestionnaires forestiers d'anticiper sur les techniques d'aménagement adéquates.

## ANNEXES

### A. Modifications apportées pour ajuster le fichier de paramètres Bose *et al.* (2015)

	Paramètre modifié	Ancienne valeur	Nouvelle valeur	Source
	NCI maximum potential growth	0,692	0,593	Bergeron, 2000
	DBH at onset of senescence	50 cm	30 cm	Pothier et Savard, 1998
Surestimation des bouleaux ayant un dhp > 5 cm	Competition mortality shape parameter	4,33E-8	4,33E-6	Pothier et Savard, 1998
	Competition mortality maximum parameter	0,1	0,25	Poulin et al., 2007
	Adult stochastic mortality	0,00004	0,009	Poulin et al., 2007
Sous-estimation des peupliers ayant un dhp 5 - 15 cm	Seedling stochastic mortality	0,1	0,01	Poulin et al., 2007
Sous-estimation des peupliers ayant un dhp > 50 cm	DBH at onset of senescence	30 cm	40 cm	Pothier et Savard, 1998

### B. Appendix : Description du fichier de paramètres utilisé par Sortie-ND

Le simulateur forestier Sortie-ND est constitué d'un ensemble de sous-modèles permettant de modéliser les différents processus liés au cycle de vie des arbres et qui sont pris en compte par le simulateur. Ainsi, il est nécessaire de choisir et de paramétrer les sous-modèles adéquats (e.g. sur la base des études empiriques disponibles) pour chacune des espèces afin d'effectuer une simulation. Par ailleurs, les simulations ont lieu dans un espace (ou une parcelle) représentant l'étendue du peuplement forestier à simuler. Il faut aussi indiquer au modèle la durée (en année) d'un *pas de temps* (i.e. l'unité de temps de base) et le nombre total de *pas de temps* de la simulation. Ici, nous décrivons les caractéristiques de l'espace dans lequel les simulations ont lieu, les données d'entrée et les principaux sous-modèles qui ont été utilisés pour chaque espèce dans le fichier de paramètres ayant servi aux simulations dans le cadre de cette étude.

## 1. Parcelle et pas de temps

La parcelle est caractérisée par sa position géographique (la latitude), ses dimensions et son climat (précipitations et températures moyennes). Par ailleurs, la parcelle a une forme torique permettant ainsi d'éliminer les effets de bordure du peuplement.

- Durée d'un pas de temps est d'une année (1 an) et le nombre de pas de temps est de 18 (simulation à court terme) ou 100 (simulation à long terme)
- Position géographique (latitude de la FERLD) : 48,5° N
- Dimensions : 200 × 200 m (minimum requis pour une simulation réaliste)

## 2. Données d'entrée

### 2.1. Données allométriques

Les données allométriques constituent l'état du peuplement au début de la simulation, i.e. les différentes espèces composant le peuplement et leur densité par classe de diamètre. D'autres paramètres, par exemple le diamètre maximal de la couronne, la relation diamètre-hauteur, la hauteur maximale, etc., sont également nécessaires afin que Sortie-ND puisse calculer les différentes caractéristiques physiques des arbres (e.g. hauteur, volume, surface terrière, etc.).

### 2.2. Ressources lumineuses (*GLI : Global Light Index*)

La disponibilité de la lumière pour chaque individu est calculée par Sortie-ND sur la base de la position de soleil et des mouvements de ce dernier durant la saison de croissance.

L'angle du zénith du soleil ( $\theta$ ) est calculé avec la formule suivante :

$$\cos \theta = \sin \delta \sin \varphi + \cos \delta \cos \varphi \cos \omega$$

Et son angle d'azimut ( $\psi$ ) est calculé par la formule suivante :

$$\cos \Psi = (\sin \alpha \sin \varphi - \sin \delta) / \cos \alpha \cos \varphi$$

- $\theta$  est l'angle du zénith
- $\delta$  est la déclinaison solaire
- $\varphi$  est la latitude de la parcelle
- $\alpha$  est l'altitude solaire
- $\omega$  est l'heure solaire

La quantité de lumière reçue par chaque arbre est ainsi calculée par Sortie-ND sur la base des angles d'azimut et de l'altitude solaire dans le ciel. Le site [www.sortie-nd.org](http://www.sortie-nd.org) donne des détails sur les méthodes de calcul.

