



ESTIMATION DE LA PRODUCTION DE BOIS MORT DANS LES FORÊTS PRÉINDUSTRIELLES DE L'EST-DU-QUÉBEC

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© MARIE-EVE LAJOIE

Mai 2017

Composition du jury :

Robert Schneider, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Dominique Arseneault, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Luc Sirois, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Jean-Claude Ruel, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 20 décembre 2016

Dépôt final le 5 mai 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

À mes parents qui m'ont appris
la persévérance dans le labeur et
l'amour de la terre et de la nature

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes directeurs, Dominique Arseneault et Luc Sirois, pour leurs judicieux conseils, leur patience et leur disponibilité malgré leur horaire chargé. Merci d'avoir poussé mes réflexions, mes interrogations et mes recherches pour améliorer ce projet. Je remercie grandement Nicolas Casajus et Alain Caron pour leur aide technique sur R afin de matérialiser notre nouvelle méthodologie aux diverses complications. Je remercie la Chaire de recherche sur la forêt habitée, la Fondation de l'UQAR, le FQRNT et le CRSNG pour leur soutien financier.

Bien entendu je dois remercier chaleureusement la joyeuse famille aux diverses origines du laboratoire de dendrochronologie et d'écologie historique. Merci à Sébastien Dupuis, notre cher professionnel de recherche et doyen du labo, pour son soutien moral, scientifique, philosophique et musical! Sans son aide à relativiser les choses, certaines journées auraient été bien longues. Merci également à Tasneem Elzein pour son aide précieuse dans la compréhension et les corrections de la GIGANTESQUE base de données de la compagnie Price. Merci pour son soutien et sa patience pour mes mille et une questions. Merci également à Gabriel Fortin, Fabio Gennaretti, Sophia-Elvire Thompson et Mathilde Marchais pour leur soutien, leur amitié et leur joie de vivre. Je tiens à remercier nos confrères forestiers et voisins de couloir du laboratoire de Robert Schneider pour leur amitié et leur soutien sur tous les plans. Merci à Robert, Ulysse (et Xiomara), Vincent, Tony (et Mathilde), Alexa (et Mathieu), Bérengère et Olivier, vous êtes de merveilleuses personnes sans qui nos soirées ne seraient pas de superbes et inoubliables soirées! Merci à tous, incluant surtout notre cher ami Guillaume, de nous avoir inclus et donnés leur amitié autant à moi qu'à mon conjoint, Joël, qui s'exilait avec moi à Rimouski pour ma maîtrise.

Un remerciement tout spécial à mon conjoint, Joël Boudreault, pour son soutien infaillible autant en moments de doutes, de joie et de défis. Merci pour son écoute, sa philosophie de vie et sa fâcheuse tendance à jouer l’avocat du diable. Je remercie également mes parents, Alain et Élane, pour leur soutien et leur écoute à chaque étape de ce projet. Je les remercie de m’avoir accueillie à la maison (à seulement à 1 h de Rimouski, YÉ!), lorsque je n’en pouvais plus de la science! Merci maman pour les petits plats maisons!

Un remerciement particulier au fleuve, une source de plénitude, de ressourcement et d’émerveillement à tout moment de l’année, essentielle à une Bas-Laurentienne de souche. Je remercie finalement la fantastique musique de film, épique et *uplifting* d’Audiomachine, Thomas Bergensen, Brunuhville, Ivan Torrent et Tony Anderson sans quoi mes journées n’auraient pas été aussi productives, motivantes et inspirantes.

RÉSUMÉ

Le bois mort joue un rôle important dans le soutien de la biodiversité forestière. Par contre, les estimations de la production de bois mort en forêts naturelles sont rares autant au Québec qu'ailleurs dans le monde. L'objectif de cette étude est d'estimer les taux annuels de production de bois mort dans la forêt préindustrielle de l'Est-du-Québec en se basant sur l'inventaire forestier d'arbres vivants faits en 1930, avant les coupes industrielles. Étant donné que l'abondance des tiges diminuait avec l'augmentation du diamètre des arbres, nous avons estimé la quantité d'arbres morts produite par classe de diamètre à partir de la différence d'effectifs entre les classes successives de diamètre. Les taux de production de bois mort par unité de temps ont ensuite été estimés à l'aide de relations âge-diamètre par espèce. Le taux maximal de production de bois mort provenait des peuplements conifériens avec 1,8 arbre mort/ha/an. Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) était le plus important producteur de bois mort à travers tout le paysage forestier de 1930. Nos estimés sont basés sur plus de 7300 placettes d'inventaire ce qui leur confère une robustesse et une représentativité importante. Cependant, l'utilisation de taux de croissance linéaires surestime probablement la production de bois mort des gros arbres. En tenant compte de ce biais, il est possible d'appliquer nos estimés de production de bois mort à la majorité de la forêt tempérée nordique du Québec. Ces résultats fourniront des informations utiles aux gestionnaires forestiers qui pourront faire un meilleur aménagement en tenant compte du bois mort.

Mots clés : bois mort, vieille forêt, forêt préindustrielle, Québec, aménagement écosystémique, forêt tempérée, inventaire forestier historique, *Abies balsamea*

ABSTRACT

Dead wood plays an important role in supporting forest biodiversity. However, estimates of recruitment rate of dead wood in natural forests are rare both in Quebec and around the world. The objective of this study is to estimate the annual rate of dead wood input per hectare in the preindustrial temperate forests of eastern Quebec, based on a detailed inventory of standing living trees made between 1928 and 1930, prior to extensive logging. Since the abundance of stems decreased with increasing diameter of trees, we estimated the amount of dead wood produced by diameter class by subtracting stems densities between consecutive diameter classes. Recruitment rates of dead wood per unit of time were estimated by using an age-diameter relationship. The highest recruitment rate of dead wood was produced in coniferous stands with 1.8 dead trees/ha/year. Balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) was the biggest producer of dead wood stems throughout the 1930 forest landscape. Our estimates are based on more than 7300 inventory plots that confer to them robustness and an important representativeness. However the use of linear growth rates probably overestimated the recruitment rates of dead wood among larger trees. Acknowledging this bias, it's possible to apply our estimates of dead wood recruitment at the majority of the northern temperate forest of Quebec. These results will lead to silvicultural guidelines to help managers set dead wood targets.

Keywords: dead wood, old-growth forest, pre-industrial forest, Quebec, ecosystem-based management, temperate forest, historical forest inventory, *Abies balsamea*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ	xii
ABSTRACT	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX	xvii
LISTE DES FIGURES	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 ESTIMATION DE LA PRODUCTION DE BOIS MORT DANS LES FORÊTS PRÉINDUSTRIELLES DE L'EST-DU-QUÉBEC.....	11
1.1 INTRODUCTION	11
1.2 RÉGION D'ÉTUDE	16
1.3 MATÉRIELS ET MÉTHODES	17
1.3.1 DONNEES D'ARCHIVES.....	17
1.3.2 SELECTION DES DONNEES	19
1.3.3 TRAITEMENTS ET ANALYSES DES DONNEES	22
1.3.4 INTERVALLES DE CONFIANCE.....	26
1.4 RÉSULTATS.....	27
1.5 DISCUSSION.....	35
1.5.1 BIAIS METHODOLOGIQUES	35
1.5.2 INFLUENCE DES PERTURBATIONS NATURELLES.....	39
1.5.3 APPORT <i>VS</i> STOCK DE BOIS MORT	40

1.5.4	PORTEE GEOGRAPHIQUE DES ESTIMES OBTENUS	41
1.5.5	APPLICATION DES RESULTATS A L'AMENAGEMENT DES FORETS	42
1.6	CONCLUSION.....	43
	CONCLUSION GÉNÉRALE	45
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	48

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Répartition et superficie des placettes sélectionnées selon le type de couvert forestier et la classe d'altitude.....	21
Tableau 2 : Taux moyen d'accroissement annuel en diamètre pour les principaux taxons.....	25
Tableau 3 : Diamètre à partir duquel la croissance des gros arbres est surestimée dans les calculs faits à partir des taux de croissance du Guide sylvicole du Québec	38

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Localisation de l'inventaire de la compagnie Price dans le contexte des biomes terrestres de l'est de l'Amérique du Nord (A; CCE, 1997) et des domaines bioclimatiques de l'est du Québec (B; MRN, 2016)	18
Figure 2 : Étapes du calcul du taux de production annuelle de bois mort par classe de diamètre d'un taxon à partir de sa structure diamétrale.....	24
Figure 3 : Structure diamétrale des arbres vivants (a) et taux de production annuelle de bois mort (b) en fonction du diamètre des tiges pour l'ensemble des taxons et des strates environnementales où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance.....	28
Figure 4 : Structure diamétrale des arbres vivants (a, c) et taux de production annuelle de bois mort (b, d) par couvert forestier (a, b) et par classe d'altitude (c, d) où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance.....	29
Figure 5 : Structure diamétrale des arbres vivants (a,b,c) et taux de production annuelle de bois mort (d,e,f) par taxon et type de couvert pour l'ensemble des classes d'altitude où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance	31
Figure 6 : Structure diamétrale des arbres vivants (a,b,c) et taux de production annuelle de bois mort (d,e,f) par taxon et selon les trois classes d'altitude pour l'ensemble des couverts forestiers où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance.....	32

Figure 7 : Taux spécifique de production annuelle de bois mort en fonction du diamètre des tiges dans chaque type de couvert forestier pour les six taxons considérés, sapin baumier (a), épinettes (b), thuya occidental (c), érables (d), bouleau blanc (e), bouleau jaune (f), et pour l'ensemble des classes d'altitude où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance 33

Figure 8 : Taux spécifique de production annuelle de bois mort en fonction du diamètre des tiges dans chaque classe d'altitude pour les six taxons considérés, sapin baumier (a), épinettes (b), thuya occidental (c), érables (d), bouleau blanc (e), bouleau jaune (f), et pour l'ensemble des couverts forestiers où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance 34

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Dans la zone tempérée nordique de l'est du Canada, la plupart des forêts préindustrielles, c'est-à-dire antérieures à l'épisode d'exploitation massive qui a démarré au début du 20^e siècle, avaient une structure complexe et une composition diversifiée en espèces. Elles étaient dynamisées par un régime de perturbations secondaires incluant des trouées, des chablis et des épidémies d'insectes (Lorimer, 1977; Payette *et al.*, 1990). Ces forêts étaient dominées par des conifères à croissance lente, typiques des forêts anciennes (Kneeshaw et Bergeron, 1998; Bergeron, 2000), principalement des espèces tolérantes à l'ombre et mal adaptées au feu (Dupuis *et al.*, 2011; Terrail *et al.*, 2014). Dans la région du Bas-Saint-Laurent par exemple, les forêts dominées par les conifères occupaient environ la moitié du paysage forestier naturel avant les premières coupes industrielles du début du 20^e siècle, alors que les forêts mélangées et les forêts d'arbres à feuillage décidu n'occupaient respectivement que 30 % et 3 % de ce paysage (Boucher *et al.*, 2009b). Les principaux conifères étaient les épinettes (*Picea* spp.), le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), alors que les feuillus étaient principalement représentés par le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.) et les érables (*Acer* spp.) (Dupuis *et al.*, 2011; Terrail, 2013). Les sapins, les épinettes, les thuyas et les érables étaient souvent dominants dans les peuplements alors que le bouleau jaune et le bouleau à papier étaient surtout présents comme espèces d'accompagnement, même s'ils étaient fréquents d'un peuplement à l'autre. Les peupliers (*Populus* spp.) et les pins (*Pinus* spp.) étaient rares (Dupuis *et al.*, 2011). L'altitude influençait la composition des forêts de sorte que les peuplements dominés par les feuillus occupaient les positions sommitales des collines et les hauts versants, alors que

les conifères occupaient les bas versants et les dépressions (Boucher *et al.*, 2006; Dupuis *et al.*, 2011).

Les forêts préindustrielles ont été très affectées par l'anthropisation du territoire, phénomène par lequel les humains modifient et influencent l'environnement qui les entoure (Vitousek *et al.*, 1997; Crutzen et Steffen, 2003; Ellis *et al.*, 2013; Lewis et Maslin, 2015). Ce phénomène est particulièrement important dans les forêts tempérées de l'Amérique du Nord à cause de la colonisation européenne récente (Williams, 1982; Fortin et Lechasseur, 1993; Foster *et al.*, 1998). Les forêts ont été particulièrement affectées par les activités humaines au cours de la période industrielle, notamment par la conversion des forêts en terres agricoles et par les coupes à grande échelle (Guay, 1942; Williams, 1982; Bawden, 1997; Foster *et al.*, 1998). Ce nouveau régime de perturbations a entraîné d'importantes transformations tant au niveau de la composition que de la structure des forêts (Greeley, 1925; Foster *et al.*, 1998; Boucher *et al.*, 2009b; Thompson *et al.*, 2013). Ces changements ont souvent entraîné une perte de biodiversité dans les forêts aménagées (Andersson et Hytteborn, 1991; Esseen *et al.*, 1997; Vitousek *et al.*, 1997; Schulte *et al.*, 2007). Par exemple, au Canada, plusieurs populations de caribous forestiers (*Rangifer tarandus caribou*) et de chauves-souris sont en déclin à cause des activités humaines (Hutson *et al.*, 2001; McLoughlin *et al.*, 2003; Festa-Bianchet *et al.*, 2011).

Les forêts préindustrielles conifériennes ont été remplacées par des forêts mélangées ou dominées par des essences à feuillage décidu, essentiellement composées d'espèces qui ont une croissance rapide ou qui s'établissent de manière opportuniste dans les sites perturbés (Dyer, 2001; Kouki *et al.*, 2001; Dupuis *et al.*, 2011; Thompson *et al.*, 2013). Par exemple, dans la région de Rimouski, 12 % à 25 % du territoire occupé par les forêts conifériennes s'est transformé en forêts mélangées entre 1930 et 2000 (Boucher *et al.*, 2009b). En même temps, l'abondance des érables, des peupliers et des bouleaux (*Betula* spp.) a beaucoup augmenté aux dépens des conifères dans toute la forêt tempérée nordique

de l'est de l'Amérique du Nord (Siccama, 1971; Bürgi *et al.*, 2000; Dyer, 2001; Dupuis *et al.*, 2011). La dominance de l'éérable rouge (*Acer rubrum* L.) et de l'éérable à sucre (*A. saccharum* Marsh.) s'est accrue (Siccama, 1971; Bürgi *et al.*, 2000; Thompson *et al.*, 2013), probablement à cause de leur taux de germination élevé (Fei et Steiner, 2009), de leur tolérance à l'ombre (Fei et Steiner, 2009), de leur capacité à pousser rapidement dans les trouées et de leur aptitude à s'établir et à pousser sur plusieurs types de sols (Abrams, 1998; Lin et Augspurger, 2008). Le thuya a été particulièrement affecté par une récolte excessive (Langelier, 1906; Dupuis *et al.*, 2011), mais aussi à cause de sa croissance lente, de sa difficulté à se régénérer après les coupes (Bergeron et Charron, 1994) et de l'impact du broutage par le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* Zimmerman; Heitzman *et al.*, 1997; Forester *et al.*, 2008). Aujourd'hui, le thuya se retrouve principalement dans des zones qui étaient inaccessibles ou qui ont été moins touchées par les coupes, soit dans des zones humides et des falaises abruptes (Langelier, 1906; Curtis, 1946; Kelly et Larson, 1997; Danneyrolles *et al.*, 2016). L'abondance des épinettes a aussi diminué, alors que les sapins semblent avoir été peu touchés (Dupuis *et al.*, 2011).

En plus de modifier la composition des forêts, l'anthropisation du territoire a eu un impact sur la structure interne des peuplements. Un inventaire forestier du gouvernement provincial réalisé en 1938 dans l'Est-du-Québec (Guay, 1939) indique que la majorité des forêts non coupées de l'époque, c'est-à-dire 70 % du paysage forestier (Boucher *et al.*, 2006), avait une structure composée de plusieurs cohortes d'arbres de différentes tailles. En 1930, au moins 75 % du territoire non coupé des bassins versants des rivières Rimouski, Mitis et Matane était composé de peuplements de plus de 100 ans (Boucher *et al.*, 2009b). Ces forêts irrégulières et inéquiennes ont subi des perturbations majeures pendant les décennies suivantes, notamment des feux d'origine anthropique (exemple: feu d'abattis), des coupes (Buies, 1895; Foster *et al.*, 1998; Lorimer, 2001; Terrail, 2013) et des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE; *Choristoneura fumiferana* (Clemens); Boulanger et Arseneault, 2004). Entre 1930 et 2000, une partie importante de la superficie

(17 % à 28 %) des peuplements conifériens dans la région de Rimouski s'est transformée en peuplements en régénération (Boucher *et al.*, 2009b).

L'un des éléments structuraux des forêts préindustrielles ayant été le plus touché par les activités anthropiques est l'abondance du bois mort. Par exemple, lors d'activités d'aménagement, les arbres sénescents et les chicots étaient considérés comme une entrave à plusieurs opérations sylvicoles, notamment pour le reboisement, et par conséquent, ils étaient abattus (Angers, 2009). De plus, les perturbations récurrentes n'ont pas permis aux forêts de vieillir (Foster *et al.*, 1998; Schulte *et al.*, 2007), de sorte qu'elles ne peuvent plus produire plusieurs types de bois mort caractéristiques des vieilles forêts (Hunter, 1990; Siitonen *et al.*, 2001; Villeneuve et Brisson, 2003; Abkenari *et al.*, 2012). C'est pourquoi dans les forêts aménagées d'aujourd'hui, le volume total de bois mort représente en moyenne seulement 15 % du volume de bois mort présent dans les forêts préindustrielles (Fridman et Walheim, 2000; Siitonen *et al.*, 2000). Les données sur le bois mort dans les rares forêts tempérées d'Amérique du Nord encore exemptes d'influences anthropiques indiquent des stocks de bois mort qui varient entre 8 et 200 m³/ha (Tyrrell et Crow, 1994; Hale *et al.*, 1999; Aakala *et al.*, 2008). Cette grande variabilité dans les stocks est due entre autres à l'âge du peuplement, la composition en espèces, le taux de mortalité et la productivité du site (Gore et Patterson, 1986; Tyrrell et Crow, 1994).

