



Université du Québec
à Rimouski

**COMPARAISON DE L'ACCROISSEMENT LIGNEUX
ENTRE L'ÉCLAIRCIE COMMERCIALE PAR
DÉGAGEMENT D'ARBRES-ÉLITES ET L'ÉCLAIRCIE PAR
LE BAS**

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

© Laurie Dupont-Leduc

Octobre 2017

Composition du jury :

Dominique Arseneault, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Robert Schneider, 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 5 juillet 2017

Dépôt final le 19 octobre 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.

vi

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont à mon directeur de recherche, Robert Schneider. Merci pour la confiance que tu m'as accordée depuis le tout début de mon travail pour la Chaire de recherche. Ta disponibilité, tes conseils et tes schémas m'ont grandement aidé tout au long de mon parcours. La route vers le côté obscur est parfois difficile, mais tu me pousses à me dépasser, même lorsque je doute et cela contribue à ma progression, autant d'un point de vue professionnel que personnel. J'espère que notre collaboration sera encore aussi bonne dans le futur, du moins encore pour quelques années !

Merci à Luc Sirois, mon codirecteur, pour ta disponibilité, pour les discussions et la critique très constructive de mes travaux. Tes commentaires m'ont toujours fortement aidé, et ce, depuis le tout début de mon parcours à l'UQAR. Ton enseignement au bac a contribué à me faire avancer et m'a donné envie de poursuivre dans le domaine de l'écologie forestière. Toi aussi tu m'as fait confiance pour ce projet et je t'en suis très reconnaissante.

Un gros merci à mes assistant(e)s de recherche, David Grenier-Héon et Sophie Proudfoot. Vous avez tenu bon tout le long de cette campagne de terrain. Les longues heures de travail, les mouches, les 8 000 carottes extraites et tout autant de mesures n'ont jamais entravé votre enthousiasme, votre rigueur au travail et votre capacité à me faire rire. Cet été restera gravé dans ma mémoire. Gracias !

Je tiens aussi à remercier tous les assistant(e)s de recherche qui ont travaillé avec minutie en laboratoire sur ma collection de carottes d'arbres études. Merci à : Aurélie Chagnon-Lafortune, Bérengère Curtit, François Douville, Frédéric Dwyer-Samuel, Jérôme Lavoie, Marc Lepage, Vincent Roy, Anthony Schmutz et Agathe Valette. Votre travail a été vraiment apprécié !

J'aimerais aussi remercier mes collègues du laboratoire en aménagement et sylviculture. Tout particulièrement, Tony Franceschini et Emmanuel Duchateau pour l'aide lors de différentes étapes de mes analyses statistiques. Merci à l'ensemble du laboratoire pour le soutien, les discussions et les critiques toujours constructives et pertinentes à différent

moment de mes travaux de recherche. Merci également à Alain Caron, auxiliaire d'enseignement et de recherche au département de biologie, chimie et géographie à l'UQAR pour les conseils lors de mes analyses statistiques.

Le projet n'aurait pu voir le jour sans l'implication de Luc Lavoie et de Laurent Gagné de la CRÉBSL (maintenant CRD-BSL). Votre aide lors de la mise sur pied du projet et le début de la campagne de terrain a été très appréciée.

Ce projet de recherche n'aurait pu être possible sans la contribution financière de la Chaire de Recherche sur la Forêt Habitée, de la CRÉBSL (maintenant CRD-BSL), du Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies, de la Fondation de l'UQAR et du Centre d'étude de la forêt.

D'un côté personnel, merci à ma famille, mes amis et à tous ceux qui se sont intéressés et ont contribué de près ou de loin au projet. Plus particulièrement, je veux remercier mes parents pour l'appui et l'amour inconditionnel que vous m'avez offerts lorsque j'ai eu l'idée de poursuivre mes études à 500 kilomètres de la maison. Merci pour le soutien que vous me donnez depuis que je suis petite dans toutes mes activités, mes projets, mes folies ! C'est en grande partie grâce à vous que je suis rendue où je suis aujourd'hui. C'est tellement réconfortant de savoir que vous êtes là, derrière moi, peu importe ce qui arrivera. Merci maman pour ta douceur et ton écoute. Merci papa pour tes encouragements et de m'avoir répété 100 fois que si c'était facile, tout le monde le ferait !