### 3. Sous-modèles de croissance

#### 3.1. Pour les semis et les gaules : *Non limited absolute diameter growth*

La croissance diamétrale ( $C_d$ ) à chaque pas de temps ( $T$ ) des semis et des gaules est calculée par la formule suivante :

$$C_d = \left( \frac{(10^Y - 1) \times 2}{10} \right) \times T \quad \text{Où} \quad Y = \log_{10}(\text{croissance radiale} + 1) = SF \times \left( \frac{A \times GLI}{S + GLI} \right)$$

- $SF$  est le facteur de suppression :  $SF = e^{((g \times YLR) - (d \times YLS))}$ 
  - $g$  est le paramètre « *Length of Current Release Factor* »
  - $YLR$  est la durée de la dernière (ou actuelle) période de rejet
  - $d$  est le paramètre « *Length of Last Suppression Factor* »
  - $YLS$  est la durée de la dernière (ou actuelle) période de suppression
- $A$  est le paramètre de croissance asymptotique du diamètre ( $A$ )
- $S$  est le paramètre de réponse de la pente de croissance ( $S$ )
- $GLI$  est l'indice global de la lumière calculé par Sortie-ND

### 3.2. Pour les arbres adultes

#### 3.2.1. Croissance basée sur la compétition (*Neighborhood Competition Indices growth*)

$$Growth = Max\ Growth \times [Size\ Effects] \times [Shading\ Effects] \times [Crowding\ Effects]$$

- *Max Growth* : croissance annuelle maximale du diamètre (cm.an<sup>-1</sup>)
- Les effets de taille (*size effects*), d'ombrage (*shading effects*) et d'encombrement (*crowding effects*) sont des facteurs ayant une valeur comprise entre 0 et 1. Cette valeur varie en fonction des conditions dans lesquelles se trouve l'arbre concerné et ils peuvent ainsi réduire le taux de croissance maximal de ce dernier.
  - Effets de taille (*Size Effects*)

$SE = e^{-0.5 \left( \ln \left( \frac{DBH}{X_0} \right) / X_b \right)^2}$  Où *DBH* est le diamètre de l'arbre concerné, *X<sub>0</sub>* est le mode de l'effet de taille et *X<sub>b</sub>* est la variance de l'effet de taille.

- Effets d'ombrage (*Shading Effects*)

$ShE = e^{-m.S^n}$  Où *m* est le coefficient de l'effet d'ombrage, *S* est la quantité d'ombre projeté par le voisinage et *n* est l'exposant de l'effet d'ombrage.

- Effets d'encombrement (*Crowding Effects*)

$CwE = e^{-C \times DBH^\gamma \times NCI^D}$  Où *C* est la pente de l'effet d'encombrement, *DBH* est le diamètre de l'arbre concerné, *γ* est la sensibilité de la taille du NCI au type d'essence visé, *D* est la raideur et *NCI* est la valeur NCI basée sur l'arbre individuel.

#### 3.2.2. Croissance radiale constante (*Constant radial growth*)

$$Y = \frac{g^4}{10} \times 2 \times T$$

- $Y$  est la quantité de la croissance diamétrale à ajouter par pas de temps
- $g^4$  est paramètre de croissance radiale constante adulte spécifique à une espèce
- $T$  est le nombre d'années par pas de temps

#### 4. Sous-modèle de mortalité

##### 4.1. La mortalité juvénile

$$m = 1 - e^{-(T \times m_1) e^{-m^2 \times G}}$$

- $m$  est la probabilité de mortalité
- $T$  est le nombre d'années par pas de temps
- $m_1$  est le paramètre de mortalité avec une croissance nulle
- $m^2$  est le paramètre de mortalité dépendant de la lumière
- $G$  est la quantité de croissance radiale ajoutée au diamètre de l'arbre au cours de  $T$

##### 4.2. La mortalité liée à la sénescence

$$m_s = \frac{e^{(\alpha + \beta(DBH - DBH_s))}}{1 + e^{(\alpha + \beta(DBH + DBH_s))}}$$

- $m_s$  est la probabilité de mortalité
- $\alpha$  est le paramètre alpha de mortalité de sénescence
- $\beta$  est le paramètre beta de mortalité de sénescence
- $DBH$  est le dhp de l'arbre concerné
- $DBH_s$  est le dhp au début de la sénescence