Le bois mort est considéré comme un élément structural majeur des écosystèmes forestiers, car il remplit différentes fonctions écologiques cruciales (Harmon *et al.*, 1986). Il joue un rôle dans la productivité des écosystèmes forestiers en influençant le cycle des nutriments et le cycle de l'eau (Maser et Trappe, 1984; Harmon *et al.*, 1986; Arthur et Fahey, 1990). Il fournit entre autres de la matière organique au sol et il retient l'humidité en période de sécheresse (Stevens, 1997). Le bois mort favorise aussi la stabilité du sol dans les pentes et ralentit le ruissellement, limitant ainsi l'érosion (Stevens, 1997). Le bois mort aide à soutenir une grande diversité d'espèces lorsqu'il est abondant et diversifié en taille et

en stade de décomposition (Siitonen *et al.*, 2001; Grotte *et al.*, 2012), notamment grâce à son rôle d'habitat (Maser et Trappe, 1984; Grove, 2002). Il fournit un abri et une source de nutriments et d'eau pour des bactéries, des champignons, des insectes, des lichens, des hépatiques, des mousses, des semis d'arbres et d'arbustes, des oiseaux, des chauves-souris et des petits mammifères (McCullough, 1948; McKee *et al.*, 1982; Cline et Phillips, 1983; Maser et Trappe, 1984; Harmon *et al.*, 1986; Schiegg, 2000; Hutson *et al.*, 2001; Hauck *et al.*, 2013). Par exemple, dans des forêts dominées par l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst.) du sud de la Suède, 16 espèces de bryophytes spécialisées, dont plusieurs étaient en voie de disparition, ont été retrouvées sur du bois mort en forêt naturelle comparativement à cinq espèces en forêt aménagée (Andersson et Hytteborn, 1991). En Grande-Bretagne, il a été démontré qu'il y avait une plus grande biodiversité de lichens dans des peuplements semi-naturels que dans des plantations, due à la présence de vieux arbres et de bois mort (Humphrey *et al.*, 2002). Dans la forêt nationale de Siuslaw (Oregon, É.-U.) qui est composée à 70 % de vieilles forêts de sapins Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), le nombre d'espèces dépendantes du bois mort augmente en fonction du stade de succession de la forêt pour les mammifères (50 % d'augmentation entre le stade régénération et forêt mature) et les oiseaux (400 % d'augmentation entre les mêmes stades; Cline et Phillips, 1983). En Finlande, 75 % des coléoptères forestiers menacés d'extinction dépendent du bois mort (Komonen, 2003). Au Québec, ce type de données est fragmentaire, mais Darveau et Desrochers (2001) ont élaboré une liste des 62 principales espèces de vertébrés utilisant les chicots et les débris ligneux. Étant donné que le bois mort dans les forêts aménagées d'aujourd'hui est rare en Europe et peu fréquent au Québec, les espèces qui en dépendent ne peuvent pas s'y installer ou s'y maintenir facilement, ce qui limite la biodiversité forestière.

La mortalité des arbres et ce qui l'engendre est un des facteurs à prendre en compte lorsqu'on étudie le bois mort. La mort de l'arbre est le résultat de diverses interactions entre l'environnement et l'arbre vivant et la manière dont l'arbre meurt a un impact subséquent

sur l'écosystème (Franklin *et al.*, 1987). Par exemple, la quantité de vieux débris ligneux dépend de plusieurs facteurs causant la mortalité au sein d'un peuplement comme les perturbations naturelles et la compétition entre les arbres (Hély *et al.*, 2000). Les causes de mortalité des arbres peuvent être subdivisées de deux manières, soit en facteurs biotiques et abiotiques, soit en facteur densité-dépendante et densité-indépendante (Franklin *et al.*, 1987; Franklin *et al.*, 2002). Les facteurs biotiques sont les maladies, les insectes, la vieillesse, l'humain, etc. (Laarmann *et al.*, 2009). Les facteurs abiotiques sont les stress environnementaux, comme les basses températures, les inondations, les sécheresses, les feux, les vents violents, etc. (Franklin *et al.*, 1987; Laarmann *et al.*, 2009). La mortalité par densité-dépendante est la compétition entre les arbres (ou autoéclaircie), alors que la mortalité par densité-indépendante est causée par les vents, les maladies ou les insectes (Franklin *et al.*, 2002 ; Laarmann *et al.*, 2009). Le temps et l'espace sont des éléments influençant les causes de mortalité, car les taux et les mécanismes de mortalité diffèrent selon le stade de développement de la forêt et l'échelle spatiale utilisée (Franklin *et al.*, 1987). Par exemple, un jeune peuplement va subir plus de stress environnementaux et de compétition interspécifique qu'un vieux peuplement qui est plus sujet à être affecté par le vent, les pathogènes et les désordres physiologiques (Franklin *et al.*, 1987). Dans le cas du bois mort des forêts préindustrielles, il est issu de ces trois dernières causes de mortalité.

La décomposition est un long processus débutant par la fragmentation du bois mort en plus fines particules. L'eau percole à travers les particules de bois, les matières solubles se dissolvent, la structure interne faiblit ce qui permet l'apparition de fissures (Stevens, 1997). Durant tout ce processus, une suite d'organismes colonisant le bois mort, comme les insectes saproxyliques, les champignons et les microbes (Harmon *et al.*, 1986; Stevens, 1997; Vallauri *et al.*, 2002), participent au processus de décomposition de la matière organique qui ultimement se transforme en dioxyde de carbone (Stevens, 1997). La décomposition du bois mort implique donc une suite d'interactions permettant à une

diversité d'espèces de survivre, incluant les espèces spécialisées au bois mort (Vallauri *et al.*, 2002).

La plupart des études sur les rôles écologiques du bois mort proviennent des forêts de la Fennoscandie et des États-Unis (Angers, 2009), alors que les études en forêts canadiennes ont débuté plus récemment. Certains aspects demeurent encore mal compris, comme la relation entre le bois mort et l'herpétofaune (Owens *et al.*, 2008; Otto *et al.*, 2013) et le rôle du bois mort dans le cycle du carbone et des nutriments (Bade *et al.*, 2015; Garbarino *et al.*, 2015). En outre, l'une des principales lacunes des études disponibles est l'absence de perspective à long terme ou sur une grande échelle spatiale en ce qui concerne la production de bois mort. Les études sur la quantification du bois mort en forêts ont généralement été réalisées sur de petites superficies peu représentatives du paysage dans lequel elles se trouvent (Graae et Heskjær, 1997; von Oheimb *et al.*, 2007), ce qui les rend peu généralisables sur de plus grands ensembles.

L'utilisation de données d'archives forestières s'avère une approche valable pour documenter la production de bois mort dans le contexte de l'absence presque totale de forêts actuellement exempte d'influences humaines directes. L'utilisation d'anciennes cartes forestières ou de photos aériennes permet d'avoir un aperçu des principaux peuplements et du régime de perturbations touchant un grand territoire, mais les photos aériennes couvrent les forêts à partir du 20^e siècle seulement (Pinna *et al.*, 2009). Les archives d'arpentage et d'exploration permettent d'avoir un portrait des peuplements, de la composition en espèces et des perturbations ayant touché un grand territoire et peuvent remonter quelques siècles en arrière (Lorimer, 1977; Cogbill *et al.*, 2002; Pinna *et al.*, 2009; Boucher *et al.*, 2014). En Amérique du Nord, les plus vieux relevés comme les *metes and bounds surveys* datent du début de la colonisation européenne (Whitney et DeCant, 2001), mais ce type de relevés comporte plusieurs défis de compilations et de traitements,

ainsi que des données parfois clairsemées ou entachées d'erreurs et comprenant peu d'informations sur le bois mort (Whitney et DeCant, 2001; Pinna *et al.*, 2009).

Comme la forte exploitation des forêts du Bas-Saint-Laurent a éliminé les forêts naturelles qui auraient pu servir de référence pour fixer des cibles de quantité de bois mort à maintenir, il faut trouver une alternative pour évaluer la quantité de bois mort que pouvaient générer ces forêts naturelles. Nous disposons de plusieurs inventaires forestiers extensifs réalisés entre 1928 et 1930, alors que l'intensification de l'exploitation forestière ne faisait que commencer. La compagnie *Price Brother's* a inventorié la forêt grâce à un réseau de plus de 16 000 parcelles en classifiant les tiges vivantes selon leur diamètre et leur espèce (Terrail *et al.*, 2014). Même si le bois mort n'a pas été inventorié directement à cette époque, il est possible d'utiliser la structure diamétrale des arbres vivants pour estimer la production de bois mort. Étant donné la rareté des études sur la production de bois mort en forêts naturelles au Québec et à l'échelle du paysage, la présente étude apportera des données nouvelles pour prendre des décisions éclairées concernant le bois mort.

Depuis les années 2000, plusieurs juridictions, dont le Québec, ont intégré la valeur écologique du bois mort en aménagement forestier (MRNFP, 2005). Le gouvernement du Québec préconise désormais l'aménagement écosystémique comme approche pour la gestion des forêts publiques du Québec. L'aménagement écosystémique consiste « à considérer la forêt naturelle comme modèle afin de créer une forêt aménagée qui contribue au maintien de la biodiversité » (MRNF, 2010). Par l'intermédiaire de la Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier (LRQ, c A-18.1), l'aménagement écosystémique vise à diminuer les écarts entre les forêts aménagées et les forêts naturelles dans chaque région administrative. Dans la région du Bas-Saint-Laurent, la densité minimale de chicots et de gros débris ligneux a été identifiée comme l'un des principaux enjeux de l'aménagement écosystémique qui permettrait de maintenir à long terme des

écosystèmes forestiers fonctionnels et productifs (MRNF, 2010; Lavoie *et al.*, 2013), un enjeu que la présente étude permettra d'éclairer.

L'objectif de cette recherche est d'estimer les taux moyens de production de bois mort par classe de diamètre, par espèce, par année et par hectare dans les forêts préindustrielles inventoriées par la compagnie Price au début de 20^e siècle. Ces taux seront comparés entre les classes d'altitude, les espèces et les types de couvert forestier.

L'unique chapitre sous forme d'article permet de répondre à cet objectif en décrivant d'abord dans la méthodologie le processus de sélection et de classification des données d'inventaire de la compagnie Price. Comme les données sont des inventaires d'arbres vivants, une description des prémisses et des calculs effectués permettant d'obtenir les productions de bois mort a été par la suite détaillée, de même que l'explication de l'obtention des intervalles de confiance permettant de comparer les différents taux de production de bois mort. L'interprétation des résultats se concentre sur les biais de la méthodologie employée, l'influence des perturbations naturelles sur les estimés de production de bois mort, leur portée géographique et leur application dans l'aménagement écosystémique des forêts.

CHAPITRE 1

ESTIMATION DE LA PRODUCTION DE BOIS MORT DANS LES FORÊTS PRÉINDUSTRIELLES DE L'EST-DU-QUÉBEC

1.1 INTRODUCTION

Dans la zone tempérée nordique de l'est du Canada, la plupart des forêts préindustrielles, c'est-à-dire antérieures à l'épisode d'exploitation massive qui a démarré au début du 20^e siècle, avaient une structure complexe et une composition diversifiée en espèces. Elles étaient dynamisées par un régime de perturbations secondaires incluant des trouées, des chablis et des épidémies d'insectes (Lorimer, 1977; Payette *et al.*, 1990). Ces forêts étaient dominées par des conifères à croissance lente, typiques des forêts anciennes (Kneeshaw et Bergeron, 1998; Bergeron, 2000), principalement des espèces tolérantes à l'ombre et mal adaptées au feu (Dupuis *et al.*, 2011; Terrail *et al.*, 2014). Dans la région du Bas-Saint-Laurent par exemple, les forêts dominées par les conifères occupaient environ la moitié du paysage forestier naturel avant les premières coupes industrielles du début du 20^e siècle, alors que les forêts mélangées et les forêts d'arbres à feuillage décidu n'occupaient respectivement que 30 % et 3 % de ce paysage (Boucher *et al.*, 2009b). Les principaux conifères étaient les épinettes, le sapin baumier et le thuya occidental, alors que les feuillus étaient principalement représentés par le bouleau à papier, le bouleau jaune et les érables (Dupuis *et al.*, 2011; Terrail, 2013). Les peupliers et les pins étaient rares (Dupuis *et al.*, 2011). L'altitude influençait la composition des forêts, ce qui fait en sorte que les peuplements dominés par les feuillus occupaient les positions sommitales des collines et les hauts versants, alors que les conifères occupaient les bas versants et les dépressions (Boucher *et al.*, 2006; Dupuis *et al.*, 2011).

Cependant, les forêts préindustrielles ont été très affectées par l'anthropisation du territoire au cours de la période industrielle, notamment par la conversion des forêts en terres agricoles et par les coupes à grande échelle (Guay, 1942; Williams, 1982; Bawden, 1997; Foster *et al.*, 1998). À mesure que les forêts ont été anthropisées, elles ont subi un changement de régime de perturbations qui a entraîné d'importantes transformations tant au niveau de leur composition que de leur structure (Greeley, 1925; Foster *et al.*, 1998; Boucher *et al.*, 2009b; Thompson *et al.*, 2013). Les forêts préindustrielles conifériennes ont été remplacées par des forêts mélangées ou dominées par des essences à feuillage décidu, essentiellement composées d'espèces qui ont une croissance rapide ou qui s'établissent de manière opportuniste dans les sites perturbés (Dyer, 2001; Kouki *et al.*, 2001; Dupuis *et al.*, 2011; Thompson *et al.*, 2013). Par exemple, dans la région de Rimouski, 12 % à 25 % du territoire occupé par les forêts conifériennes s'est transformé en forêts mélangées entre 1930 et 2000 (Boucher *et al.*, 2009b). En même temps, l'abondance des érables, des peupliers et des bouleaux a beaucoup augmenté aux dépens des conifères (Siccama, 1971; Bürgi *et al.*, 2000; Dyer, 2001; Dupuis *et al.*, 2011). La dominance de l'érable rouge et de l'érable à sucre s'est accrue (Siccama, 1971; Bürgi *et al.*, 2000; Thompson *et al.*, 2013), probablement à cause de leur taux de germination élevé (Fei et Steiner, 2009), de leur capacité à pousser rapidement dans les trouées et de leur aptitude à s'établir et à pousser sur plusieurs types de sols (Abrams, 1998; Lin et Augspurger, 2008). Le thuya a été particulièrement affecté par une récolte excessive (Langelier, 1906; Dupuis *et al.*, 2011), mais aussi à cause de sa croissance lente, de sa difficulté à se régénérer après les coupes (Bergeron et Charron, 1994) et de l'impact du broutage par le cerf de Virginie (Heitzman *et al.*, 1997; Forester *et al.*, 2008). L'abondance des épinettes a aussi diminué, alors que les sapins semblent avoir été peu touchés (Dupuis *et al.*, 2011).

En plus de modifier la composition des forêts, l'anthropisation du territoire a eu un impact sur la structure interne des peuplements. Un inventaire forestier du gouvernement provincial réalisé en 1938 dans l'Est-du-Québec (Guay, 1939) indique que la majorité des

forêts non coupées de l'époque, c'est-à-dire 70 % du paysage forestier (Boucher *et al.*, 2006), avait une structure composée de plusieurs cohortes d'arbres de différentes tailles. En 1930, au moins 75 % du territoire non coupé des bassins versants des rivières Rimouski, Mitis et Matane était composé de peuplements de plus de 100 ans (Boucher *et al.*, 2009b). Ces forêts irrégulières et inéquiennes ont subi des perturbations majeures pendant les décennies suivantes, notamment des feux d'origine anthropique (exemple: feu d'abattis), des coupes (Buies, 1895; Foster *et al.*, 1998; Lorimer, 2001; Terrail, 2013) et des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Boulanger et Arseneault, 2004). Entre 1930 et 2000, une partie importante de la superficie (17 % à 28 %) des peuplements conifériens dans la région de Rimouski s'est transformée en peuplements en régénération (Boucher *et al.*, 2009b).

L'un des éléments structuraux des forêts préindustrielles ayant été le plus touché par les activités anthropiques est l'abondance du bois mort. Par exemple, lors d'activités d'aménagement, les arbres sénescents et les chicots étaient considérés comme une entrave à plusieurs opérations sylvicoles, notamment pour le reboisement, et par conséquent, ils étaient abattus (Angers, 2009). De plus, ces perturbations récurrentes n'ont pas permis aux forêts de vieillir (Foster *et al.*, 1998; Schulte *et al.*, 2007), de sorte qu'elles ne peuvent plus produire plusieurs types de bois mort caractéristiques des vieilles forêts (Hunter, 1990; Siitonen *et al.*, 2001; Villeneuve et Brisson, 2003; Abkenari *et al.*, 2012). C'est pourquoi, dans les forêts aménagées d'aujourd'hui, le volume total de bois mort représente en moyenne seulement 15 % du volume de bois mort présent dans les forêts préindustrielles (Fridman et Walheim, 2000; Siitonen *et al.*, 2000). Les données sur le bois mort dans les rares forêts tempérées d'Amérique du Nord encore exemptes d'influences anthropiques indiquent des stocks de bois mort qui varient entre 8 et 200 m³/ha (Tyrrell et Crow, 1994; Hale *et al.*, 1999; Aakala *et al.*, 2008). Cette grande variabilité dans les stocks est due entre autres à l'âge du peuplement, la composition en espèces, le taux de mortalité et la productivité du site (Gore et Patterson, 1986; Tyrrell et Crow, 1994).