Finalement, ce grand périple n'aurait pas été le même si je n'avais pas eu à mes côtés mon amoureux, mon concubin, mon chiquito, Pierre-André ! Tu m'as donné de ton temps, de ta patience, de ta compréhension dans les bons et les moins bons moments. Mes sautes d'humeur ont été monnaie courante pendant ces quelques années, mais tu m'as soutenu et réconforté avec main de maître (et avec quelques sacs de bonbons). Tu m'as offert un équilibre dans toutes les épreuves à surmonter, ça n'aurait tout simplement pas été possible sans toi ! Je ne te remercierai jamais assez.

x

RÉSUMÉ

Depuis plusieurs décennies, l'exploitation forestière a entraîné d'importantes modifications dans la composition et la structure des forêts du Bas-Saint-Laurent, transformant le paysage en une mosaïque de peuplements réguliers/équienness. En 2008, une expérience d'éclaircies commerciales, consistant au dégagement de compétiteurs autour d'arbres-élites (AÉ) a été initiée comme première étape de la conversion structurale de ces peuplements réguliers/équienness vers des peuplements irréguliers/inéquienness. Ce type d'éclaircie, qui a pour objectif d'accentuer la complexité structurale des peuplements, a récemment été proposé afin de répondre aux exigences de la Loi québécoise sur l'aménagement durable du territoire forestier. Deux types d'éclaircie par AÉ (dégagement de 50 AÉ/ha et 100 AÉ/ha) ainsi qu'une éclaircie par le bas et des blocs témoins ont été implantés dans des plantations d'épinette blanche (*Picea glauca*) et dans des peuplements issus de régénération naturelle dominés par le sapin baumier (*Abies balsamea*). En 2014, les placettes-échantillons ont été mesurées pour quantifier l'accroissement ligneux et la diversité structurale. Aucune différence en accroissement en surface terrière n'a été observée entre les traitements. À l'échelle de l'arbre, les AÉ dégagés par l'éclaircie ont montré un accroissement en diamètre à hauteur de poitrine (DHP) significativement plus élevé que les AÉ potentiels dans les placettes-échantillons témoins. Les AÉ ont également eu un accroissement en DHP plus élevé que leurs voisins les plus proches, en plus de faire face à moins de compétition que les AÉ potentiels dans les blocs éclaircis par le bas et les blocs témoins. La complexité des parcelles n'a cependant pas augmenté de façon significative après les éclaircies, le nombre d'AÉ dégagé n'étant probablement pas assez élevé pour changer la structure du peuplement avec une seule éclaircie. Ces résultats indiquent que le temps entre le traitement et l'inventaire forestier (5 ans après traitement) n'est pas suffisant pour que les arbres dépassent leur temps de réaction et atteignent leur pic de croissance. Des interventions subséquentes seront nécessaires pour atteindre les objectifs de diminution d'écart entre la forêt naturelle et la forêt aménagée.

Mots-clés : aménagement écosystémique, complexité spatiale, conversion structurale, éclaircie commerciale par dégagement d'arbres-élites, éclaircie commerciale par le bas

ABSTRACT

For decades, logging has led to significant changes in composition and structure of the forests of Eastern Canada. In 2008, a commercial thinning trial consisting in the removal of competitors around elite trees (ET) was initiated as the first step of a structural conversion treatment to transform regular/even-aged stands to irregular/uneven-aged stands. Two intensities of thinning by ET release (50 ET/ha and 100 ET/ha) as well as a thinning from below and control blocks were tested in white spruce (*Picea glauca*) plantations and precommercially thinned balsam fir (*Abies balsamea*) dominated natural regeneration stands. In 2014, we measured these experimental plots for growth increment and stand structural diversity. At the stand level, no differences were observed amongst the treatments for average cumulative basal area increment since thinning. At the tree level, trees thinned by ET release showed a significantly higher diameter at breast height (DBH) increment than those in the control plots. The released ET also had higher DBH increments than their closest neighbors. The released ET had less competition than the potential ET in both the control and thinned from below plots. The spatial complexity of the plots did not however significantly increase after ET release, the number of ET released is probably not high enough to change the stand structure after only one thinning treatment. These results indicate that 5 years after treatment is not sufficient for trees to reach their peak growth. Further interventions are thus needed to reach the ecosystem-based forest management objectives.