##### 4.3. La mortalité stochastique des adultes

$$p = \frac{Max}{1 + \left(\frac{Age}{X_0}\right)X_b}$$

- $p$  est la probabilité de mortalité
- $Max$  est le paramètre mortalité de durée de suppression - max de mortalité (0–1)
- $X_0$  est la mortalité de suppression
- $X_b$  est la mortalité de durée de suppression
- $Age$  est l'âge de l'arbre concerné

#### 4.4. La mortalité des chicots

$$s = e^{-(a \times T)^b}$$

- $s$  est la proportion de chicots toujours debout
- $a$  et  $b$  sont des paramètres de Weibull
- $T$  est l'âge du chicot concerné

#### 4.5. La mortalité liée à la compétition

La mortalité due à la compétition est liée l'indice de compétition, les résultats du sous modèle de croissance basée sur l'indice de compétition sont utilisés pour son calcul. Les arbres morts à cause de la compétition auront un code de raison de mortalité "naturel".

### 5. Sous-modèle pour le substrat

Sortie-ND comprend 6 types de substrats : la litière de sol forestier, la mousse de sol forestier, le sol scarifié, les monticules, le bois mort frais et le bois mort décomposé. Il existe une relation être les différents substrats, les uns proviennent de la décomposition ou de la transformation des autres types de substrats. En effet, le bois mort frais se

transforme en bois mort décomposé, la litière et la mousse proviennent de la transformation du sol scarifié, des monticules et du bois mort décomposé.

La surface du bois mort frais ( $FL$ ) est calculée par la formule suivante :  $FL = \frac{DBH \times h}{2}$  où  $DBH$  et  $h$  sont respectivement le dhp et la hauteur de l'arbre tombé.

La surface des monticules nouvellement exposés ( $OA$ ) est calculée par la formule suivante :  $OA = \pi \times (r \times F)^2$  où  $r$  est le rayon du tronc de l'arbre et  $F$  est le paramètre « *Uprooted Tree Radius Increase Factor for Root Rip-Out* ».

#### 6. Sous-modèle de dispersion spatiale des semis

La densité de semis  $Ri$  (nombre.m<sup>-2</sup>) dans le quadrant  $i$  est calculée avec la formule suivante :

$$Ri = STR \sum_{j=1}^S C_j f_j \sum_{k=1}^T \left( \frac{dbh_k}{30} \right)^2 \frac{1}{n} e^{-Dm_{ik}^3}$$

$STR$  (Standardized Total Recruits) est le nombre potentiel de semis produit par un individu parent ayant un dhp de 30 cm,  $C_j$  et  $f_j$  sont la couverture et la favorabilité, respectivement des types de substrat  $j = 1-S$ ,  $dbh_k$  est le DBH des  $k = 1-T$  arbres parents dans le rayon spécifié du quadrant  $i$ ,  $n$  est un normalisateur,  $D$  est un paramètre de dispersion spécifique à l'espèce et  $m_{ik}$  est la distance entre le  $i^{\text{ème}}$  quadrant au  $k^{\text{ème}}$  arbre parent.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ameztegui, A., Cabon, A., De Cáceres, M. et Coll, L. (2017). Managing stand density to enhance the adaptability of Scots pine stands to climate change: a modelling approach. *Ecological Modelling*, 356, 141-150.
- Ameztegui, A., Coll, L. et Messier, C. (2015). Modelling the effect of climate-induced changes in recruitment and juvenile growth on mixed-forest dynamics: The case of montane–subalpine Pyrenean ecotones. *Ecological Modelling*, 313, 84-93.
- Attiwill, P. M. (1994). The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63(2-3), 247-300.
- Baskerville, G. L. (1975). Spruce budworm: super silviculturist. *The Forestry Chronicle*, 51(4), 138-140.
- Beaudet, M., Harvey, B. D., Messier, C., Coates, K. D., Poulin, J., Kneeshaw, D. D., . . . Bergeron, Y. (2011). Managing understory light conditions in boreal mixedwoods through variation in the intensity and spatial pattern of harvest: a modelling approach. *Forest Ecology and Management*, 261(1), 84-94.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516.
- Bergeron, Y., Chen, H. Y., Kenkel, N. C., Leduc, A. L. et Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90(2), 202-213.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C. R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., . . . Lesieur, D. (2006). Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(11), 2737-2744.