Le bois mort est considéré comme un élément structural majeur des écosystèmes forestiers, car il remplit plusieurs fonctions écologiques cruciales (Harmon *et al.*, 1986). Il joue un rôle dans la productivité des écosystèmes forestiers en influençant le cycle des nutriments et le cycle de l'eau (Maser et Trappe, 1984; Harmon *et al.*, 1986; Arthur et Fahey, 1990). Le bois mort aide à soutenir une grande diversité d'espèces lorsqu'il est abondant et diversifié en taille et en stade de décomposition (Siitonen *et al.*, 2001; Grotte *et al.*, 2012), notamment grâce à son rôle d'habitat (Maser et Trappe, 1984; Grove, 2002). Il fournit un abri et une source de nutriments et d'eau pour des bactéries, des champignons, des insectes, des lichens, des hépatiques, des mousses, des semis d'arbres et d'arbustes, des oiseaux, des chauves-souris et des petits mammifères (McCullough, 1948; McKee *et al.*, 1982; Cline et Phillips, 1983; Maser et Trappe, 1984; Harmon *et al.*, 1986; Schiegg, 2000; Hutson *et al.*, 2001; Hauck *et al.*, 2013). Par exemple, dans des forêts dominées par l'épinette de Norvège du sud de la Suède, 16 espèces de bryophytes spécialisées, dont plusieurs étaient en voie de disparition, ont été retrouvées sur du bois mort en forêt naturelle comparativement à cinq espèces en forêt aménagée (Andersson et Hytteborn, 1991). En Finlande, 75 % des coléoptères forestiers menacés d'extinction dépendent du bois mort (Komonen, 2003). Au Québec, ce type de données est fragmentaire, mais Darveau et Desrochers (2001) ont élaboré une liste des 62 principales espèces de vertébrés utilisant les chicots et les débris ligneux. Étant donné que le bois mort dans les forêts aménagées d'aujourd'hui est rare en Europe et peu fréquent au Québec, les espèces qui en dépendent ne peuvent pas s'y installer ou s'y maintenir facilement, ce qui limite la biodiversité forestière.

Depuis les années 2000, plusieurs juridictions, dont le Québec, ont intégré la valeur écologique du bois mort en aménagement forestier (MRNFP, 2005). Le gouvernement du Québec préconise désormais l'aménagement écosystémique comme approche pour la gestion des forêts publiques du Québec. L'aménagement écosystémique consiste « à considérer la forêt naturelle comme modèle afin de créer une forêt aménagée qui contribue

au maintien de la biodiversité » (MRNF, 2010). Par l'intermédiaire de la Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier (LRQ, c A-18.1), l'aménagement écosystémique vise à diminuer les écarts entre les forêts aménagées et les forêts naturelles dans chaque région administrative. Dans la région du Bas-Saint-Laurent, la densité minimale de chicots et de gros débris ligneux a été identifiée comme l'un des principaux enjeux de l'aménagement écosystémique qui permettrait de maintenir à long terme des écosystèmes forestiers fonctionnels et productifs (MRNF, 2010; Lavoie *et al.*, 2013), un enjeu que la présente étude permettra d'éclairer.

Comme la forte exploitation des forêts du Bas-Saint-Laurent a éliminé les forêts naturelles qui auraient pu servir de référence pour fixer des cibles de quantité de bois mort à maintenir, il faut trouver une alternative pour évaluer la quantité de bois mort que pouvaient générer ces forêts naturelles. Nous disposons de plusieurs inventaires forestiers extensifs réalisés entre 1928 et 1930, alors que l'intensification de l'exploitation forestière ne faisait que commencer. La compagnie *Price Brother's* a inventorié la forêt grâce à un réseau de plus de 16 000 parcelles en classifiant les tiges vivantes selon leur diamètre et leur espèce (Terrail *et al.*, 2014). Même si le bois mort n'a pas été inventorié directement à cette époque, il est possible d'utiliser la structure diamétrale des arbres vivants pour estimer la production de bois mort. L'objectif de cette recherche est d'estimer les taux moyens de production de bois mort par classe de diamètre, par espèce, par année et par hectare dans les forêts préindustrielles inventoriées par la compagnie Price au début de 20^e siècle. Ces taux seront comparés entre les classes d'altitude, les espèces et les types de couvert forestier. Étant donné la rareté des études sur la production de bois mort en forêts naturelles au Québec et à l'échelle du paysage, la présente étude apportera des données nouvelles pour prendre des décisions éclairées concernant le bois mort, répondant ainsi à l'un des objectifs du gouvernement du Québec en aménagement forestier.

1.2 RÉGION D'ÉTUDE

L'étude a été réalisée au Bas-Saint-Laurent dans l'est du Québec. Cette région fait partie de la formation géologique des Appalaches, composée de roches sédimentaires altérées (Lajoie, 1972; Rowe, 1972). La topographie comprend de basses collines longeant le fleuve Saint-Laurent (25-350 m d'altitude), de hautes collines s'étendant vers le sud-est (350-600 m d'altitude) et des sommets allant jusqu'à 1 000 m vers le nord-est. Les dépôts de surface sont constitués principalement d'une mince couche de dépôts littoraux marins, d'altérites pouvant atteindre 1 mètre d'épaisseur, et de till d'épaisseur variable (Robitaille et Saucier, 1998). La texture des sols correspond à du sable loameux-argileux près de la côte et du loam à l'intérieur des terres (Tabi *et al.*, 1990). Le climat régional est de type continental humide (Environnement Canada, 2013; Gouvernement du Québec, 2015) avec une température moyenne annuelle de 3,5 °C et une somme thermique de 1 443 degrés-jours (> 5 °C). La moyenne des précipitations annuelles est de 933 mm, dont 35 % tombe sous forme de neige (Environnement Canada, 2017).

Cette région fait partie de la forêt septentrionale (CCE, 1997). Elle chevauche les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau jaune et de la sapinière à bouleau blanc (Saucier *et al.*, 2003). Les principales espèces arborescentes sont le sapin baumier, l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), l'érable à sucre, l'érable rouge, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloïdes* Michx.), le bouleau à papier, le bouleau jaune et le thuya occidental (Saucier *et al.*, 2003).

1.3 MATÉRIELS ET MÉTHODES

1.3.1 DONNEES D'ARCHIVES

Un inventaire forestier a été effectué entre 1928 et 1930 sur une superficie de 3 200 km² dans les secteurs de Rimouski et de Matane (Figure 1) afin d'estimer le volume de bois disponible dans les concessions forestières de la compagnie Price (Price Brothers and Company Limited, 1944). Les fiches de terrain originales ont été conservées dans le Fonds de la compagnie *Price Brother's* des Archives nationales du Québec. La forêt a été inventoriée grâce à un réseau de plus de 16 000 placettes systématiquement espacées de 100 à 300 m le long de transects séparés de 120 à 1 700 m. Chaque placette mesurait 5 chaînes (100,6 m) de longueur sur 0,5 chaîne (10,1 m) de largeur pour une superficie de 1 011,7 m². Dans chaque placette, les arbres vivants de plus de 3 pouces (7,6 cm) de diamètre ont été dénombrés selon l'espèce et par classe de diamètre de 2 pouces (5,1 cm) (Terrail *et al.*, 2014). Le réseau de placettes étant très dense (5 placettes/km² en moyenne), on estime qu'il fournit un portrait robuste de la forêt régionale de l'époque.

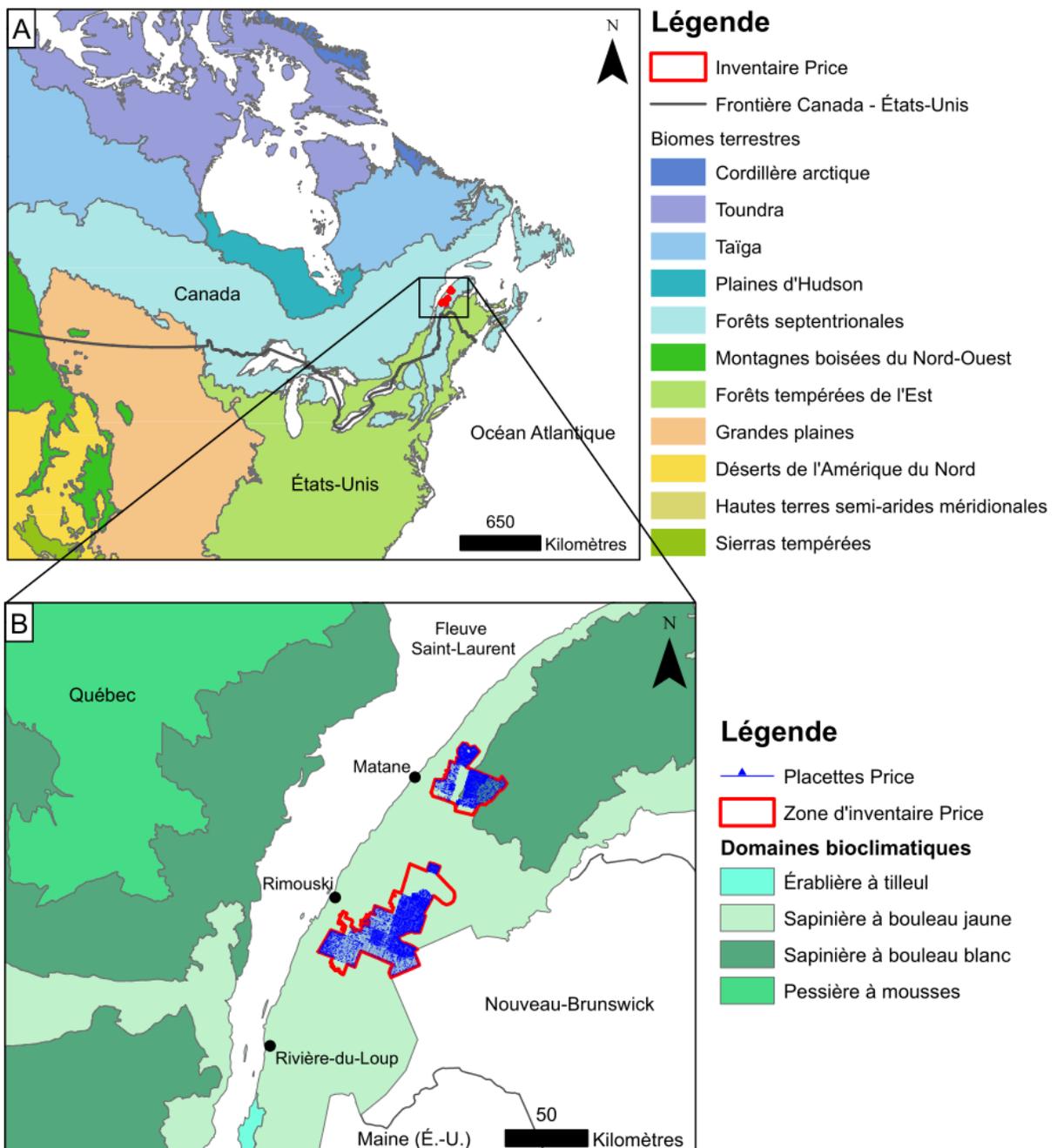


Figure 1 : Localisation de l'inventaire de la compagnie Price dans le contexte des biomes terrestres de l'est de l'Amérique du Nord (A; CCE, 1997) et des domaines bioclimatiques de l'est du Québec (B; MRN, 2016)

1.3.2 SELECTION DES DONNEES

Pour notre étude, nous avons retenu uniquement les placettes de forêts classifiées comme étant âgées de plus de 100 ans en 1930 et ne comportant aucune mention de coupe ou d'autres traces d'influence humaine dans les feuillets d'inventaire. Au total, 7 327 placettes ont été retenues dans les secteurs de Rimouski et de Matane. Les placettes ont été géoréférencées avec le logiciel ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2015) à partir de leur position (distance sur un transect d'inventaire) et de la cartographie des transects d'inventaire faite en 1930. L'altitude moyenne de chaque placette a été déterminée à l'aide des couches hypsométriques numériques de la région (MRNF, 2008).

Les 7 327 placettes ont été regroupées selon l'altitude et le couvert forestier pour former 12 strates environnementales différentes. On a considéré trois classes d'altitude (0-280 m, 280-400 m, 400-907 m) en se basant sur les résultats de Dupuis *et al.* (2011) qui ont montré que la dominance des espèces changeait avec l'altitude à l'époque préindustrielle, grâce aux pourcentages d'observations des taxons dans les inventaires précoloniaux. Ils ont démontré que sous 280 m d'altitude, le thuya, les épinettes et le sapin dominaient, alors qu'à partir de 280 m, la dominance des érables augmentait jusqu'à 400 m. Nous avons également classifié les placettes selon trois types de couvert forestier (feuillu, mélangé, résineux) en utilisant la densité relative de tiges conifériennes. La surface terrière n'a pas été utilisée afin d'éviter l'ajout d'un calcul supplémentaire basé sur des prémisses et des estimations qui aurait augmenté l'incertitude des calculs de la production de bois mort. Les placettes comportant plus de 75 % de tiges de conifères ou de feuillus ont été respectivement classifiées comme étant des peuplements résineux ou feuillus. Les peuplements mélangés comprenaient de 25 % à 74,9 % de tiges de résineux (Price Brothers and Company Limited, 1944). Nous avons considéré un 4^e type de couvert identifié lors de l'inventaire de 1930, les cédrières humides (« *swamp softwood* » dans l'inventaire de 1930). Près de 59 % des placettes retenues ont été classifiées comme comprenant un couvert

résineux, 36 % avaient un couvert mélangé, 1 % avaient un couvert feuillu et 4 % étaient des cédrières humides. Le nombre trop faible de placettes dans les peuplements feuillus (n=67) a entraîné l'abandon de cette classe dans les analyses, réduisant finalement le nombre de strates environnementales à neuf strates (trois types de couvert croisés avec trois classes d'altitude; Tableau 1).

Tableau 1 : Répartition et superficie des placettes sélectionnées selon le type de couvert forestier et la classe d'altitude

Couverts forestiers	Classes d'altitude	Nombre de placettes	Superficie totale des placettes (ha)	Pourcentage de superficie occupée sur la superficie totale placettes à l'étude
Feuillus	0-280 m	17	1,7	0,2
	280-400 m	27	2,7	0,4
	400-907 m	23	2,3	0,3
	Total	67	6,7	0,9
Mélangés	0-280 m	266	25,2	3,6
	280-400 m	689	68,4	9,6
	400-907 m	1652	164,4	23,2
	Total	2607	258,0	36,4
Résineux	0-280 m	691	65,0	9,2
	280-400 m	1760	170,5	24,0
	400-907 m	1868	180,4	25,4
	Total	4319	415,9	58,6
Cédrières humides	0-280 m	93	7,9	1,1
	280-400 m	168	15,1	2,1
	400-907 m	73	6,3	0,9
	Total	334	29,2	4,1
Tous les couverts	0-280 m	1067	99,8	14,1
	280-400 m	2644	256,7	36,1
	400-907 m	3616	353,4	49,8
TOTAL		7327	709,9	100,0

Seuls les six principaux taxons retrouvés sur le territoire en 1930 ont été conservés pour les analyses, soit le sapin baumier, le thuya occidental, le genre *Acer* (érable à sucre et érable rouge combinés), le genre *Picea* (épinette blanche, épinette rouge et épinette noire

combinées), le bouleau à papier et le bouleau jaune. Les érables et les épinettes ont été regroupés au niveau du genre puisqu'ils n'ont pas été identifiés plus précisément lors de l'inventaire de 1930. En 1930, les arbres « défectueux » ont été inventoriés séparément des autres taxons (par exemple : « *defective balsam* ») dus à leur mauvaise qualité pour le sciage. Nous avons groupé ces tiges avec leur espèce respective pour obtenir le véritable nombre d'arbres vivants pour chacun des 6 principaux taxons.

1.3.3 TRAITEMENTS ET ANALYSES DES DONNEES

Puisque le bois mort n'a pas été inventorié en 1930, nous avons utilisé la structure diamétrale (nombre de tiges/ha par classe de diamètre à hauteur de poitrine (DHP)) des arbres vivants pour estimer le taux de production annuelle de bois mort par classe de diamètre par espèce. En sélectionnant que les placettes âgées de plus de 100 ans où les forêts de cette région étaient en grande partie âgées de plus de 100 ans (Guay, 1939; Guay, 1942; Boucher *et al.*, 2009b) et que ces forêts étaient essentiellement dynamisées par des perturbations secondaires (Turner *et al.*, 1993; Boulanger et Arseneault, 2004), leur structure était donc principalement irrégulière et inéquienne (Guay, 1939; Lorimer, 1977; Payette *et al.*, 1990). En l'absence de perturbations sévères, on présume que les espèces de fin de succession dominaient (Boucher *et al.*, 2009a) et que les taux de mortalité et de production de bois mort étaient relativement stables à l'échelle des paysages (Leak, 1964; Tyrrell et Crow, 1994). En regroupant un grand nombre de placettes inventoriées dans des peuplements similaires, nous assumons qu'au moment de l'inventaire, la quantité de tiges ne passant pas d'une classe de diamètre à la suivante représente la quantité de tiges mortes dans cette classe (nécessitant pour ce faire des structures diamétrales décroissantes monotones). En combinant la structure diamétrale d'une espèce à une relation âge-diamètre, il est donc possible d'estimer le taux de mortalité des tiges par unité de temps, et

conséquemment le nombre de tiges mortes produites par classe de diamètre par année par espèce.