Key words: commercial thinning by elite tree release, ecosystem-based forest management, structural conversion, spatial complexity, stand structure, thinning from below

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	VII
RÉSUMÉ.....	XI
ABSTRACT.....	XIII
TABLE DES MATIÈRES	XV
LISTE DES TABLEAUX	XVII
LISTE DES FIGURES	XIX
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	XXI
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
MISE EN CONTEXTE	1
<i>Revue de littérature</i>	2
<i>Objectifs et hypothèses.....</i>	8
CHAPITRE 2: INCREASING THE STRUCTURAL COMPLEXITY OF CONIFEROUS STANDS WITHOUT REDUCING THEIR PRODUCTIVITY: A CASE STUDY IN EASTERN CANADA.....	10
ABSTRACT.....	10
INTRODUCTION.....	11
MATERIALS AND METHODS.....	14
STUDY AREA.....	14
EXPERIMENTAL DESIGN	14
DATA COLLECTION	16
STATISTICAL ANALYSIS.....	20
RESULTS.....	24
DISCUSSION	34
TREE LEVEL.....	34
STAND LEVEL	35
STRUCTURE	37
IMPLICATIONS FOR FOREST MANAGEMENT	39

CONCLUSION	41
APPENDIX	42
CHAPITRE 3 : CONCLUSION GÉNÉRALE ET IMPLICATIONS DE L'ÉTUDE	43
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	47

LISTE DES TABLEAUX

TABLE 1 : AVERAGE STAND CHARACTERISTICS (STANDARD DEVIATION IN PARENTHESES).	17
TABLE 2 : F-VALUES (P-VALUES IN PARENTHESES) FOR THE ANALYSIS OF VARIANCE, AT STAND LEVEL (EQ.2A), ON AVERAGE INCREASE IN BA ($m^2/ha/year$) BETWEEN THE TIME OF THINNING AND FIVE YEARS LATER (2008-2013) FOR CONTROL, THINNED FROM BELOW, THINNED BY ET RELEASE (50 ET/ha AND 100 ET/ha) PERMANENT PLOTS IN WHITE SPRUCE PLANTATIONS AND NATURALLY REGENERATED SOFTWOOD STANDS WITH BA (m^2/ha) BEFORE THINNING AS COVARIABLE (BOLD: SIGNIFICANT [$P < 0.05$]	24
TABLE 3 : F-VALUES (P-VALUES IN PARENTHESES) FOR THE ANALYSIS OF VARIANCE, AT TREE LEVEL (EQ.2B), ON DBH INCREMENT, ACCORDING TO THE SILVICULTURAL TREATMENTS AND TREE STATUS (ET OR COMPETITORS) (BOLD: SIGNIFICANT [$P < 0.05$]	26
TABLE 4 : F-VALUES (P-VALUES IN PARENTHESES) FOR THE ANALYSIS OF VARIANCE, AT TREE LEVEL, ON HEGYI COMPETITION INDEX (H) (EQ.1; EQ.2A) (BOLD: SIGNIFICANT [$P < 0.05$]	28
TABLE 5 : T-VALUES (P-VALUES IN PARENTHESES) FOR THE LINEAR REGRESSION MODELS (EQ.3) BETWEEN DBH INCREMENT AND DISTANCE TO THE CLOSEST SKID TRAIL FOR THE WHITE SPRUCE PLANTATIONS (LECHASSEUR AND HUMQUI SITES), WITH ONE REGRESSION PER THINNING METHOD (BOLD: SIGNIFICANT [$P < 0.05$]	30
TABLE 6 : F-VALUES (P-VALUES IN PARENTHESES) FOR THE ANALYSIS OF VARIANCE, AT STAND LEVEL (EQ.2A), ON THE CLARK-EVANS AGGREGATION INDEX (R) IN 2014 (BOLD: SIGNIFICANT [$P < 0.05$]	31
TABLE 7 : F-VALUES (P VALUES IN PARENTHESES) FOR THE ANALYSIS OF VARIANCE (EQ.4) ON THE SHAPE (SP) AND SCALE (SC) PARAMETERS OF THE TWO-PARAMETER WEIBULL PROBABILITY DENSITY FUNCTION BEFORE THINNING, AFTER THINNING (2008) AND FIVE YEARS AFTER THINNING (2013) FOR CONTROL, THINNED FROM BELOW AND THINNED BY ET RELEASE (100 ET/ha AND 50 ET/ha) AND BY STAND TYPE (BOLD: SIGNIFICANT [$P < 0.05$]	32