- Bergeron, Y. et Dansereau, P. R. (1993). Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 827-832.
- Bergeron, Y. et Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. et Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85(7), 1916-1932.
- Bergeron, Y. et Harvey, B. (1997). Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 92(1-3), 235-242.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Joyal, C. et Morin, H. (1995). Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(8), 1375-1384.
- Bergeron, Y., Richard, P. J., Carcaillet, C., Gauthier, S., Flannigan, M. et Prairie, Y. T. (1998). Variability in fire frequency and forest composition in Canada's southeastern boreal forest: a challenge for sustainable forest management. *Conservation Ecology*, 2(2).
- Bose, A. K., Harvey, B. D., Brais, S., Beaudet, M. et Leduc, A. (2013). Constraints to partial cutting in the boreal forest of Canada in the context of natural disturbance-based management: a review. *Forestry*, 87(1), 11-28.
- Bose, A. K., Harvey, B. D., Coates, K. D., Brais, S. et Bergeron, Y. (2015). Modelling stand development after partial harvesting in boreal mixedwoods of eastern Canada. *Ecological Modelling*, 300, 123-136.
- Bouchard, M., Kneeshaw, D. et Bergeron, Y. (2006). Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology*, 87(9), 2319-2329.

- Bourgeois, L., Messier, C. et Brais, S. (2004). Mountain maple and balsam fir early response to partial and clear-cut harvesting under aspen stands of northern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(10), 2049-2059.
- Brandt, J. P. (2009). The extent of the North American boreal zone. *Environmental Reviews*, 17(NA), 101-161.
- Bunnell, F. L. et Boyland, M. (2003). Decision-support systems: it's the question not the model. *Journal for Nature Conservation*, 10(4), 269-279.
- Canham, C. D., LePage, P. T. et Coates, K. D. (2004). A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(4), 778-787.
- Chen, H. Y. et Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137-166.
- Claveau, Y., Kneeshaw, D. et Gauthier, S. (2007). Nos pratiques s'inspirent-elles vraiment des feux ? *L'Aubelle*, 151, 14-21.
- Cooke, B. J. et Lorenzetti, F. (2006). The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3), 110-121.
- D'Aoust, V., Kneeshaw, D. et Bergeron, Y. (2004). Characterization of canopy openness before and after a spruce budworm outbreak in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 339-352.
- Dansereau, P.-R. et Bergeron, Y. (1993). Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(1), 25-32.
- de Römer, A. H., Kneeshaw, D. D. et Bergeron, Y. (2007). Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada: Do canopy gaps influence stand development? *Journal of Vegetation Science*, 18(6), 815-826.
- Étilé, E. (2010). Comportement alimentaire d'un herbivore polyphage, la livrée des forêts. *Antennae 2010*, vol. 17, no 2. *Bulletin de la Société d'entomologie du Québec*, 17(2), 8-9.

- Frelich, L. E. et Reich, P. B. (1995). Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecological Monographs*, 65(3), 325-346.
- Frelich, L. E. et Reich, P. B. (1999). Minireviews: neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems*, 2(2), 151-166.
- Frey, B. R., Lieffers, V. J., Landhäusser, S. M., Comeau, P. G. et Greenway, K. J. (2003). An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(7), 1169-1179.
- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y. et Drapeau, P. (2001). Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Naturaliste Canadien*, 125, 10-17.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Kneeshaw, D., Drapeau, P., De Grandpré, L., Claveau, Y. et Paré, D. (2008). Aménagement forestier écosystémique : origines et fondements. Dans P. d. l. U. d. Québec (dir.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (p. 13-40). Québec, Québec : Presses de l'Université du Québec.
- Goreaud, F., Coligny, F. d., Courbaud, B., Dhôte, J., Dreyfus, P. et Pérot, T. (2005). La modélisation : un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement [En ligne]*, 6(2). Récupéré de <http://journals.openedition.org/vertigo/4260>
- Hagemann, U., Moroni, M. T. et Makeschin, F. (2009). Deadwood abundance in Labrador high-boreal black spruce forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(1), 131-142.
- Hansen, A. J., Spies, T. A., Swanson, F. J. et Ohmann, J. L. (1991). Conserving biodiversity in managed forests. *BioScience*, 41(6), 382-392.
- Harvey, B. et Brais, S. (2007). Partial cutting as an analogue to stem exclusion and dieback in trembling aspen (*Populus tremuloides*) dominated boreal mixedwoods: implications for deadwood dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1525-1533.