Quatre étapes de calcul ont permis d'obtenir les taux de production de bois mort à partir du nombre d'arbres vivants en 1930 (Figure 2). Premièrement, le nombre moyen d'arbres vivants par hectare par classe de diamètre et par taxon a été calculé pour chacune des neuf strates environnementales. Les distributions de fréquence des classes diamétrales ont été établies pour chaque taxon et chaque strate afin de vérifier la prémisse stipulant que les structures diamétrales étaient décroissantes monotones en fonction de l'augmentation en diamètre. Cette prémisse s'est avérée exacte, sauf pour la classe de diamètre de 4 pouces (10,2 cm). Dans cette classe de diamètre, le nombre d'arbres est inférieur à celui de la classe de 6 pouces (15,2 cm) pour la majorité des strates et des taxons (alors qu'il devrait être supérieur pour respecter la prémisse). Nous soupçonnons que plusieurs tiges de faible diamètre ont été omises lors de l'échantillonnage en 1930, entraînant une sous-estimation de la quantité de tiges dans la classe de 4 pouces (10,2 cm), c'est-à-dire la limite inférieure des diamètres considérés dans l'inventaire. Cette classe de diamètre a donc été ignorée dans toutes les analyses subséquentes. Ensuite, pour les neuf strates environnementales, la différence du nombre d'arbres entre les classes de diamètre successives a été calculée à partir de la classe de 6 pouces (15,2 cm) pour obtenir la quantité d'arbres morts dans chacune des classes de diamètre (Figure 2 – Étape 1).

La seconde étape a consisté à estimer l'âge des arbres correspondant à chaque classe de diamètre pour les six taxons retenus. Pour ce faire, une revue de la documentation scientifique sur les relations âge-diamètre et les taux d'accroissement annuels des six taxons a été effectuée pour des environnements comparables à celui de la zone d'étude. Les données se rapprochant le plus au contexte environnemental de notre zone d'étude et donnant des estimations d'âge vraisemblables et disponibles pour une grande étendue de

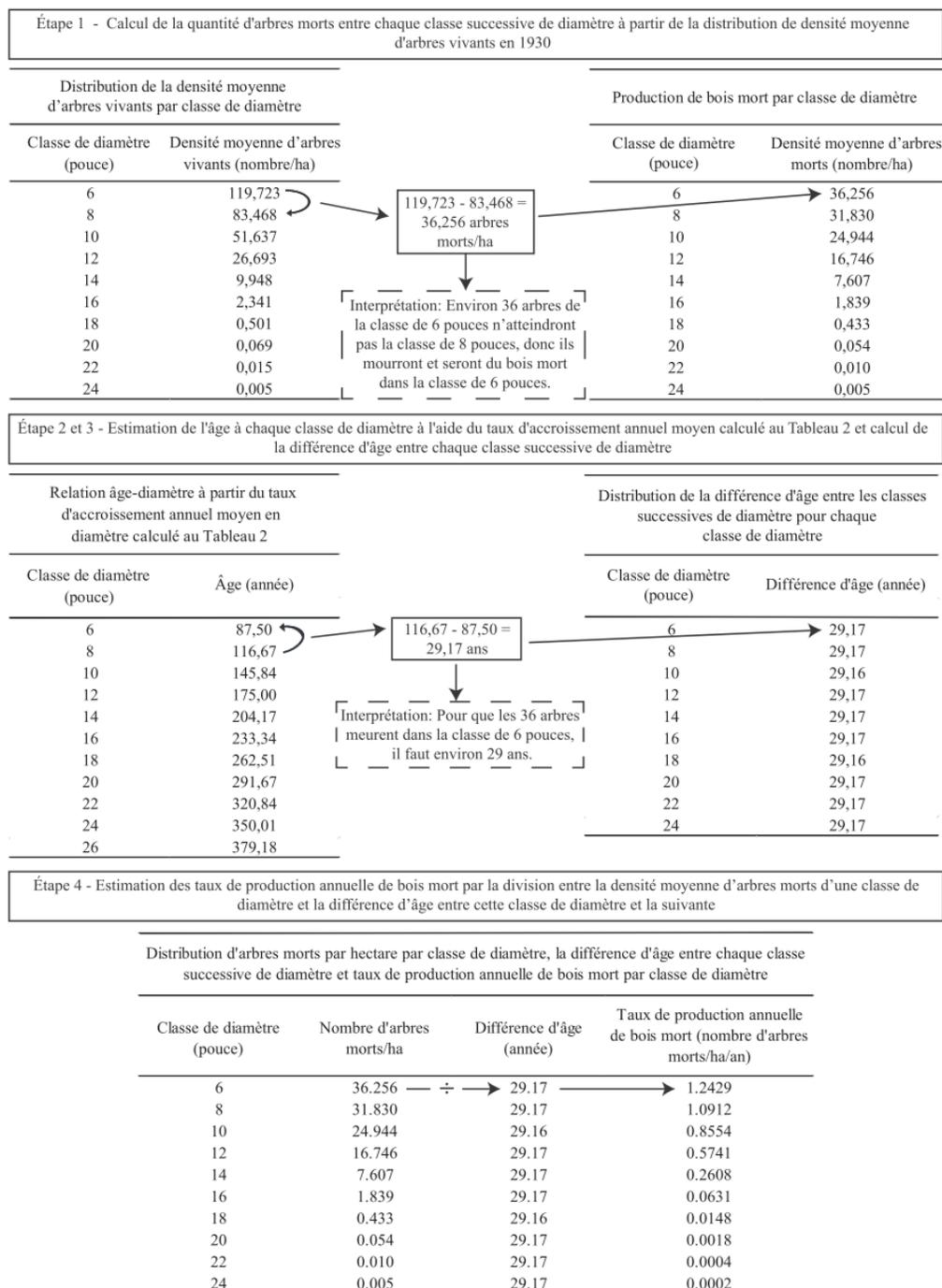


Figure 2 : Étapes du calcul du taux de production annuelle de bois mort par classe de diamètre d'un taxon à partir de sa structure diamétrale

diamètres sont les taux moyens d'accroissement annuels par espèce du Guide sylvicole du Québec (Boulet et Huot, 2013). Ces taux d'accroissement diffèrent selon les sous-domaines bioclimatiques et les régions écologiques du Québec. Les taux d'accroissement des régions écologiques recoupant l'aire d'étude ont été sélectionnés et leur moyenne calculée par taxon (Tableau 2). Ces taux moyens d'accroissement annuels ont été ensuite utilisés pour estimer l'âge moyen correspondant à chaque classe de diamètre pour chaque taxon (Figure 2 – Étapes 2 et 3).

Tableau 2 : Taux moyen d'accroissement annuel en diamètre pour les principaux taxons

Taxons	Taux moyen d'accroissement annuel en diamètre (cm/an) ± Écart-type
Épinettes	0,179 ± 0,061
Sapin baumier	0,174 ± 0,054
Thuya occidental	0,211 ± 0,035
Érables	0,276 ± 0,040
Bouleau blanc	0,128 ± 0,063
Bouleau jaune	0,290 ± 0,043
Moyenne des six taxons	0,210 ± 0,063

Source : Boulet et Huot (2013)

La troisième étape a consisté à calculer le temps passé par les tiges dans chacune des classes de diamètre (Figure 2 – Étapes 2 et 3). Cette valeur représente le temps nécessaire pour le recrutement de la quantité d'arbres morts produite par chacune des classes de diamètre.

La dernière étape a consisté à calculer les taux de production de bois mort par année (Figure 2 – Étape 4). Pour chaque classe de diamètre et chaque taxon, ce taux est le résultat de la division du nombre d'arbres morts par le temps de séjour des tiges dans chaque classe. Dans le cas où une classe de DHP est manquante, les calculs de différence de nombre d'arbres et d'âge ont été effectués dans la classe diamétrale supérieure qui suit. En reliant graphiquement le taux de production de chacune des classes de diamètre, on obtient une courbe de production annuelle de bois mort (nombre d'arbres morts/ha/an) pour chaque taxon dans chaque classe diamétrale et chaque strate environnementale. Ces valeurs correspondent aux quantités moyennes produites à grande échelle spatiale, au sein de plusieurs placettes individuelles. Quelques taux négatifs de production de bois mort ont été obtenus pour certains taxons lorsque la quantité d'arbres ne diminuait pas entre deux classes de diamètre successives. Étant donné que toutes ces différences sont très faibles (en valeur absolue), leurs taux de production de bois mort ont été considérés comme nuls.

1.3.4 INTERVALLES DE CONFIANCE

Les intervalles de confiance des taux de production de bois mort ont été estimés en procédant à un rééchantillonnage de type *bootstrap*. Pour ce faire, les placettes avec les données d'arbres vivants ont été rééchantillonnées séparément pour chaque taxon dans chaque strate environnementale. Nous avons effectué 2 000 tirages aléatoires (avec remise) d'un nombre de placettes égal au nombre échantillonné en 1930 dans chaque strate. Après chaque tirage, nous avons recalculé la production annuelle de bois mort. Les 2,5^e et 97,5^e percentiles des 2 000 estimés ainsi obtenus ont permis d'évaluer l'intervalle de confiance à 95 % du taux annuel de production de bois mort. En représentant graphiquement ces intervalles de confiance autour des courbes correspondantes de production de bois mort, on a pu estimer visuellement les différences statistiquement significatives entre les taxons et

les strates environnementales. La procédure de rééchantillonnage et le calcul de l'intervalle de confiance ont été réalisés avec les fonctions *sample* et *bootCI* de la librairie *overlap* du logiciel R 3.0.2 (R Development Core Team, 2013).

1.4 RÉSULTATS

En 1930, la structure diamétrale des populations d'arbres du territoire étudié et le taux de production de bois mort diminuaient en fonction de l'augmentation du diamètre des arbres (Figure 3). En regroupant l'ensemble des strates environnementales et des taxons, la densité d'arbres vivants diminuait de 148,6 tiges/ha jusqu'à moins d'une tige/ha entre les classes de 6 pouces (15,2 cm) et 24 pouces (61,0 cm) de DHP. Ces densités de tiges produisaient entre 1,5 tige/ha/an et 0,02 tige/ha/an de bois mort. La production de bois mort de tous les taxons regroupés était similaire entre le couvert résineux et les cédrières humides, alors qu'elle était plus faible pour le couvert mélangé, essentiellement pour les classes inférieures à 12 pouces (30,5 cm) de DHP, due à une densité plus faible d'arbres vivants (Figure 4a, b). En distinguant les trois classes d'altitude, la production de bois mort était plus faible dans la classe d'altitude 400-907 m, essentiellement pour les classes inférieures à 10 pouces (24,4 cm) de DHP, par rapport aux deux autres classes d'altitude qui étaient très similaires entre elles, reflétant également le patron de densité des arbres vivants (Figure 4c, d).

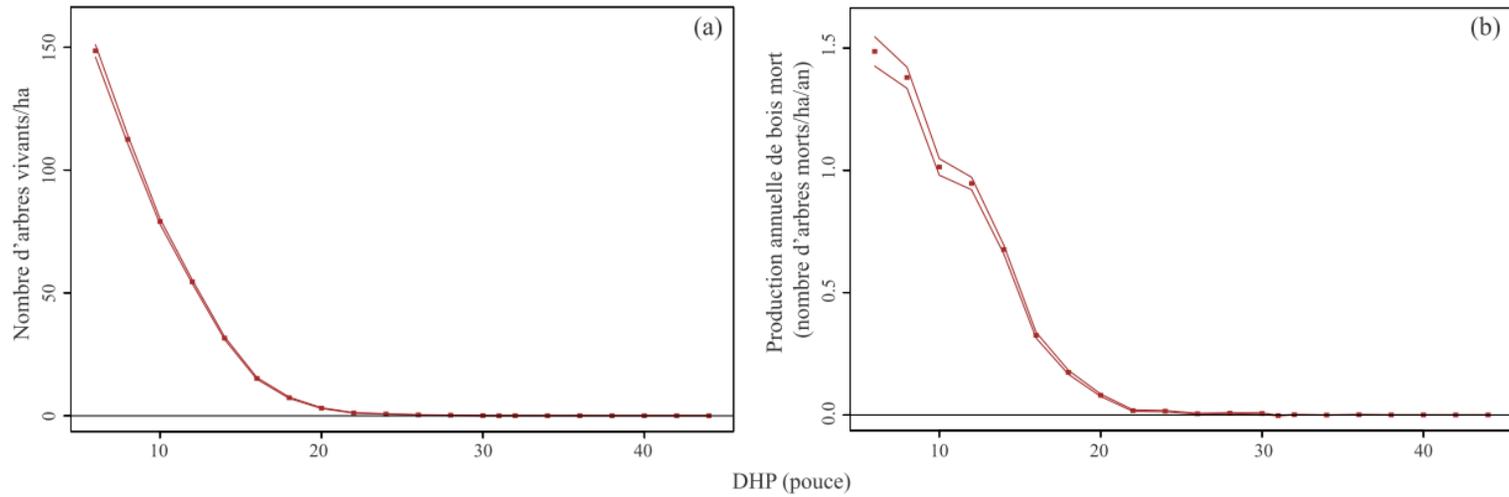


Figure 3 : Structure diamétrale des arbres vivants (a) et taux de production annuelle de bois mort (b) en fonction du diamètre des tiges pour l'ensemble des taxons et des strates environnementales où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance

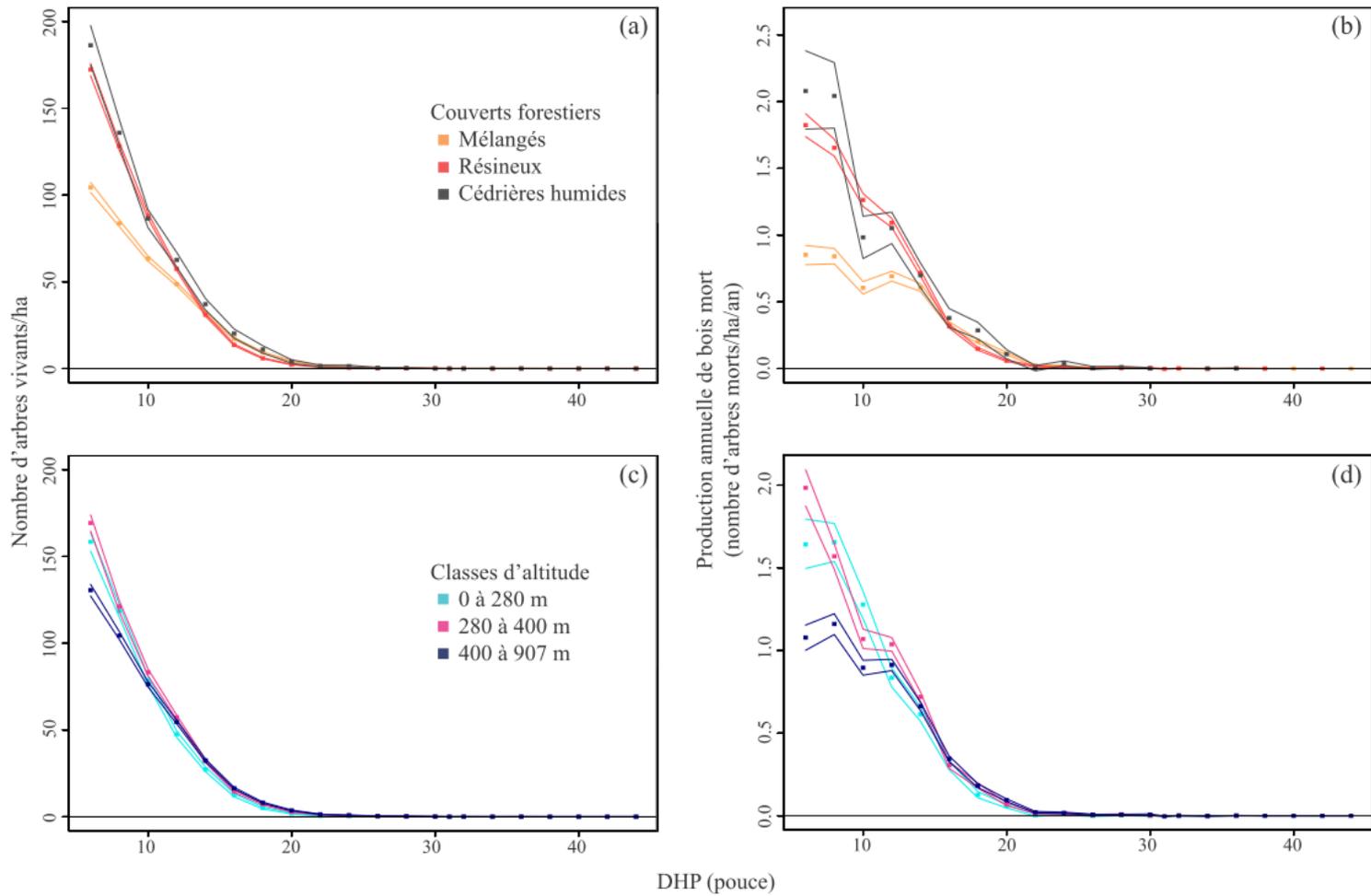


Figure 4 : Structure diamétrale des arbres vivants (a, c) et taux de production annuelle de bois mort (b, d) par couvert forestier (a, b) et par classe d'altitude (c, d) où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance

La production annuelle de bois mort était fortement dominée par les conifères à travers les trois couverts forestiers (Figure 5) et les trois classes d'altitude (Figure 6), en raison de leur densité plus importante que celle des taxons décidus parmi les arbres vivants. Le sapin était le principal producteur de bois mort dans la région d'étude, particulièrement dans les forêts résineuses et les cédrières humides et dans les trois classes d'altitude (Figures 7 et 8). Les épinettes avaient aussi une contribution importante dans les cédrières humides et les forêts résineuses, mais avec des taux de production environ deux fois plus faibles que le sapin (Figure 7). La production des épinettes était sensiblement la même entre les différentes classes d'altitude (Figure 8). La production de bois mort de thuya était beaucoup plus importante dans les cédrières humides que dans les autres couverts (Figure 7) et plus importante en basses (0-280 m) qu'en hautes altitudes (280 m et plus; Figure 8). À l'inverse des conifères, les trois taxons décidus étaient peu fréquents et produisaient peu de bois mort, peu importe le couvert ou l'altitude (Figures 5 et 6). La production maximale de bois mort des taxons décidus ne dépassait pas 0,1 tige/ha/an par classe de DHP parmi les trois couverts forestiers et les trois classes d'altitude (Figures 7 et 8). Les taxons décidus produisaient sensiblement plus de bois mort dans les forêts mélangées que dans les forêts résineuses et les cédrières humides. Leur production de bois mort était principalement concentrée au-dessus de 280 m d'altitude.