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1 : STUDY AREA (A) IN BAS-SAINT-LAURENT, QUÉBEC, (B) EXPERIMENTAL UNITS WITHIN A BLOCK WHERE THE SILVICULTURAL TREATMENTS WERE APPLIED AND (C) AN EXPERIMENTAL UNIT DIVIDED IN 3 SUBUNITS (GAP OF 0,01 HA, 0,05 HA AND NO GAP).....	18
FIGURE 2 : DIFFERENCES IN BA INCREMENT ($m^2/ha/year$) PER THINNING TYPE (CONTROL, THINNED FROM BELOW, THINNED BY ET RELEASE (50 ET/HA AND 100 ET/HA)), WITH (LEFT COLUMN: A, C, E) AND WITHOUT SKID TRAILS (RIGHT COLUMN: B, D, F) FOR TOTAL (TOP ROW: A, B), MERCHANTABLE (MIDDLE ROW: C, D) AND TIMBER SIZED (BOTTOM ROW: E, F) TREES. ERROR BARS DEMONSTRATE CONFIDENCE INTERVALS (95 % CI). LETTERS IN LEGEND AND AXIS INDICATE STATISTICALLY SIGNIFICANT DIFFERENCES.	25
FIGURE 3 : DBH INCREMENT (MM/YEAR), BETWEEN 2008 AND 2013, FOR BALSAM FIR (A) AND WHITE SPRUCE (B) BY THINNING INTENSITY (CONTROL, THINNED FROM BELOW, THINNED BY ET RELEASE (50 ET/HA AND 100 ET/HA)) AND TREE TYPE (ET OR COMPETITOR OF ET). ERROR BARS DEMONSTRATE CONFIDENCE INTERVALS (95 % CI). LETTERS IN LEGEND, AXIS OR IN THE PLOT INDICATE STATISTICALLY SIGNIFICANT DIFFERENCES.	27
FIGURE 4 : HEGYI COMPETITION INDEX (H) FOR ET BY THINNING METHOD (CONTROL, THINNED FROM BELOW, THINNED BY ET RELEASE (50 ET/HA AND 100 ET/HA)) AND STAND TYPE. ERROR BARS DEMONSTRATE CONFIDENCE INTERVALS (95 % CI). LETTERS IN LEGEND AND IN AXIS INDICATE STATISTICALLY SIGNIFICANT DIFFERENCES.	28
FIGURE 5 : RELATIONSHIP BETWEEN DBH INCREMENT AND DISTANCE TO THE CLOSEST SKID TRAIL BY THINNING METHOD FOR THE WHITE SPRUCE PLANTATIONS (LECHASSEUR AND HUMQUI SITES) (BOLD: SIGNIFICANT [$P < 0.05$]).	29
FIGURE 6 : CLARK-EVANS AGGREGATION INDEX (R) IN 2014 PER THINNING INTENSITY (CONTROL, THINNED FROM BELOW, THINNED BY ET RELEASE (50 ET/HA AND 100 ET/HA)) FOR THE WHITE SPRUCE PLANTATIONS (LECHASSEUR AND HUMQUI SITES). ERROR BARS DEMONSTRATE CONFIDENCE INTERVALS (95 % CI). LETTERS IN AXIS INDICATE STATISTICALLY SIGNIFICANT DIFFERENCES.	31
FIGURE 7 : WEIBULL SCALE (SC) AND SHAPE (SP) PARAMETERS PER THINNING METHOD (CONTROL, THINNED FROM BELOW AND THINNED BY ET RELEASE (100 T/HA AND 50 ET/HA)) AND STAND TYPE (PLANTATION, NATURAL REGENERATION) PRIOR TO THINNING, AFTER THINNING AND FIVE YEARS AFTER THINNING (2013). ERROR BARS DEMONSTRATE CONFIDENCE INTERVALS (95 % CI). LETTERS INDICATE DIFFERENCES IN SIMPLE EFFECTS.	33