- Harvey, B. D., Leduc, A., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 369-385.
- Hill, S. B., Mallik, A. U. et Chen, H. Y. (2005). Canopy gap disturbance and succession in trembling aspen dominated boreal forests in northeastern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(8), 1942-1951.
- Houllier, F., Bouchon, J. et Birot, Y. (1991). Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers: état et perspectives. *Revue Forestière Française*, 43, 87-108.
- Imbeau, L. et Desrochers, A. (2002). Foraging ecology and use of drumming trees by three-toed woodpeckers. *The Journal of Wildlife Management*, 66, 222-231. doi: 10.2307/3802888
- Jenkins, J. C., Canham, C. D. et Barten, P. K. (2000). *Predicting long-term forest development following hemlock mortality*
- Johnsen, K., Samuelson, L., Teskey, R., McNulty, S. et Fox, T. (2001). Process models as tools in forestry research and management. *Forest Science*, 47(1), 2-8.
- Kafka, V., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2001). Fire impacts and crowning in the boreal forest: study of a large wildfire in western Quebec. *International Journal of Wildland Fire*, 10(2), 119-127.
- Kangas, A. S. (1999). Methods for assessing uncertainty of growth and yield predictions. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(9), 1357-1364.
- Kemball, K. J., Wang, G. G. et Dang, Q.-L. (2005). Response of understory plant community of boreal mixedwood stands to fire, logging, and spruce budworm outbreak. *Botany*, 83(12), 1550-1560.
- Kneeshaw, D., Bergeron, Y. et Kuuluvainen, T. (2011). Forest ecosystem structure and disturbance dynamics across the circumboreal forest. *The Sage Handbook of Biogeography*. Sage, Los Angeles, 263-280.

- Kneeshaw, D., Vepakomma, U. et St-Onge, B. (2011b). *L'influence des trouées sur la structure et la composition de la forêt mixte*
- Kneeshaw, D. D. et Bergeron, Y. (1998). Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 79(3), 783-794.
- Larocque, G. R., Shugart, H. H., Xi, W. et Holm, J. A. (2016). Forest succession models. Dans *Ecological Forest Management Handbook* (vol. 179, p. 179-221). ROUTLEDGE in association with GSE Research.
- Lavertu, D., Mauffette, Y. et Bergeron, Y. (1994). Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*. *Journal of Vegetation Science*, 5(4), 561-568.
- Leblanc, M. et Pouliot, B. (2011). *La coupe avec protection de la régénération et des sols avec rétention de bouquets - Fondements et exécution opérationnelle*. Québec : Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune.
- Leduc, A. (2013). *Dix-huit ans de changements in situ du couvert forestier dans une chronoséquence de 249 ans de la forêt boréale mixte en Abitibi*. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.
- Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54(4), 421-431.
- MacDonald, G. B. (1995). The case for boreal mixedwood management: an Ontario perspective. *The Forestry Chronicle*, 71(6), 725-734.
- MacLean, D. A. et Andersen, A. R. (2008). Impact of a spruce budworm outbreak in balsam fir and subsequent stand development over a 40-year period. *The Forestry Chronicle*, 84(1), 60-69.
- MacLean, D. A. et MacKinnon, W. E. (1997). Effects of stand and site characteristics on susceptibility and vulnerability of balsam fir and spruce to spruce budworm in New Brunswick. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(11), 1859-1871.

- McCook, L. (1994). Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio*, 110(2), 115-147.
- MFFP. (2017). *Chiffres Clés du Québec Forestier*.
- MFFP. (2018). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2018*.
- Miller, C. (1975). Spruce budworm: how it lives and what it does. *The Forestry Chronicle*, 51(4), 136-138.
- Mladenoff, D. J., White, M. A., Pastor, J. et Crow, T. R. (1993). Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Applications*, 3(2), 294-306.
- Morin, H. (1994). Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the boreal zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 730-741.
- Morin, H., Laprise, D. et Bergeron, Y. (1993). Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(8), 1497-1506.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A.-A. et Amouch, S. (2008). Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. Dans P. d. I. U. d. Québec (dir.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (p. 165-192). Québec, Québec : Presses de l'Université du Québec.
- Moulinier, J., Lorenzetti, F. et Bergeron, Y. (2011). Gap dynamics in aspen stands of the Clay Belt of northwestern Quebec following a forest tent caterpillar outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(8), 1606-1617.
- Pacala, S. W., Canham, C. D., Saponara, J., Silander Jr, J. A., Kobe, R. K. et Ribbens, E. (1996). Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, 66(1), 1-43.