La production de bois mort dans les cédrières humides (toutes altitudes confondues) se démarquait des autres couverts forestiers par une dominance partagée entre le sapin, les épinettes et le thuya (Figure 5f). Le thuya et les épinettes étaient les principaux producteurs de bois mort dans les classes de DHP supérieures à 8 pouces (20,3 cm), reflétant l'importante densité des tiges dans ces classes, surtout chez le thuya (Figure 5c).

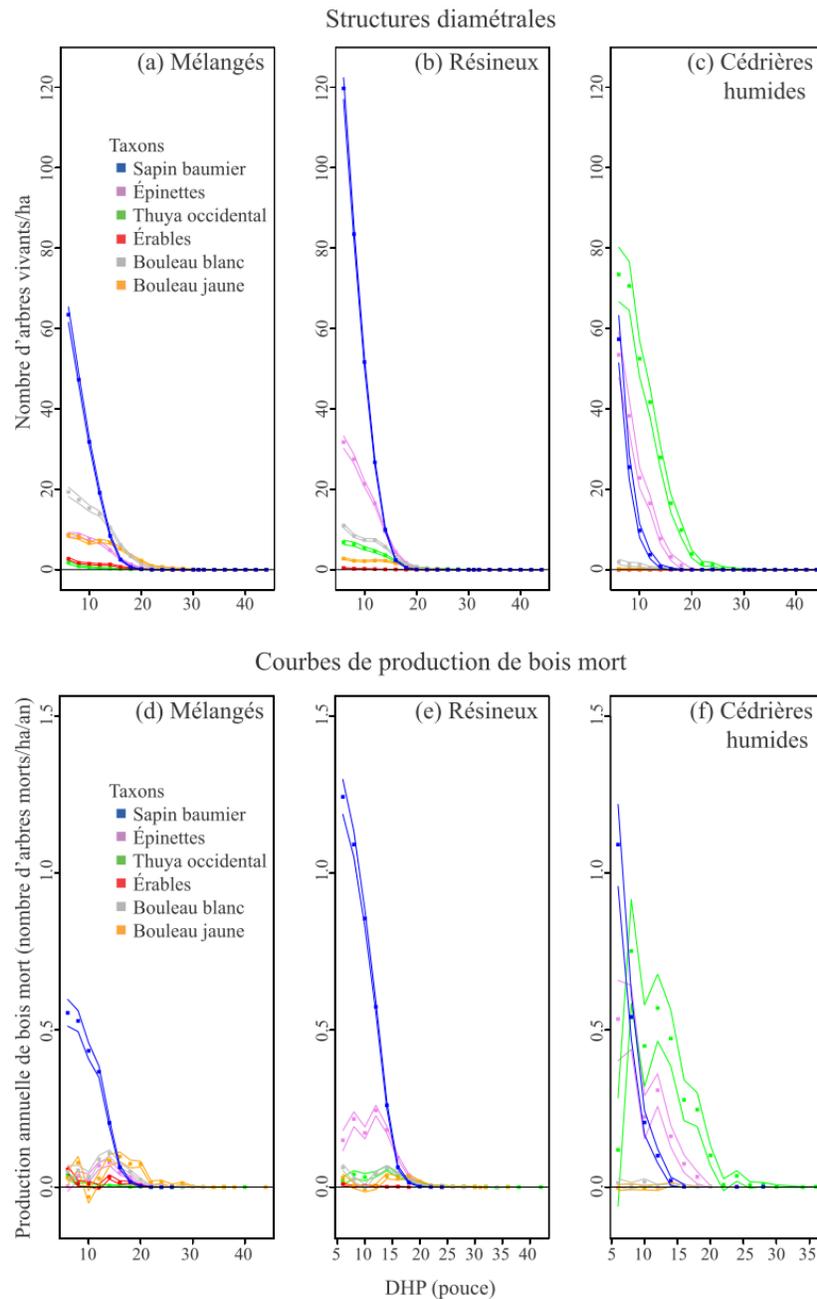


Figure 5 : Structure diamétrale des arbres vivants (a,b,c) et taux de production annuelle de bois mort (d,e,f) par taxon et type de couvert pour l'ensemble des classes d'altitude où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance

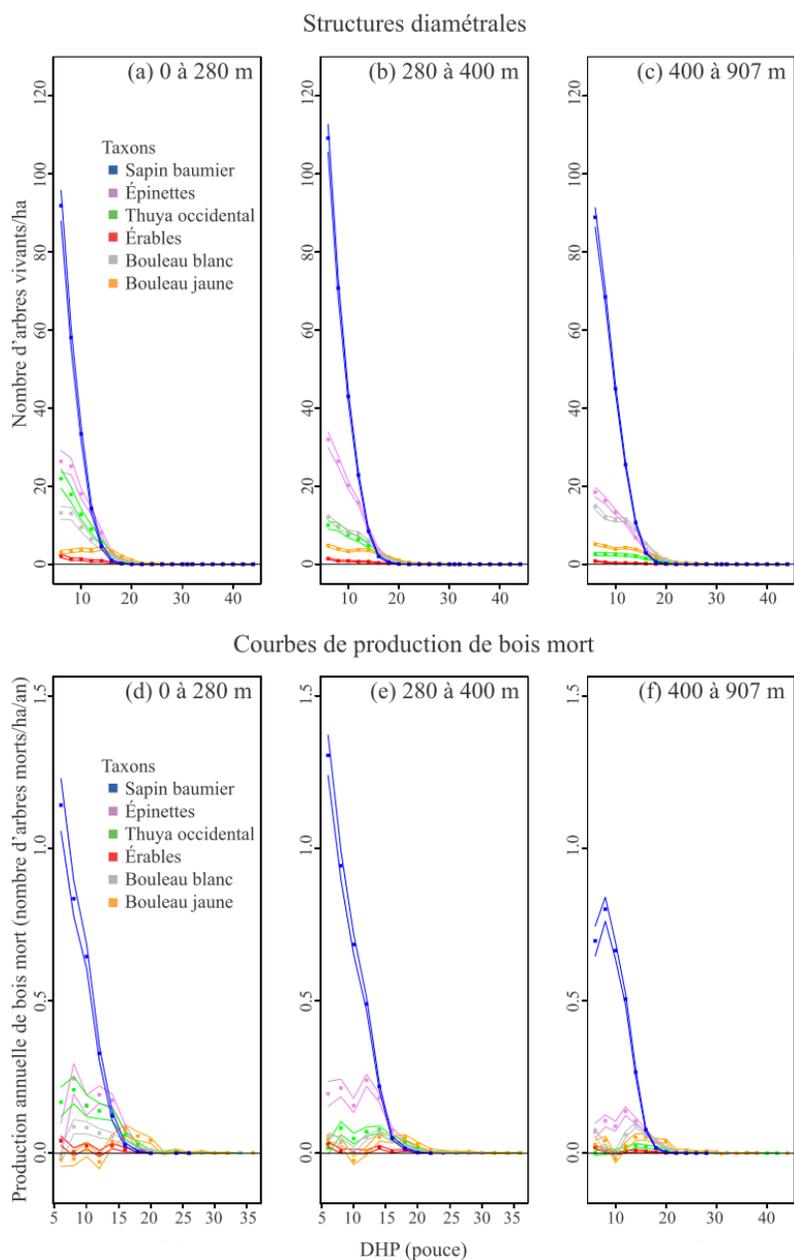


Figure 6 : Structure diamétrale des arbres vivants (a,b,c) et taux de production annuelle de bois mort (d,e,f) par taxon et selon les trois classes d'altitude pour l'ensemble des couverts forestiers où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance

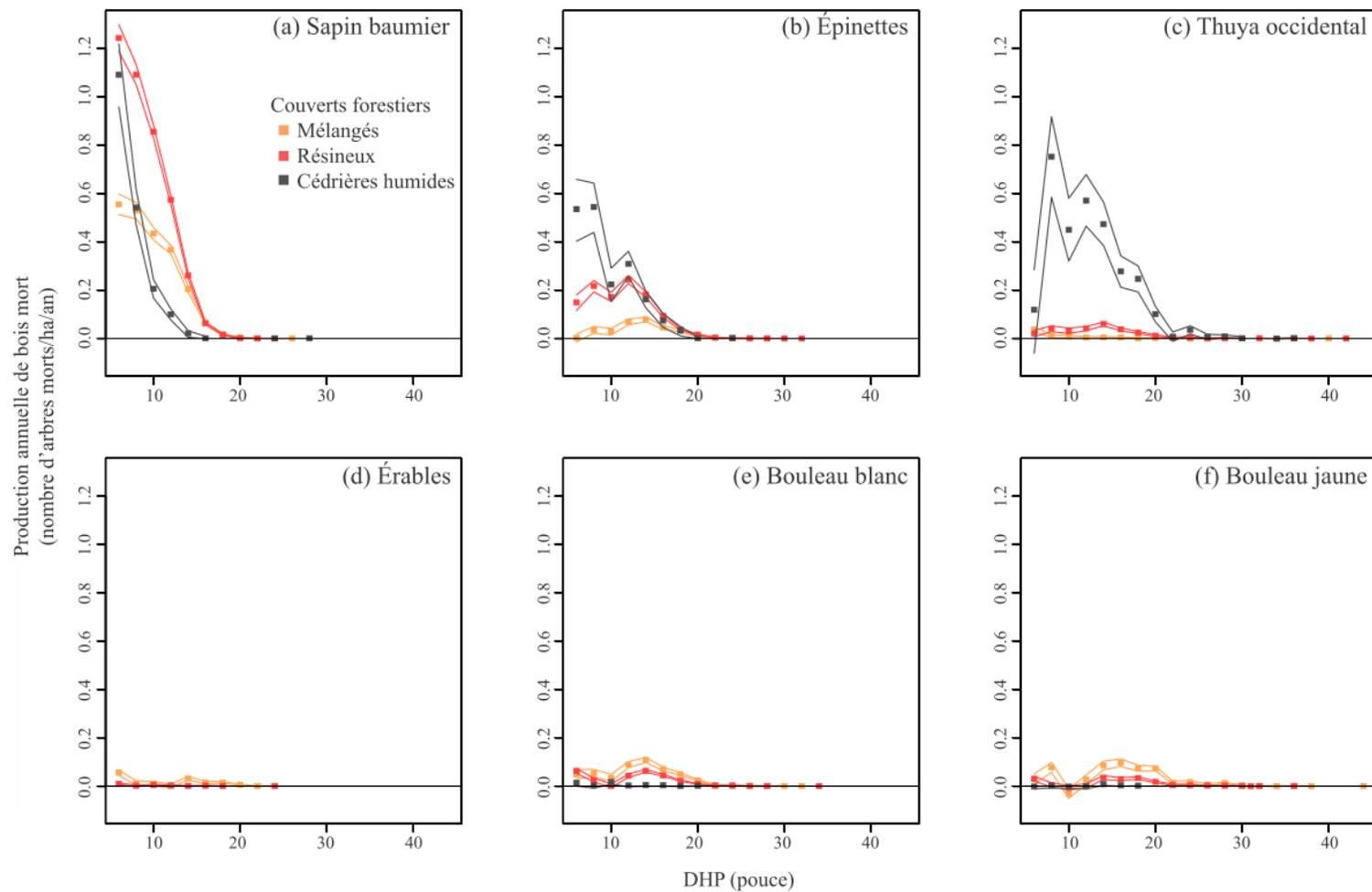


Figure 7 : Taux spécifique de production annuelle de bois mort en fonction du diamètre des tiges dans chaque type de couvert forestier pour les six taxons considérés, sapin baumier (a), épinettes (b), thuya occidental (c), érables (d), bouleau blanc (e), bouleau jaune (f), et pour l'ensemble des classes d'altitude où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance

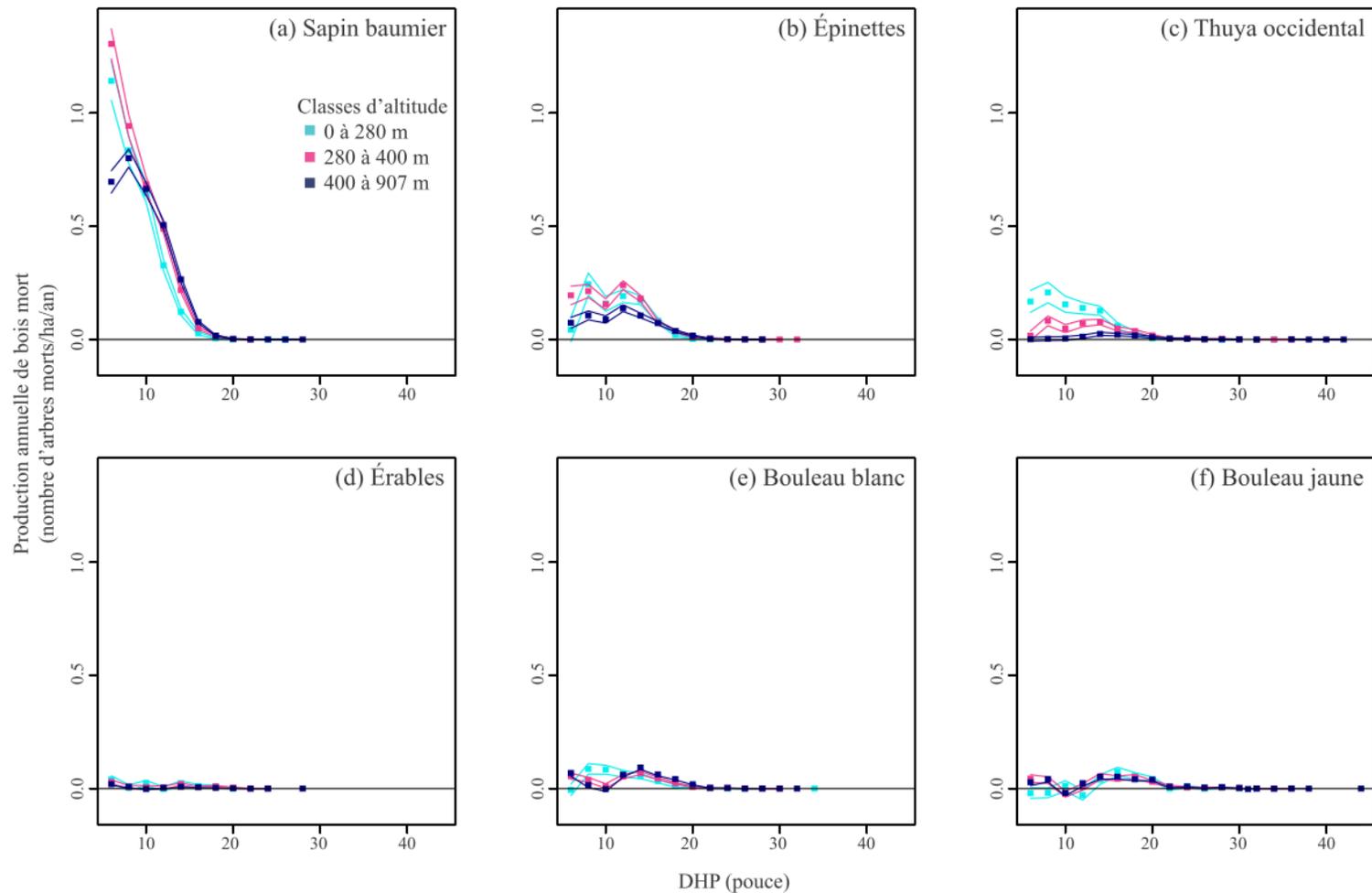


Figure 8 : Taux spécifique de production annuelle de bois mort en fonction du diamètre des tiges dans chaque classe d'altitude pour les six taxons considérés, sapin baumier (a), épinettes (b), thuya occidental (c), érables (d), bouleau blanc (e), bouleau jaune (f), et pour l'ensemble des couverts forestiers où les points et les lignes représentent respectivement les estimés et leurs intervalles de confiance

1.5 DISCUSSION

Les études visant à décrire la dynamique naturelle des forêts dans la zone tempérée sont sévèrement contraintes par la faible superficie des sites encore dynamisés par des perturbations naturelles. Ces forêts sont souvent isolées dans des sites qui ont échappé aux perturbations anthropiques, comme les îles (Bergeron et Harvey, 1997) ou les pentes abruptes (Kelly et Larson, 1997), et ne représentent pas nécessairement un grand territoire. Pour contourner ce problème, nous avons combiné les structures diamétrales issues d'inventaires forestiers réalisés avant l'exploitation industrielle à des taux de croissance radiale issus de la documentation scientifique, pour estimer les taux de production de bois mort à travers le paysage forestier préindustriel du Bas-Saint-Laurent dans l'est du Québec. Considérant le rôle déterminant du bois mort pour la biodiversité forestière (McKee *et al.*, 1982; Cline et Phillips, 1983; Andersson et Hytteborn, 1991; Siitonen *et al.*, 2001; Humphrey *et al.*, 2002; Lindhe et Lindelöw, 2004; Ódor *et al.*, 2006; Langor *et al.*, 2008; Fauteux *et al.*, 2012), nos travaux représentent un ajout important aux informations disponibles pour tenir compte du bois mort dans l'aménagement de la forêt tempérée nordique de l'est du Canada.