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AÉ	Arbres élites
AFÉ	Aménagements forestiers écosystémiques
BA	Basal area
DBH	Diameter at breast height
ddf	Denumenator degrees of freedom
DHP	Diamètre à hauteur de poitrine
DHS	Diameter at stump height
ET	Elite tree
H	Hegyi competition index
ndf	Numerator degrees of freedom
R	Clark-Evans aggregation index
SC	Scale parameter of the two-parameter Weibull density probability function
SH	Stump height
SP	Shape parameter of the two-parameter Weibull density probability function

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE

Mise en contexte

Dans l'est du Canada, l'exploitation forestière du 20^e siècle a entraîné d'importantes modifications dans la composition et la structure des forêts, transformant ainsi le paysage forestier en une mosaïque de peuplements réguliers/équienness. Cette exploitation a rapidement contribué à créer un écart entre les forêts préindustrielles (naturelles), qui étaient principalement irrégulières/inéquienness, et les forêts aménagées. Ces changements ont de nombreux impacts sur la biodiversité et la productivité des écosystèmes forestiers (Boucher et al., 2009). Afin de répondre aux exigences de la Loi québécoise sur l'aménagement durable du territoire forestier, les aménagements forestiers écosystémiques (AFÉ) visent à maintenir ou restaurer la biodiversité forestière en réduisant les différences observées entre les forêts naturelles et aménagées (MFFP, 2013).

Maintenant que plusieurs dizaines de milliers d'hectares de jeunes forêts sont prêtes à recevoir une première éclaircie commerciale au Bas-Saint-Laurent et dans plusieurs autres régions du Canada, une question se pose : quels sont les traitements sylvicoles les plus appropriés pour diminuer l'écart entre les forêts préindustrielles et les forêts aménagées en augmentant leur complexité structurale, mais sans réduire leur productivité ? C'est dans cette optique qu'en 2008 la Chaire de recherche sur la forêt habitée de l'Université du Québec à Rimouski en collaboration avec la conférence régionale des élus du Bas-Saint-Laurent (CRÉ-BSL), a initié une expérience d'éclaircies commerciales comme première étape de la conversion structurale de jeunes peuplements réguliers/équienness (d'origine naturelle et de plantation) vers une structure irrégulière/inéquienne. Cette étude vise ainsi à comparer le rendement et la structure de peuplements éclaircis par le bas au rendement et à la structure de ceux éclaircis par dégagement d'arbres élites (AÉ) à l'échelle de l'arbre et du peuplement. Cette comparaison permettra de connaître les effets de l'utilisation de l'éclaircie commerciale par dégagement d'arbres-élites sur le potentiel de croissance des peuplements résiduels, en plus de savoir si ce traitement permet d'accentuer leur complexité structurale.

Revue de littérature

La dynamique des forêts naturelles et aménagées

Dans les écosystèmes forestiers préindustriels, c'étaient les perturbations naturelles (épidémies, feux, chablis, etc. de sévérité variable) qui amorçaient le processus de la succession écologique en créant des ouvertures partielles dans la canopée (Harvey et al., 2002; Messier et al., 1999; Bergès et al., 2002), avec comme mécanisme principal la différence interspécifique de tolérance à l'ombre (Raven et al., 2007). Par conséquent, lorsqu'un chablis ou une épidémie d'insectes créaient des ouvertures partielles dans la canopée, le couvert forestier dominant était recolonisé par des espèces tolérantes à l'ombre qui formaient la régénération préétablie en sous-étage (Messier et al., 1999). Lorsqu'une perturbation détruisait entièrement le peuplement, c'étaient les espèces intolérantes à l'ombre qui colonisaient et croissaient plus rapidement que les espèces tolérantes, pour former le couvert de transition (Kobe and Coates, 1997; Reich et al., 1998; Messier et al., 1999; Martin et al., 2008). Ces dynamiques, en se perpétuant dans le temps, étaient à l'origine de la structure interne hétérogène et irrégulière de la majorité des peuplements, particulièrement dans les forêts tempérées et boréales (Schütz, 1997; Bergeron and Harvey, 1997; Bergeron et al., 2006; Franklin et al., 2007; Ruel et al., 2007).