- Peng, C., Liu, J., Dang, Q., Apps, M. J. et Jiang, H. (2002). TRIPLEX: a generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. *Ecological Modelling*, 153(1-2), 109-130.
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., . . . Zhou, X. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1(9), 467.
- Perron, N., Bélanger, L. et Vaillancourt, M.-A. (2008). Organisation spatiale des peuplements et de la forêt résiduelle sous régimes de feu et de coupes. Dans P. d. l. U. d. Québec (dir.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (vol. 6, p. 137-163). Québec, Québec : Presses de l'Université du Québec.
- Pureswaran, D. S., Neau, M., Marchand, M., De Grandpré, L. et Kneeshaw, D. (2019). Phenological synchrony between eastern spruce budworm and its host trees increases with warmer temperatures in the boreal forest. *Ecology and Evolution*, 9(1), 576-586.
- Rastetter, E. B., Aber, J. D., Peters, D. P., Ojima, D. S. et Burke, I. C. (2003). Using mechanistic models to scale ecological processes across space and time. *BioScience*, 53(1), 68-76.
- Robert, E., Brais, S., Harvey, B. D. et Greene, D. (2012). Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1446-1455.
- Sánchez-Pinillos, M., Leduc, A., Ameztegui, A., Kneeshaw, D., Lloret, F. et Coll, L. (2019). Resistance, Resilience or Change: Post-disturbance Dynamics of Boreal Forests After Insect Outbreaks. *Ecosystems*, 1-16.
- Schneider, R., Franceschini, T., Fortin, M., Martin-Ducup, O., Gauthray-Guyénet, V., Larocque, G. R., . . . Bérubé-Deschênes, A. (2016). Growth and yield models for predicting tree and stand productivity. Dans *Ecological Forest Management Handbook* (vol. 141, p. 141-178). ROUTLEDGE in association with GSE Research.

- Sharpe, P. J. (1990). Forest modeling approaches: compromises between generality and precision. Dans *Process Modeling of Forest Growth Responses to Environmental Stress*. (p. 180-190). Timber Press, Portland, OR.
- Shepperd, W. D. (2001). Manipulations to regenerate aspen ecosystems. Dans *Sustaining Aspen in Western Landscapes: Symposium Proceedings* (p. 355-365).
- Shugart Jr, H. H. et West, D. C. (1980). Forest succession models. *BioScience*, 30(5), 308-313.
- Simard, M.-J., Bergeron, Y. et Sirois, L. (2003). Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(4), 672-681.
- Simard, M. J., Bergeron, Y. et Sirois, L. (1998). Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 575-582.
- Stewart, J. D., Landhäusser, S. M., Stadt, K. J. et Lieffers, V. J. (2001). Predicting natural regeneration of white spruce in boreal mixedwood understories. *The Forestry Chronicle*, 77(6), 1006-1013.
- Sutton, A. et Tardif, J. C. (2008). Dynamique des épidémies de la livrée des forêts du Manitoba au Nouveau-Brunswick. Dans P. d. l. U. d. Québec (dir.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (p. 193-213). Québec, Québec : Presses de l'Université du Québec.
- Vaillancourt, M.-A., De Granpré, L., Gauthier, S., Leduc, A., Kneeshaw, D., Bergeron, Y. et Claveau, Y. (2008). Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique. Dans P. d. l. U. d. Québec (dir.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (p. 41-60). Québec, Québec : Presses de l'Université du Québec.
- Weir, J. M. et Johnson, E. A. (1998). Effects of escaped settlement fires and logging on forest composition in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(3), 459-467.

## GLOSSAIRE

- Peuplement équiennne : composé d'arbres ayant approximativement le même âge (une seule classe d'âge).
- Peuplement inéquiennne : composé d'arbres ayant des âges très différents (plusieurs classes d'âge).
- Peuplement avec une structure irrégulière : composé d'arbres ayant différents âges (plus étages) et dont les dimensions sont très différentes.
- Peuplement avec une structure régulière : composé d'arbres de la même classe d'âge (un seul étage) et ayant des dimensions similaires.
- Pessière : forêt dont les peuplements sont dominés par les épinettes.