1.5.1 BIAIS METHODOLOGIQUES

Bien que significatives, nos avancées doivent être interprétées en considérant les principaux biais méthodologiques en amont des estimés obtenus. Nos estimés des taux annuels de production de bois mort dépendent des différences d'effectifs entre les classes diamétrales successives. Ces différences d'effectifs sont basées sur plus de 7 300 placettes de 1 011,7 m² réparties sur 3 200 km². L'ampleur et l'étendue de cet échantillon sont

suffisamment importantes pour que nos estimés de production de bois mort puissent donner un point de vue représentatif du paysage forestier préindustriel bas-laurentien. Comme notre méthodologie s'apparente aux modèles par taux de passage, plusieurs des éléments pouvant modifier ce type de modèle et les résultats qui en découlent ont été surveillés ou minimisés, comme le type de couvert, le diamètre des tiges, le type de perturbation, etc. (MRN, 1999). Cependant, l'estimation des taux annuels de production de bois mort nécessite aussi que l'on sache le temps requis pour que les arbres passent d'une classe diamétrale à la suivante et les taux de croissance diamétrale que nous avons utilisés à cette fin pourraient être entachés d'imprécisions non négligeables pour deux principales raisons.

Premièrement, les taux de croissance du Guide sylvicole utilisés ici (Boulet et Huot, 2013) résultent de données issues des placettes-échantillons permanentes et temporaires établies par le gouvernement du Québec afin de calculer la possibilité forestière (Pothier et Savard, 1998; MFFP, 2016a). Ces placettes-échantillons ont été mesurées dans des forêts productives et choisies selon un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié pour représenter de manière proportionnelle la majorité des types de peuplements forestiers québécois (MFFP, 2016a; MFFP, 2016b). Au Québec méridional, ces placettes-échantillons sont généralement établies dans des peuplements issus de coupes totales dans lesquelles la dynamique de croissance radiale des arbres diffère certainement de celle rencontrée au sein de forêts inéquiennes et irrégulières qui caractérisaient la forêt préindustrielle de la région étudiée (Boucher *et al.*, 2006; Boucher *et al.*, 2014). Il a été démontré que la croissance des arbres était assez différente entre les vieilles forêts de seconde venue des parcs nationaux américains et celles situées à l'extérieur de ces parcs, qui sont plus jeunes et perturbées (Miller *et al.*, 2016). Cette différence entre les vieilles forêts naturelles et les forêts aménagées est probablement assez importante pour avoir une incidence sur les taux de croissance retenus. Nous avons probablement surestimé les taux de croissance des arbres de 1930 étant donné que les arbres modernes ont poussé dans de jeunes forêts aménagées (Boucher *et al.*, 2014) et que, selon certaines études, le climat est un peu plus favorable

aujourd'hui à la croissance des arbres qu'il ne l'était à la fin du 19^e et au début du 20^e siècle (Gennaretti *et al.*, 2014; Pretzsch *et al.*, 2014). Une surestimation du taux de croissance entraîne inévitablement une surestimation de la production de bois mort des arbres à l'époque préindustrielle.

Deuxièmement, les taux de croissance utilisés (Boulet et Huot, 2013) sont constants selon l'âge des tiges (Pothier et Savard, 1998). Or, il est reconnu que la croissance en diamètre diminue avec l'âge chez une forte majorité d'espèces conifériennes et décidues (Phipps, 2005; Rossi *et al.*, 2008). Plus le DHP grossit, plus la croissance diminue et s'éloigne d'une croissance prédite avec un modèle linéaire. De plus, comme l'étendue des DHP est plus grande dans notre jeu de données que dans celui ayant permis de calculer les taux de croissance du Guide sylvicole (Boulet et Huot, 2013), on a probablement surestimé les taux de croissance des gros arbres et leur production de bois mort. L'élaboration de fonctions plus précises pour décrire l'évolution des taux moyens de croissance en diamètre en fonction de l'âge permettrait éventuellement de mieux estimer la production de bois mort à partir des inventaires forestiers préindustriels.

Afin d'évaluer la surestimation de la production des gros arbres morts, on doit déterminer à partir de quel DHP les taux de croissance et l'âge des arbres sont surestimés. Selon nos résultats, l'estimation de l'âge maximal atteint par les six taxons est plus élevée que leur longévité maximale selon la documentation scientifique (Zasada, 1984; Burns et Honkala, 1990; OMNR, 1997; Abrams, 1998; LandOwner Resource Centre, 1999; Godbout, 2008; Sorenson *et al.*, 2010; Boulet et Huot, 2013). La longévité maximale selon la documentation scientifique correspond à un DHP dans les résultats qui n'est pas le DHP maximum. Ce DHP correspondant à la longévité maximale représente la limite à partir de laquelle la croissance et l'âge sont surestimés. Par exemple, l'âge du sapin baumier est surestimé à partir de 22 pouces (55,9 cm), car sa longévité maximale selon la documentation scientifique (200 ans) correspond à ce DHP dans les résultats. En calculant

la proportion de tiges ayant des DHP supérieurs à cette limite pour chaque taxon pour l'ensemble des strates environnementales, on voit que la surestimation touche moins de 5,4 % des arbres (Tableau 3).

Tableau 3 : Diamètre à partir duquel la croissance des gros arbres est surestimée dans les calculs faits à partir des taux de croissance du Guide sylvicole du Québec

Taxons	Longévité maximale publiée	DHP (pouce) dans les relations âge-diamètre correspondant à la longévité maximale	DHP (pouce) maximal dans les archives d'inventaires sélectionnées	Pourcentage des arbres dans les archives sélectionnées dont le DHP dépasse le DHP associé à la longévité maximale
Épinette blanche	300 ans ¹	22	32	0,06
Sapin baumier	200 ans ²	14	28	2,67
Thuya occidental	400 ans ³	34	42	0,01
Érable rouge	200 ans ⁴	22	28	< 0,01
Bouleau blanc	200 ans ⁵	12	34	5,41
Bouleau jaune	300 ans ⁶	36	44	< 0,01

¹ Zasada (1984)

² Sorenson *et al.* (2010)

³ OMNR (1997); LandOwner Resource Centre (1999)

⁴ Abrams (1998)

⁵ Godbout (2008)

⁶ Burns et Honkala (1990); Boulet et Huot (2013)

Plusieurs chercheurs ont développé des modèles de mortalité, notamment afin de connaître le pourcentage de mortalité annuel des arbres dans différents milieux, mais aussi pour connaître l'impact de différentes causes de mortalité, comme les vents violents (Manion et Griffin, 2000) et la TBE (Pothier et Mailly, 2006). Bien que les unités de nos résultats diffèrent de ceux de ces études, il est possible de convertir nos résultats afin de les

comparer avec la documentation scientifique. Les pourcentages de mortalité à travers les différentes classes de DHP pour l'ensemble des strates environnementales et des espèces varient entre 0 % et 8 % avec une moyenne de 2,3 %. De manière générale, la mortalité dans nos résultats est plus élevée pour les gros arbres, ce qui est en accord avec certaines études de la documentation scientifique (Runkle, 2000). Notre moyenne du taux de mortalité correspond à l'intervalle de 0 à 5 % de mortalité retrouvé dans la documentation scientifique (Manion et Griffin, 2000; Runkle, 2000; Lin *et al.*, 2004).

1.5.2 INFLUENCE DES PERTURBATIONS NATURELLES

Nous avons assumé que les structures diamétrales et les taux de production de bois morts des taxons étaient stables dans le temps à l'échelle de notre région d'étude avant l'exploitation forestière industrielle (Figure 3). En fait, tous les taxons dans toutes les strates environnementales présentaient une structure diamétrale décroissante monotone sans hausse d'effectifs entre les classes diamétrales successives, suggérant l'absence d'épisodes de recrutement massifs qui se seraient propagés à travers les classes de diamètre dans le temps et qui auraient invalidé notre approche.

Dans notre région d'étude, la dominance de conifères mal adaptés aux incendies forestiers comme le sapin, l'épinette blanche et le thuya, combinée à leur tolérance à l'ombre (Sims *et al.*, 1990; Kneeshaw et Bergeron, 1998; Greene *et al.*, 1999), suggèrent que les épisodes de recrutement et de mortalité étaient gouvernés par une dynamique de trouées sous l'influence principale de la sénescence et de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Des périodes épidémiques d'une durée de 10 à 20 ans à tous les 30 à 40 ans (Boulanger et Arseneault, 2004; Boulanger *et al.*, 2012; MFFP, 2015) ont vraisemblablement influencé la mortalité et le recrutement du sapin et de l'épinette blanche,

les deux principaux taxons de notre région d'étude qui sont aussi les deux principaux hôtes de la TBE (Morin *et al.*, 2008).

Deux épidémies ont touché notre région d'étude en 1868-1882 et 1914-1923 (Boulangier et Arseneault, 2004). Il est possible que les sites qui étaient mélangés lors de l'inventaire de 1930 étaient en fait des sites où l'épidémie sévère de 1914-1923 a provoqué une augmentation de la proportion de bouleau blanc (Bouchard *et al.*, 2006; Morin *et al.*, 2008), car c'est une espèce intolérante qui peut coloniser les trouées créées par la TBE (Osawa, 1994; Kneeshaw et Bergeron, 1998; Bergeron, 2000; Bouchard *et al.*, 2006; Boulet et Huot, 2013). Si c'est le cas, alors la forte mortalité de conifères engendrée par l'épidémie dans les sites mélangés en 1930, a certainement généré des apports massifs de bois morts qui ne sont pas pris en compte par notre approche.

1.5.3 APPORT VS STOCK DE BOIS MORT

Peu d'études se sont penchées sur les flux de bois mort comparativement aux évaluations de stocks de bois mort dans les forêts tempérées de l'est de l'Amérique du Nord. Les résultats de ces deux types d'études peuvent tout de même être comparés, sachant que les stocks de bois mort représentent les apports moins les pertes dues à la décomposition. En assumant qu'une tige de sapin ou d'épinette met en moyenne 100 ans à se décomposer complètement (Foster et Lang, 1982; Brais *et al.*, 2006; Campbell et Laroque, 2007), nos estimés des apports de bois mort se traduiraient par des stocks variant entre 30 et 410 tiges/ha, selon le type de couvert forestier. Bien que plusieurs facteurs comme le climat, l'espèce ou le régime de perturbations peuvent influencer les taux de production et de décomposition du bois mort (Alban et Pastor, 1993; Hély *et al.*, 2000; Brais *et al.*, 2006; Campbell et Laroque, 2007; Taylor et MacLean, 2007; Aakala *et al.*, 2008; Angers *et al.*, 2010; Herrmann *et al.*, 2015), ces valeurs se comparent raisonnablement bien aux stocks

estimés ailleurs qui varient généralement entre 15 et 515 tiges/ha pour les sapins et les épinettes (Roberge et Desrochers, 2004; Moroni, 2006; Taylor et MacLean, 2007; Aakala *et al.*, 2008; Angers *et al.*, 2010; Grotte *et al.*, 2012).

1.5.4 PORTEE GEOGRAPHIQUE DES ESTIMES OBTENUS

Afin de vérifier si nos estimés de production de bois mort peuvent s'appliquer à plus grande échelle, il faut soumettre les résultats à des essais de sensibilité à la variation du principal facteur susceptible de faire varier de manière importante la production de bois mort, soit le taux de croissance. Un changement d'un certain pourcentage du taux de croissance résulte en un même pourcentage de variation dans la production de bois mort. Par exemple, pour l'ensemble des strates environnementales et des espèces, une augmentation de 4,7 % du taux de croissance augmentera la production de bois mort de 4,7 %. Cette réponse à la variation du taux de croissance est probablement due au fait que les calculs nécessaires à l'obtention de la production de bois mort à partir des arbres vivants sont des opérations arithmétiques de base. Pour tester l'utilisation d'autres taux de croissance du Guide sylvicole du Québec (Boulet et Huot, 2013) sur la production de bois mort, les espèces doivent être considérées séparément étant donné que leur croissance, leur abondance dans les forêts préindustrielles et leur production de bois mort diffèrent de manière importante.

Nos estimés de production de bois mort sont applicables au territoire de la forêt tempérée nordique soumis aux mêmes conditions climatiques et environnementales et composé des mêmes espèces d'arbres avec des taux de croissance similaires à ceux que nous avons employés. Étant donné que les différents taux de croissance par taxon du Guide sylvicole (Boulet et Huot, 2013) varient peu dans les régions de la sapinière à bouleau jaune

et de la sapinière à bouleau blanc, nous pensons que nos estimés s'appliquent à ces deux domaines.

Nos résultats pourraient aussi s'appliquer en partie à la forêt tempérée plus méridionale, soit l'érablière à bouleau jaune. En effet, en remplaçant les taux de croissance utilisés dans nos estimés par ceux provenant de l'érablière à bouleau jaune, les taux de production de bois mort augmentent par moins de 18 % pour le thuya, le bouleau jaune et l'érable rouge. En revanche, nos estimés de production de bois mort pour les espèces à croissance rapide, comme le sapin baumier, sont difficiles à généraliser à un plus grand territoire, puisque les taux de production de bois mort augmentent d'au moins 27 %.

1.5.5 APPLICATION DES RESULTATS A L'AMENAGEMENT DES FORETS

Actuellement l'aménagement écosystémique des forêts s'oriente principalement vers l'utilisation de cibles basées sur les stocks de bois mort présents en forêts naturelles. Comme nos résultats concernent plutôt les apports de bois mort, ils doivent être convertis en stocks pour être comparés avec les cibles d'aménagement courantes. Cette comparaison est difficile puisque l'on connaît peu les taux de décomposition du bois mort et leur variabilité entre les milieux. À l'inverse, les cibles d'aménagement pourraient être formulées sous forme d'apports (exprimés en nombre de tiges recrutées par DHP par hectare par année). Cette option implique une planification à moyen ou long terme avec des estimations d'apports qui se réaliseront en fonction des méthodes d'aménagement. Elle pourrait être intégrée à l'utilisation d'îlots de vieillissement, une approche de plus en plus privilégiée pour assurer le recrutement de bois mort. Des îlots de vieillissement permettent de conserver en forêts de gros arbres vivants qui deviendront naturellement des chicots et des débris ligneux au sol (Roberge et Desrochers, 2004). Nos estimés des taux de production de bois mort à grande échelle spatiale pourraient servir à déterminer la taille et

la densité des îlots de vieillissement. L'aménagement du bois mort devrait se concentrer en partie sur les arbres de gros diamètre puisqu'ils ont une plus grande valeur écologique (Andersson et Hytteborn, 1991; Siitonen *et al.*, 2001; Imbeau et Desrochers, 2002) et qu'ils représentent une carence importante au sein des forêts aménagées.

1.6 CONCLUSION

Les forêts préindustrielles du Bas-Saint-Laurent étaient principalement dynamisées par un régime de perturbations secondaires. Elles étaient dominées par les conifères, tandis que les taxons à feuillage décidu étaient une composante mineure du paysage. En conséquence, les conifères dominaient les taux de production de bois mort à travers tous les couverts forestiers et les classes d'altitude. Les couverts résineux et les cédrières humides produisaient le plus de bois mort, alors que les différences de production de bois mort entre les classes d'altitude n'étaient pas importantes, probablement dues à la faible étendue d'altitudes dans le territoire à l'étude. Dans toutes les strates environnementales, la production de bois mort (en nombre de tiges par ha par année) était fortement dominée par les petites tiges et le sapin baumier. La méthodologie employée comporte quelques biais qui surestiment la production de bois mort, surtout celle des arbres à gros diamètres, mais ce problème touche peu d'arbres à l'échelle du paysage. Ce problème pourrait s'avérer plus important en utilisant le volume des arbres, ce qui n'a pas été pris en compte dans cette étude. Malgré ces biais, nos estimés des taux de production de bois mort semblent applicables à tout le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune et de la sapinière à bouleau blanc.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude visait à préciser l'un des points essentiels à la compréhension de la dynamique du bois mort en forêt naturelle, soit le taux de production de bois mort. Pour ce faire, une nouvelle méthodologie a été établie afin d'obtenir les taux annuels de production de bois mort à partir de données d'arbres vivants issues d'un inventaire forestier réalisé par la compagnie Price en 1930. Ces taux ont été ensuite comparés entre les taxons, les couverts forestiers et les classes d'altitude, afin de déterminer où la production de bois mort était la plus importante.