Dans les forêts aménagées, les interventions sylvicoles constituent actuellement la source principale de perturbation pour le milieu, en accélérant, ralentissant ou réinitialisant la dynamique naturelle des peuplements forestiers (Bergès et al., 2002; Hansen et al., 1991; McCarthy and Burgman, 1995; Niemelä, 1999). Au fil du temps, l'exploitation intensive des forêts a altéré la dynamique naturelle en réduisant l'âge moyen des forêts, diminuant l'abondance de certaines formes de bois mort, favorisant les espèces pionnières et homogénéisant la structure interne des peuplements forestiers (Östlund et al., 1997; Boucher et al., 2006, 2009; Dupuis, 2009).

La forêt aménagée, régime de futaie régulière/équienne

Le régime sylvicole de la futaie régulière/équienne et les peuplements monospécifiques qui y sont associés, peuvent être mis en cause en ce qui a trait à la

raréfaction d'un certain nombre d'espèces (Bergès et al., 2002). De plus, l'aménagement forestier a habituellement comme effet de supprimer ou de limiter fortement certains stades de succession, comme les arbres matures après une coupe de régénération, en plus de certains éléments qui structurent l'écosystème, comme le bois mort au sol et les chicots sur pied (Bergès et al., 2002; Hansen et al., 1991). En limitant ces différents éléments de l'écosystème, les espèces qui en dépendent doivent trouver des habitats de substitution (Bergès et al., 2002).

Dans le régime de futaie régulière, le traitement qui est depuis longtemps préconisé dans les plantations d'âge intermédiaire au Québec est l'éclaircie commerciale par le bas. Son application consiste à retirer environ une tige sur trois (~35 % de la surface terrière du peuplement) (petites tiges, tiges malades ou déformées) pour favoriser la croissance des meilleures tiges en redistribuant le potentiel de croissance sur les arbres résiduels (Cameron, 2002; Gagné, L., 2009; Lundqvist et al., 2007). Cette étape de l'éclaircie est peu rentable dû à la faible qualité des tiges prélevées (Cameron, 2002; Lundqvist et al., 2007). De plus, en prélevant principalement les petites tiges, on enlève au peuplement une composante structurale importante, puisque ces arbres pourraient être des candidats-chicots de qualité (Schütz, 1997; Gagné, L., 2009). Cette pratique est appropriée dans le contexte de l'aménagement en forêt régulière/équienne, mais elle semble peu compatible avec l'objectif de réduction des écarts entre les forêts aménagées et naturelles (Barrette et al., 2014). Il devient donc primordial d'intégrer de nouvelles pratiques sylvicoles afin de répondre aux exigences des AFÉ.

L'aménagement forestier écosystémique

En visant sur l'aptitude à maintenir la diversité biologique et la viabilité des écosystèmes forestiers, les AFÉ sont au cœur du nouveau régime forestier du Québec. Plus spécifiquement, ils visent à maintenir ou restaurer la biodiversité forestière en réduisant les écarts observés entre la forêt naturelle et la forêt aménagée (MFFP, 2013). En se rapprochant des conditions retrouvées en forêts naturelles, ce concept mise à assurer la survie de la plupart des espèces en leur offrant les conditions auxquelles elles sont adaptées(MFFP, 2013). Les AFÉ ont tout de même des objectifs de récolte et de production de bois, mais les traitements

sylvicoles utilisés doivent permettre une certaine diversité et l'irrégularité retrouvée en forêt naturelle (MFFP, 2013). En maintenant les principaux attributs écologiques des forêts préindustrielles, les AFÉ permettent une exploitation durable, ainsi que des avantages sociaux et économiques reliés à l'utilisation des forêts (MFFP, 2013).