Les forêts préindustrielles étaient dynamisées par un régime de trouées et les structures diamétrales monotones d'arbres vivants suggèrent l'absence d'épisodes de recrutement massif à l'échelle régionale. Ces forêts et la production de bois mort associée étaient dominées par le sapin baumier et les épinettes, alors que les taxons à feuillage décidu étaient peu abondants. Les estimés de production de bois mort ne sont pas significativement différents entre les différentes classes d'altitude, mais le sont entre les types de couvert forestier et entre la plupart des taxons. Ces différences proviennent des petites tiges (entre 6 et 12 pouces) qui représentent 79 % du bois mort produit à travers le paysage préindustriel. La production de grosses tiges de bois mort était faible, avec une production de 0,08 % de bois mort de plus de 30 pouces de diamètre.

Le principal point fort de notre méthodologie est l'utilisation d'un grand jeu de données qui permet d'avoir un portrait forestier représentatif du paysage. Par contre, la méthodologie utilisée comporte quelques biais. L'utilisation des taux de croissance du Guide sylvicole du Québec n'est pas optimale étant donné que les forêts utilisées pour calculer ces taux sont différentes en plusieurs points aux forêts inventoriées en 1930.

Néanmoins, les données utilisées sont celles qui se rapprochent le plus de notre contexte environnemental. L'utilisation de ces taux surestime la production de bois mort, surtout pour les gros arbres, mais cette surestimation touche peu d'arbres à l'échelle du paysage. Ces problèmes sont à considérer dans les aménagements, mais ne représentent pas un frein à l'utilisation de nos estimés de production de bois mort.

Les données anciennes provenant d'inventaires forestiers sont une source d'informations précieuses pour mieux comprendre la dynamique forestière préindustrielle. La plupart des forêts de l'époque préindustrielle n'existent plus aujourd'hui, mais leur description aide à planifier l'aménagement écosystémique. Notre méthodologie originale ouvre la voie à une nouvelle façon d'analyser ces données pour obtenir des informations supplémentaires concernant la dynamique du bois mort. Notre méthodologie nécessite des améliorations, mais donne tout de même une balise flexible aux aménagistes pour tenir compte du recrutement de bois mort dans l'aménagement des forêts.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AAKALA, Tuomas, Timo KUULUVAINEN, Sylvie GAUTHIER et Louis DE GRANDPRÉ. 2008. « Standing dead trees and their decay-class dynamics in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec ». *Forest Ecology and Management*, vol. 255, n° 3-4, pp. 410-420.
- ABKENARI, Kambiz T., Fateme AKBARI et Babak PILEHVAR. 2012. « Effect of intervention and type of forest management on quality and quantity characteristics of dead wood in managed and reserve forests: A case study ». *Journal of Forestry Research*, vol. 23, n° 3, pp. 413-418.
- ABRAMS, Marc D. 1998. « The red maple paradox: What explains the widespread expansion of red maple in eastern forests? ». *BioScience*, vol. 48, n° 5, pp. 355-364.
- ALBAN, David H. et John PASTOR. 1993. « Decomposition of aspen, spruce, and pine boles on two sites in Minnesota ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, n° 9, pp. 1744-1749.
- ANDERSSON, Lars I. et Hakan HYTTEBORN. 1991. « Bryophytes and decaying wood: a comparison between managed and natural forest ». *Holarctic Ecology*, vol. 14, n° 2, pp. 121-130.
- ANGERS, Virginie Arielle. 2009. *L'enjeu écologique du bois mort : Complément au Guide pour la description des principaux enjeux écologiques dans les plans régionaux de développement intégré des ressources et du territoire*. DEPF-0308. Québec : Direction de l'environnement et de la protection des forêts, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 45 p.
- ANGERS, Virginie Arielle, Pierre DRAPEAU et Yves BERGERON. 2010. « Snag degradation pathways of four North American boreal tree species ». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, n° 3, pp. 246-256.

- ARTHUR, Mary A. et Timothy J. FAHEY. 1990. « Mass and nutrient of decaying boles in an Engelmann spruce - subalpine fir forest, Rocky Mountain National Park, Colorado ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, n° 6, pp. 730-737.
- BADE, Claudia, Mascha JACOB, Christoph LEUSCHNER et Markus HAUCK. 2015. « Chemical properties of decaying wood in an old-growth spruce forest and effects on soil chemistry ». *Biogeochemistry*, vol. 122, n° 1, pp. 1-13.
- BAWDEN, T. 1997. « The Northwoods: Back to nature? » Dans *Wisconsin Land and Life*, sous la dir. de Robert C. Ostergren et Thomas R. Vale, pp. 450-469. Madison : University of Wisconsin Press.
- BERGERON, Yves. 2000. « Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest ». *Ecology*, vol. 81, n° 6, pp. 1500-1516.
- BERGERON, Yves et Danielle CHARRON. 1994. « Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach ». *Ecoscience*, vol. 1, n° 2, pp. 173-184.
- BERGERON, Yves et Brian HARVEY. 1997. « Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec ». *Forest Ecology and Management*, vol. 92, n° 1-3, pp. 235-242.
- BOUCHARD, Mathieu, Daniel KNEESHAW et Yves BERGERON. 2006. « Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests ». *Ecology*, vol. 87, n° 9, pp. 2319-2329.
- BOUCHER, Yan, Dominique ARSENEAULT et Luc SIROIS. 2006. « Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, n° 2, pp. 505-517.
- BOUCHER, Yan, Dominique ARSENEAULT et Luc SIROIS. 2009a. « Logging history (1820–2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: Insights from sunken logs and forestry maps ». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, n° 7, pp. 1359-1368.

- BOUCHER, Yan, Dominique ARSENEAULT, Luc SIROIS et Louis BLAIS. 2009b. « Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada ». *Landscape Ecology*, vol. 24, n° 2, pp. 171-184.
- BOUCHER, Yan, Pierre GRONDIN et Isabelle AUGER. 2014. « Land use history (1840-2005) and physiography as determinants of southern boreal forests ». *Landscape Ecology*, vol. 29, n° 3, pp. 437-450.
- BOULANGER, Yan et Dominique ARSENEAULT. 2004. « Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, n° 5, pp. 1035-1043.
- BOULANGER, Yan, Dominique ARSENEAULT, Hubert MORIN, Yves JARDON, Philip BERTRAND et Charles DAGNEAU. 2012. « Dendrochronological reconstruction of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks in southern Quebec for the last 400 years ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 42, n° 7, pp. 1264-1276.
- BOULET, Bruno et Michel HUOT. 2013. *Le Guide sylvicole du Québec : Les fondements biologiques de la sylviculture*. Coll. « Le Guide sylvicole du Québec », vol. 1. Québec : Publications du Québec, 1044 p.
- BRAIS, Suzanne, David PARÉ et Cédric LIERMAN. 2006. « Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, n° 9, pp. 2331-2340.
- BUIES, Arthur. 1895. *La vallée de la Matapédia : Ouvrage historique et descriptif*. Québec : Léger Brousseau Éditeur, 52 p.
- BÜRGI, Matthias, Emily W. B. RUSSELL et Glenn MOTZKIN. 2000. « Effects of postsettlement human activities on forest composition in the north-eastern United States: a comparative approach ». *Journal of Biogeography*, vol. 27, n° 5, pp. 1123-1138.
- BURNS, Russell M. et Barbara H. HONKALA. 1990. *Silvics of North America: Vol. 1 Conifers; Vol. 2. Hardwoods*. Washington DC : Forest Service, U.S. Department of Agriculture, 877 p.

- CAMPBELL, Lanna J. et Colin P. LAROQUE. 2007. « Decay progression and classification in two old-growth forests in Atlantic Canada ». *Forest Ecology and Management*, vol. 238, n° 1-3, pp. 293-301.
- CCE. 1997. *Les régions écologiques de l'Amérique du Nord : Vers une perspective commune*. Montréal : Commission de Coopération Environnementale, 70 p.
- CLINE, Steven P. et Charles A. PHILLIPS. 1983. « Coarse woody debris and debris-dependent wildlife in logged and natural riparian zone forests - a western Oregon example ». Dans *Snag habitat management: proceedings symposium*. (Flagstaff, 7-9 juin 1983), pp. 33-39. Fort Collins : USDA Forest Service.
- COGBILL, Charles V., John BURK et Glenn MOTZKIN. 2002. « The forests of presettlement New England, USA: Spatial and compositional patterns based on town proprietor surveys ». *Journal of Biogeography*, vol. 29, n° 10-11, pp. 1279-1304.
- CRUTZEN, Paul J. et Will STEFFEN. 2003. « How long have we been in the Anthropocene era? » *Climate Change*, vol. 61, n° 3, pp. 251-257.
- CURTIS, James D. 1946. « Preliminary Observations on Northern White Cedar in Maine ». *Ecology*, vol. 27, n° 1, pp. 23-36.
- DANNEYROLLES, Victor, Dominique ARSENEAULT, Yves BERGERON. 2016. « Long-term compositional changes following partial disturbance revealed by the resurvey of logging concession limits in the northern temperate forest of eastern Canada ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 46, n° 7, pp. 943-949.
- DARVEAU, Marcel et André DESROCHERS. 2001. *Le bois mort et la faune vertébrée : État des connaissances au Québec*. DEF-0199. Sainte-Foy : Direction de l'environnement forestier, Ministère des Ressources naturelles du Québec, 37 p.
- DUPUIS, Sébastien, Dominique ARSENEAULT et Luc SIROIS. 2011. « Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada ». *Journal of Vegetation Science*, vol. 22, n° 3, pp. 564-575.
- DYER, James M. 2001. « Using witness trees to assess forest change in southeastern Ohio ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, n° 10, pp. 1708-1718.

- ELLIS, Erle C., Jed O. KAPLAN, Dorian Q. FULLER, Steve VAVRUS, Kees Klein GOLDEWIJK et Peter H. VERBURG. 2013. « Used planet: A global history ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 110, n° 20, pp. 7978-7985.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2013. « Hydrologie du Canada ». Dans *Environnement et Changement climatique Canada*. En ligne. <<https://ec.gc.ca/rhc-wsc/default.asp?lang=Fr&n=E94719C8-1>>. Consulté le 7 août 2015.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2017. « Données des stations pour le calcul des normales climatiques au Canada de 1981 à 2010 ». Dans *Normes climatiques canadiennes*. En ligne. <http://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/>. Consulté le 17 mars 2017.
- ESRI. 2015. *ArcGIS 10.3.1 for Desktop*. Redlands : Environmental Systems Research Institute Inc.
- ESSEEN, Per-Anders, Bengt EHNSTRÖM, Lars ERICSON et Kjell SJÖBERG. 1997. « Boreal forests ». *Ecological Bulletins*, n° 46, pp. 16-47.
- FAUTEUX, Dominique, Louis IMBEAU, Pierre DRAPEAU et Marc J. MAZEROLLE. 2012. « Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales in managed and unmanaged boreal forests ». *Forest Ecology and Management*, vol. 266, pp. 194-205.
- FEL, Songlin et Kim C. STEINER. 2009. « Rapid capture of growing space by red maple ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, n° 8, pp. 1444-1452.
- FESTA-BIANCHET, Marco, Justina C. RAY, Stan BOUTIN, Steeve D. CÔTÉ et Anne GUNN. 2011. « Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 89, n° 5, pp. 419-434.
- FORESTER, James D., Dean P. ANDERSON et Monica G. TURNER. 2008. « Landscape and local factors affecting northern white cedar (*Thuja occidentalis*) recruitment in the Chequamegon-Nicolet National Forest, Wisconsin (U.S.A.) ». *The American Midland Naturalist*, vol. 160, n° 2, pp. 438-453.

- FORTIN, Jean-Charles et Antonio LECHASSEUR. 1993. *Histoire du Bas-Saint-Laurent*. Coll. « Les régions du Québec », vol. 5. Québec : Institut québécois de recherche sur la culture, 860 p.
- FOSTER, David R., Glenn MOTZKIN et Benjamin SLATER. 1998. « Land-use history as long-term broad-scale disturbance : Regional forest dynamics in central New England ». *Ecosystems*, vol. 1, pp. 96-119.
- FOSTER, Jeffrey R. et Gerald E. LANG. 1982. « Decomposition of red spruce and balsam fir boles in the White Mountains of New Hampshire ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 12, n° 3, pp. 617-626.
- FRANKLIN, Jerry F., Herman H. SHUGART et Mark E. HARMON. 1987. « Tree death as an ecological process – The causes, consequences, and variability of tree mortality ». *BioScience*, vol. 37, n° 8, pp. 550-556.
- FRANKLIN, Jerry F., Thomas A. SPIES, Robert VAN PELT, Andrew B. CAREY, Dale A. THORNBURGH, Dean Rae BERG, David B. LINDERMAYER, Mark E. HARMON, William S. KEETON, David C. SHAW, Ken BIBLE et Jiquan CHEN. 2002. « Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example ». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, n° 1-3, pp. 399-423.
- FRIDMAN, Jonas et Mats WALHEIM. 2000. « Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden ». *Forest Ecology and Management*, vol. 131, n° 1-3, pp. 23-36.
- GARBARINO, Matteo, Raffaella MARZANO, John D. SHAW et J. N. LONG. 2015. « Environmental drivers of deadwood dynamics in woodlands and forests ». *Ecosphere*, vol. 6, n° 3, pp. 1-24.
- GENNARETTI, Fabio, Dominique ARSENEAULT, Antoine NICAULT, Luc PERREAULT et Yves BÉGIN. 2014. « Volcano-induced regime shifts in millennial tree-ring chronologies from northeastern North America ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 111, n° 28, pp. 10077-10082.
- GODBOUT, Christian. 2008. *Longévité du bouleau à papier au Témiscamingue*. Note de recherche forestière n° 133. Québec : Direction de la recherche forestière, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 10 p.

- GORE, Jeffery A. et William A. PATTERSON III. 1986. « Mass of downed wood in northern hardwood forests in New Hampshire: potential effects of forest management ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 16, n° 3, pp. 335-339.
- GOUVERNEMENT DU QUÉBEC. 2015. « Le Québec - Géographie ». Dans *Portail Québec - Services Québec*. En ligne. <<http://www.gouv.qc.ca/FR/LeQuebec/Pages/Géographie.aspx#climat>>. Consulté le 20 septembre 2016.
- GRAAE, Bente Jessen et Vibeke Steen HESKJÆR. 1997. « A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark ». *Forest Ecology and Management*, vol. 96, n° 1-2, pp. 111-123.
- GREELEY, W. B. 1925. « The relation of geography to timber supply ». *Economic Geography*, vol. 1, n° 1, pp. 1-14.
- GREENE, David F., John C. ZASADA, Luc SIROIS, Daniel KNEESHAW, Hubert MORIN, Isabelle CHARRON et Marie-Josée SIMARD. 1999. « A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, n° 6, pp. 824-839.
- GROTTE, Karine L., Derrick KO HEINRICHS et Jacques C. TARDIF. 2012. « Old-growth characteristics of disjunct *Thuja occidentalis* stands at their northwestern distribution limit, central Canada ». *Natural Areas Journal*, vol. 32, n° 3, pp. 270-282.
- GROVE, Simon J. 2002. « Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests ». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 33, n° 1, pp. 1-23.
- GUAY, J.-Édouard. 1939. *Rapport préliminaire, inventaire forestier régional des comtés de Matapédia, Matane, Rimouski, 1938*. Québec : Ministère des Affaires Municipales, de l'Industrie et du Commerce du Québec, 22 p.
- GUAY, J.-Édouard. 1942. *Inventaire des ressources naturelles : Section forestière : Comté municipal de Rimouski*. Québec : Ministère des Affaires Municipales, de l'Industrie et du Commerce du Québec, 282 p.

- HALE, Cindy M., John PASTOR et Kurt A. RUSTERHOLZ. 1999. « Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed hardwood forests of Minnesota, U.S.A. » *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, n° 10, pp. 1479-1489.
- HARMON, Mark E., Jerry F. FRANKLIN, F. J. SWANSON, P. SOLLINS, S. V. GREGORY, J. D. LATTIN, N. H. ANDERSON, S. P. CLINE, N. G. AUMEN, J. R. SEDELL, G. W. LIENKAEMPER, K. CROMACK Jr et K. W. CUMMINS. 1986. « Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems » *Advances in ecological research*, vol. 15, pp. 133-302.
- HAUCK, Markus, Uwe DE BRUYN et Christoph LEUSCHNER. 2013. « Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years » *Biological Conservation*, vol. 157, pp. 136-145.
- HEITZMAN, Eric, Kurt S. PREGITZER et Raymond O. MILLER. 1997. « Origin and early development of northern white-cedar stands in northern Michigan » *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, n° 12, pp. 1953-1961.
- HÉLY, Christelle, Yves BERGERON et Michael D. FLANNIGAN. 2000. « Coarse woody debris in the southeastern Canadian boreal forest: composition and load variations in relation to stand replacement » *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, n° 5, pp. 674-687.
- HERRMANN, Steffen, Tiemo KAHL et Jürgen BAUHUS. 2015. « Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species » *Forest Ecosystems*, vol. 2, n° 27.
- HUMPHREY, Jonathan W., S. DAVEY, Andrew J. PEACE, Richard FERRIS et K. HARDING. 2002. « Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood » *Biological Conservation*, vol. 107, n° 2, pp. 165-180.
- HUNTER, Malcolm L. Jr. 1990. *Wildlife, forests, and forestry: Principles of managing forests for biological diversity*. Englewood Cliffs : Prentice-Hall, 370 p.
- HUTSON, Anthony M., Simon P. MICKLEBURGH et Paul A. RACEY. 2001. *Microchiropteran Bats: Global Status Survey and Conservation Action Plan*. Cambridge : IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group, International Union for Conservation of Nature, 258 p.

- IMBEAU, Louis et André DESROCHERS. 2002. « Foraging ecology and use of drumming trees by three-toed woodpeckers ». *The Journal of Wildlife Management*, vol. 66, n° 1, pp. 222-231.
- KELLY, Peter E. et Douglas W. LARSON. 1997. « Dendroecological analysis of the population dynamics of an old-growth forest on cliff-faces of the Niagara Escarpment, Canada ». *Journal of Ecology*, vol. 85, n° 4, pp. 467-478.
- KNEESHAW, Daniel D. et Yves BERGERON. 1998. « Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest ». *Ecology*, vol. 79, n° 3, pp. 783-794.
- KOMONEN, Atte. 2003. « Hotspots of insect diversity in boreal forests ». *Conservation Biology*, vol. 17, n° 4, pp. 976-981.
- KOUKI, Jari, Satu LÖFMAN, Petri MARTIKAINEN, Seppo ROUVINEN et Anneli UOTILA. 2001. « Forest fragmentation in Fennoscandia: Linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes ». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 3, n° suppl 3, pp. 27-37.
- LAARMANN, Diana, Henn KORJUS, Allan SIMS, John A. STANTURF, Andres KIVISTE et Kajar KÖSTER. 2009. « Analysis of forest naturalness and tree mortality patterns in Estonia ». *Forest Ecology and Management*, vol. 258S, pp. S187–S195.
- LAJOIE, Jean. 1972. *Géologie des régions de Rimouski et de Lac-des-Baies (moitié ouest) : Comtés de Rimouski et de Rivière-du-Loup*. DP-0064. Québec : Ministère des Richesses naturelles du Québec, 41 p.
- LANDOWNER RESOURCE CENTRE. 1999. *Extension Notes: Eastern white cedar*. Manotick : LandOwner Resource Centre, Ontario Ministry of Natural Resources et Sir Sandford Fleming College, 4 p.
- LANGELIER, Jean Chrysostome. 1906. *Les arbres de commerce de la Province de Québec*. Coll. « CIHM/ICMH Collection de microfiches », n° 73119. Québec : Département des Terres et Forêts de la Province de Québec, 105 p.

- LANGOR, David W., H. E. James HAMMOND, John R. SPENCE, Joshua JACOBS et Tyler P. COBB. 2008. « Saproxylic insect assemblages in Canadian forests: diversity, ecology, and conservation ». *The Canadian Entomologist*, vol. 140, n° 4, pp. 453-474.
- LAVOIE, Luc, Jean-François GAGNON, Lévis CÔTÉ, Dany D'ASTOUS, Pierre DUMONT, Michel FOURNIER, Laurent GAGNÉ, Jean-Pierre JETTÉ, Jean LAMOUREUX, Patrick MORIN, Robert SCHNEIDER et Luc SIROIS. 2013. *Proposition de cibles pour l'aménagement écosytémique et l'intensification de la production ligneuse au Bas-Saint-Laurent*. Rimouski : Conférence régionale des élus du Bas-Saint-Laurent, 87 p.
- LEAK, William B. 1964. « An expression of diameter distribution for unbalanced, uneven-aged stands and forests ». *Forest Science*, vol. 10, n° 1, pp. 39-50.
- LEWIS, Simon L. et Mark A. MASLIN. 2015. « Defining the Anthropocene ». *Nature*, vol. 519, n° 7542, pp. 171-180.
- LIN, Yiching et Carol K. AUGSPURGER. 2008. « Long-term spatial dynamics of *Acer saccharum* during a population explosion in an old-growth remnant forest in Illinois ». *Forest Ecology and Management*, vol. 256, n° 5, pp. 922-928.
- LIN, Yiching, Melissa L. HULTING et Carol K. AUGSPURGER. 2004. « Causes of spatial patterns of dead trees in forest fragments in Illinois ». *Plant Ecology*, vol. 170, n° 1, pp. 15-27.
- LINDHE, Anders et Åke LINDELÖW. 2004. « Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles ». *Forest Ecology and Management*, vol. 203, n° 1-3, pp. 1-20.
- LORIMER, Craig G. 1977. « The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine ». *Ecology*, vol. 58, n° 1, pp. 139-148.
- LORIMER, Craig G. 2001. « Historical and ecological roles of disturbance in eastern North American forests: 9,000 years of change ». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 29, n° 2, pp. 425-439.
- MANION, P.D. et D.H. GRIFFIN. 2000. « Large landscape scale analysis of tree death in the Adirondack Park, New York ». *Forest Science*, vol. 47, n° 4, pp. 542-549.

- MASER, Chris et James M. TRAPPE. 1984. *The seen and unseen world of the fallen tree*. PNW-164. Portland : Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, USDA Forest Service, 56 p.
- MCCULLOUGH, Herbert A. 1948. « Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest ». *Ecology*, vol. 29, n° 4, pp. 508-513.
- MCKEE, Arthur, George LAROI et Jerry F. FRANKLIN. 1982. « Structure, composition, and reproductive behavior of terrace forests, South Fork Hoh River, Olympic National Park ». Dans *Ecological research in national parks of the pacific northwest*. (San Francisco, November 1979), pp. 22-29. Corvallis : Oregon State University Forest Research Laboratory Publication.
- MCCLOUGHLIN, Philip D., Elston DZUS, Bob WYNES et Stan BOUTIN. 2003. « Declines in populations of woodland caribou ». *Journal of Wildlife Management*, vol. 67, n° 4, pp. 755-761.
- MFFP. 2015. *L'aménagement forestier dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette : Guide de référence pour moduler les activités d'aménagement dans les forêts privées*. DAEF-0357. Québec : Direction de la protection des forêts, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, 87 p.
- MFFP. 2016a. *Norme d'inventaire écoforestier : Placettes-échantillons permanentes*. Québec : Direction des inventaires forestiers, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, 238 p.
- MFFP. 2016b. *Norme d'inventaire écoforestier : Placettes-échantillons temporaires*. Québec : Direction des inventaires forestiers, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, 172 p.
- MILLER, Kathryn M., Fred W. DIEFFENBACH, J. Patrick CAMPBELL, Wendy B. CASS, James A. COMISKEY, Elizabeth R. MATTHEWS, Brian J. MCGILL, Brian R. MITCHELL, Stephanie J. PERLES, Suzanne SANDERS, John Paul SCHMIT, Stephen SMITH et Aaron S. WEED. 2016. « National parks in the eastern United States harbor important older forest structure compared with matrix forests ». *Ecosphere*, vol. 7, n° 7, e01404.

- MORIN, Hubert, Danielle LAPRISE, Andrée-Anne SIMARD et Saida AMOUCHE. 2008. « Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est de l'Amérique du Nord ». Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, sous la dir. de Sylvie Gauthier, Marie-Andrée Vaillancourt, Alain Leduc, Louis De Grandpré, Daniel Kneeshaw, Hubert Morin, Pierre Drapeau et Yves Bergeron, pp. 165-192. Sainte-Foy : Presses de l'Université du Québec.
- MORONI, Martin T. 2006. « Disturbance history affects dead wood abundance in Newfoundland boreal forests ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, n° 12, pp. 3194-3208.
- MRN. 1999. *Manuel de mise en valeur des forêts privées du Québec*. Charlesbourg : Ministère des Ressources naturelles du Québec et Fédération des producteurs de bois du Québec en collaboration avec le Regroupement des sociétés d'aménagement forestier du Québec, 182 p.
- MRN. 2016. *Système hiérarchique de classification écologique* [document cartographique]. Ministère des Ressources naturelles du Québec. <ftp://ftp.mrn.gouv.qc.ca/Public/DIF/Diffusion/Classification_ecologique_IEQM/> Consulté le 9 octobre 2016.
- MRNF. 2008. *Base de données topographiques du Québec à l'échelle de 1/20 000* [document cartographique]. 1 : 20 000, Géoboutique Québec. <http://geoboutique.mern.gouv.qc.ca/html/TOPO-20K_fichepdf.htm>. Consulté le 20 juillet 2014.
- MRNF. 2010. *L'aménagement écosystémique des forêts - Plus proche de la nature*. Québec : Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 6 p.
- MRNFP. 2005. *Objectifs de protection et de mise en valeur des ressources du milieu forestier : Plans généraux d'aménagement forestier 2007-2012 : Document de mise en œuvre*. Québec : Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs du Québec, 47 p.
- ÓDOR, Péter, Jacob HEILMANN-CLAUSEN, Morten CHRISTENSEN, Erik AUDE, Klaas W. VAN DORT, Andrej PILTAVER, Irén SILLER, Mirjam T. VEERKAMP, Ruben WALLEYN, Tibor STANDOVÁR, A. F. M. VAN HEES, J. KOSEC, Neven MATOČEC, Hojka KRAIGHER et Tine GREBENC. 2006. « Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe ». *Biological Conservation*, vol. 131, n° 1, pp. 58-71.

- VON OHEIMB, Goddert, Christina WESTPHAL et Werner HÄRDLE. 2007. « Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*) ». *European Journal of Forest Research*, vol. 126, n° 3, pp. 359-370.
- OMNR. 1997. *Silvicultural guide to managing for black spruce, jack pine, and aspen on boreal forest ecosites in Ontario*, version 1.1. vol. 1. Toronto : Ontario Ministry of Natural Resources, 822 p.
- OSAWA, Akira. 1994. « Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, n° 4, pp. 850-859.
- OTTO, Clint R. V., Andrew J. KROLL et Heather C. MCKENNY. 2013. « Amphibian response to downed wood retention in managed forests: A prospectus for future biomass harvest in North America ». *Forest Ecology and Management*, vol. 304, pp. 275-285.
- OWENS, Audrey K., Kurtis R. MOSELEY, Timothy S. MCCAY, Steven B. CASTLEBERRY, John C. KILGO et W. Mark FORD. 2008. « Amphibian and reptile community response to coarse woody debris manipulations in upland loblolly pine (*Pinus taeda*) forests ». *Forest Ecology and Management*, vol. 256, n° 12, pp. 2078-2083.
- PAYETTE, Serge, Louise FILION et Ann DELWAIDE. 1990. « Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantaré Ecological Reserve, Quebec ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, n° 8, pp. 1228-1241.
- PHIPPS, Richard L. 2005. « Some geometric constraints on ring-width trend ». *Tree-Ring Research*, vol. 61, n° 2, pp. 73-76.
- PINNA, Samuel, Hugo JACQMAIN, Mathieu BOUCHARD, Yan BOUCHER, Martin BARRETTE et Mathieu CÔTÉ. 2009. *Aménagement écosystémique des forêts au Québec : Guide d'élaboration d'un portrait de la forêt préindustrielle comme paysage naturel de référence*. DEPF-0310. Québec : Consortium en foresterie Gaspésie-Les-Îles et Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 28 p.

- POTHIER, David et Daniel MAILLY. 2006. « Stand-level prediction of balsam fir mortality in relation to spruce budworm defoliation ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, n° 7, pp. 1631-1640.
- POTHIER, David et France SAVARD. 1998. *Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec*. Québec : Direction des inventaires forestiers, Ministère des Ressources naturelles du Québec, 183 p.
- PRETZSCH, Hans, Peter BIBER, Gerhard SCHÜTZE, Enno UHL et Thomas RÖTZER. 2014. « Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870 ». *Nature Communications*, vol. 5, 4967.
- PRICE BROTHERS AND COMPANY LIMITED. 1944. *Working-plan report for Rimouski establishment*. Chicoutimi : South Woodlands Division, Price Brothers and Company Limited, 32 p.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna : R Foundation for Statistical Computing.
- ROBERGE, Jean-Michel et André DESROCHERS. 2004. « Comparaison des caractéristiques des gros chicots entre une sapinière primitive et une sapinière aménagée sur la péninsule gaspésienne, Québec ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, n° 11, pp. 2382-2386.
- ROBITAILLE, André et Jean-Pierre SAUCIER. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Québec : Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques, Ministère des Ressources naturelles du Québec, 213 p.
- ROSSI, Sergio, Annie DESLAURIERS, Tommaso ANFODILLO et Marco CARRER. 2008. « Age-dependent xylogenesis in timberline conifers ». *New Phytologist*, vol. 177, n° 1, pp. 199-208.
- ROWE, John S. 1972. *Les Régions forestières du Canada*. 1300F. Ottawa : Service canadien des forêts, Ministère de l'Environnement du Canada, 172 p.
- RUNKLE, James R. 2000. « Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of eastern North America ». *Ecology*, vol. 81, n° 2, pp. 554-567.

- SAUCIER, Jean-Pierre, Pierre GRONDIN, André ROBITAILLE et Jean-François BERGERON. 2003. *Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec*. Québec : Direction des inventaires forestiers, Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs du Québec, 2 p.
- SCHIEGG, Karin. 2000. « Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity ». *Ecoscience*, vol. 7, n° 3, pp. 290-298.
- SCHULTE, Lisa A., David J. MLADENOFF, Thomas R. CROW, Laura C. MERRICK et David T. CLELAND. 2007. « Homogenization of northern U.S. Great Lakes forests due to land use ». *Landscape Ecology*, vol. 22, n° 7, pp. 1089-1103.
- SICCAMA, Thomas G. 1971. « Presettlement and present forest vegetation in northern Vermont with special reference to Chittenden County ». *American Midland Naturalist*, vol. 85, n° 1, pp. 153-172.
- SIITONEN, Juha, Petri MARTIKAINEN, Pekka PUNTTILA et Josef RAUH. 2000. « Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland ». *Forest Ecology and Management*, vol. 128, n° 3, pp. 211-225.
- SIITONEN, Juha, Reijo PENTTILÄ et Heikki KOTIRANTA. 2001. « Coarse woody debris, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero National Park, Russian Karelia ». *Ecological Bulletins*, vol. 49, pp. 231-242.
- SIMS, Richard A., H. Maureen KERSHAW et Gregory M. WICKWARE. 1990. *The autecology of major tree species in the north central region of Ontario*. Thunder Bay : Ontario Ministry of Natural Resources, 126 p.
- SORENSEN, Eric, Robert POPP, Brett ENGSTROM, Marc LAPIN et Dan FARRELL. 2010. *Softwood swamps of Vermont: Distribution, ecology, classification, and some sites of ecological significance*. Waterbury : Natural Heritage Information Project, Vermont Fish and Wildlife Department, Vermont Agency of Natural Resources, 58 p.
- STEVENS, Victoria. 1997. *The ecological role of coarse woody debris: An overview of the ecological importance of CWD in BC Forests*. Working paper n° 30. Victoria : British Columbia Ministry of Forests Research Program, 26 p.

- TABI, Marton, Lauréan TARDIF, Dominique CARRIER, Gérard LAFLAMME et Michel ROMPRÉ. 1990. *Inventaire des problèmes de dégradation des sols agricoles du Québec : Région agricole 1 : Bas-Saint-Laurent, Gaspésie, Îles-de-la-Madeleine*. n° 91-0020. Québec : Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, 66 p.
- TAYLOR, Sarah L. et David A. MACLEAN. 2007. « Dead wood dynamics in declining balsam fir and spruce stands in New Brunswick, Canada ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, n° 4, pp. 750-762.
- TERRAIL, Raphaële. 2013. « Influence de la colonisation sur les transformations du paysage forestier depuis l'époque préindustrielle dans l'Est du Québec (Canada) ». Thèse de doctorat en biologie, Rimouski : Université du Québec à Rimouski, 115 p.
- TERRAIL, Raphaële, Dominique ARSENEAULT, Marie-Josée FORTIN, Sébastien DUPUIS et Yan BOUCHER. 2014. « An early forest inventory indicates high accuracy of forest composition data in pre-settlement land survey records ». *Journal of Vegetation Science*, vol. 25, pp. 691-702.
- THOMPSON, Jonathan R., Dunbar N. CARPENTER, Charles V. COGBILL et David R. FOSTER. 2013. « Four centuries of change in northeastern United States forests ». *PLoS ONE*, vol. 8, n° 9, e72540.
- TURNER, Monica G., William H. ROMME, Robert H. GARDNER, Robert V. O'NEILL et Timothy K. KRATZ. 1993. « A revised concept of landscape equilibrium: Disturbance and stability on scaled landscapes ». *Landscape Ecology*, vol. 8, n° 3, pp. 213-227.
- TYRRELL, Lucy E. et Thomas R. CROW. 1994. « Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age ». *Ecology*, vol. 75, n° 2, pp. 370-386.
- VALLAURI, Daniel, Jean ANDRÉ et Jacques BLONDEL. 2002. *Le bois mort, un attribut vital de la biodiversité de la forêt naturelle, une lacune des forêts gérées*. Paris : Fonds mondial pour la nature, 34 p.

- VILLENEUVE, Normand et Jacques BRISSON. 2003. « Old-growth forests in the temperate deciduous zone of Quebec: Identification and evaluation for conservation and research purposes ». *Forestry Chronicle*, vol. 79, n° 3, pp. 559-569.
- VITOUSEK, Peter M., Harold A. MOONEY, Jane LUBCHENCO et Jerry M. MELILLO. 1997. « Human domination of earth's ecosystems ». *Science*, vol. 277, n° 5325, pp. 494-499.
- WHITNEY, Gordon G. et Joseph P. DECANT. 2001. « Government land office surveys and other early land surveys ». Dans *The historical ecology handbook: A restorationist's guide to reference ecosystems*, sous la dir. de Dave Egan et Evelyn A. Howell, pp. 147-174. Washington DC : Island Press.
- WILLIAMS, Michael. 1982. « Clearing the United States forests: pivotal years 1810-1860 ». *Journal of Historical Geography*, vol. 8, n° 1, pp. 12-28.
- ZASADA, John C. 1984. « Site classification and regeneration practices on floodplain sites in interior Alaska ». Dans *Forest classification at high altitudes as an aid to regeneration*, sous la dir. de Mayo Murray, pp. 35-39. Fairbanks : Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, U.S. Department of Agriculture.