L'utilisation de modalités d'aménagements forestiers qui ont des effets qui se rapprochent de ceux de la dynamique des perturbations naturelles est une stratégie de gestion plus apte à maintenir l'intégrité écologique des écosystèmes forestiers. Ainsi, puisque les forêts naturelles étaient composées d'arbres de différentes tailles et à différents stades de vie (forêts irrégulières/inéquienennes), il devient justifié de considérer des interventions sylvicoles qui permettront de conserver ces attributs (Bergeron and Harvey, 1997; Quine et al., 1999; Harvey et al., 2002; Schütz, 2002; Bergeron et al., 2006; Franklin et al., 2007; Ruel et al., 2007; Waldron, 2013). Dans les régions où les perturbations secondaires (épidémies, chablis et feux de sévérité variable) étaient autrefois dominantes dans le régime des perturbations, ce virage sylvicole est d'autant plus légitime. Cela représente un changement important, notamment dans le contexte des pratiques d'éclaircies commerciales qui ont principalement favorisé le développement de peuplements réguliers/équienennes au Québec.

Le régime de futaie irrégulière/inéquienne

Le régime de la futaie irrégulière/inéquienne favorise simultanément la récolte, l'éducation et la régénération du peuplement (Schütz, 1997). Un renouvellement partiel et continu du couvert permet au peuplement de constituer une communauté où des individus à différents stades luttent avec succès pour l'accès à la lumière (Schütz, 1997). Ces communautés, constituées d'un mélange d'arbres de tous les âges, sont structurées par les arbres les plus anciens sous lesquelles se développent les plus jeunes, ce qui se rapproche davantage de la structure des forêts soumises à un régime de perturbations secondaires (Schütz, 1997). Cette structure permet un renouvellement continual des stades de développement des espèces arborescentes au sein d'un milieu hétérogène (Schütz, 1997). Les forêts irrégulières/inéquienennes sont généralement composées d'une proportion élevée en essences longévives et tolérantes ou semi-tolérantes à l'ombre, ce qui sont deux

caractéristiques fondamentales de ces peuplements (Messier et al., 1999; Schütz, 2002). Pour qu'un peuplement soit considéré comme irrégulier/inéquienne, il doit nécessairement être composé d'au moins trois classes d'âge différentes (Schütz, 1997). Le système sylvicole qui est adapté à de telles forêts va favoriser la sélection d'arbres en fonction de la qualité des tiges individuelles à dégager (Schütz, 2002), ce qui fait que seulement un nombre restreint d'individus ayant atteint leur maturité sont récoltés périodiquement. Ainsi, les tiges dégagées permettent aux arbres plus performants, en termes d'accroissement, de se développer en maintenant une structure irrégulière/inéquienne dans le temps (Schütz, 2001). Pratiquée sur un vaste territoire, une telle approche pourrait permettre un approvisionnement plus régulier en bois, tout en complexifiant la structure interne des peuplements (Schütz, 1997). À terme, l'utilisation de ce régime sylvicole pourrait contribuer à restaurer les forêts aménagées en complexifiant leur structure et en réintroduisant de la biodiversité afin de réduire leur écart avec les forêts naturelles.

Le régime sylvicole de la futaie irrégulière/inéquienne est présentement très peu utilisé au Québec (Schütz, 1997; Gagné, L., 2009). En effet, puisque les effets à long terme sur la productivité forestière de telles pratiques ne sont pas connus, plusieurs acteurs du milieu forestier sont réticents face à ce changement de pratiques sylvicoles en forêt résineuse, puisqu'ils pensent que cela pourrait conduire à l'écrémage du peuplement et à la diminution de la productivité (CCSMAF, 2003; Laflèche et al., 2013). Toutefois, en théorie, les forêts irrégulières/inéquaines peuvent offrir un rendement intéressant, en plus d'offrir une certaine constance dans l'approvisionnement en bois (Schütz, 1997). L'utilisation d'un régime de futaie irrégulière est ainsi très intéressante pour la région du Bas-Saint-Laurent, en plus d'être potentiellement efficace pour complexifier la structure interne des peuplements (Buongiorno, 2001; Hanewinkel, 2002; Hanewinkel and Pretzsch, 2000). Cependant, dans plusieurs régions, l'exploitation passée des forêts a fortement modifié la structure interne des forêts en les transformant progressivement en peuplements réguliers/équienres résiduels, de sorte que le déploiement d'un régime de futaie irrégulière/inéquienne implique la conversion structurale de ces peuplements.

La conversion structurale d'un peuplement

La transformation d'une forêt régulière vers une structure irrégulière complète est un processus complexe qui peut s'étaler sur plusieurs décennies (Schütz, 2001). Ce processus de conversion nécessite une série d'interventions sylvicoles qui accélèrent la transformation en anticipant les différentes étapes de développement de la forêt (Schütz, 1997, 2001, 2002; O'Hara, 2002; Franklin et al., 2007). Le stade de jeunes forêts serait le plus propice pour amorcer la conversion, notamment si le peuplement est composé d'essences longévives, comme l'épinette blanche (*Picea glauca*) ou le thuya occidental (*Thuja occidentalis*) (Schütz, 1997). Pour amorcer la conversion, quatre étapes distinctes sont utilisées : la différentiation du peuplement, la promotion de la régénération, le développement structural et la consolidation de la structure inéquienne (Schütz, 1997; O'Hara, 2001; Schütz, 2001; Gagné, L., 2009). La hiérarchisation entre les classes sociales est amorcée à l'étape de la différentiation du peuplement. On y décèle des signes évidents de compétition entre les tiges (p.ex. couronnes qui se chevauchent) (Schütz, 1997, 2001). Cette étape permet de s'assurer que le peuplement est stable et prêt à recevoir une éclaircie (Schütz, 1997, 2001). La deuxième étape consiste à établir une régénération en essences longévives, à l'aide d'éclaircies ou de création de trouées, pour favoriser la croissance en diamètre du peuplement résiduel et de donner aux semis de meilleures conditions (Schütz, 1997, 2001). Cela permet d'établir la structure de base du peuplement pour la conversion vers une structure hétérogène, tant au point de vue de la grosseur et de la hauteur des tiges, que spatialement (Schütz, 1997, 2001). L'étape du développement structural débute lorsque la première cohorte de régénération est bien établie. Cette phase consiste à favoriser le recrutement de semis sur une base continue pour créer une troisième classe d'âge. On s'assure ainsi d'une bonne répartition des éléments de structures dans le peuplement (Schütz, 1997, 2001). Suite à l'établissement de la troisième classe d'âge dans le peuplement, la dernière étape s'assure que la structure inéquienne perdure dans le temps, en utilisant des aménagements adéquats (Schütz, 1997, 2001).

L'éclaircie commerciale par dégagement d'arbres-élites

Pour amorcer la conversion structurale au Bas-Saint-Laurent, il a été proposé d'utiliser l'éclaircie commerciale par dégagement d'AÉ. Ce type d'éclaircie est un traitement d'éducation de peuplement qui vise à dégager un nombre prédéterminé de tiges d'avenir à haut potentiel de croissance (i.e. arbres-élites) de leurs compétiteurs directs (Schütz, 1997; Grenon et al., 2007). Ces arbres sont généralement sélectionnés pour leur longévité, et puis à l'aide de critères physiques : apparence globale, forme régulière du houppier, absence de défauts et de vices apparents, branches de faible diamètre (Bastien, 2005). Les essences longévives, comme les cèdres et les épinettes, sont priorisées. Ces tiges sont dégagés de la compétition sur un rayon de 2 à 3 mètres ce qui leur assure de meilleures conditions de croissance, ce qui se manifestera par une tige de qualité supérieure (bois sain, sans coloration, tronc cylindrique) (Baar et al., 2004). À terme (i.e. lorsque la conversion structurale est complétée), cela fournirait du bois de meilleure qualité et des billes de plus grosses dimensions au moment de la récolte (Cameron, 2002 ; Baar et al., 2004 ; Lundqvist et al., 2007).

Des arbres-élites peuvent être désignés au sein de tous les types de peuplement, réguliers/équennes ou irréguliers/inéquennes, autant dans des groupes d'arbres issus de régénération naturelle que dans les plantations (Baar et al., 2004). Le nombre d'arbres-élites dégagés et leur répartition spatiale dans le peuplement ne doivent pas être laissés au hasard (Baar et al., 2004 ; De Potter et al., 2012). Une distance trop courte entre deux arbres-élites peut provoquer une compétition entre deux arbres sélectionnés, ce qui n'est pas désirable (Baar et al., 2004 ; De Potter et al., 2012). L'espace dégagé idéal pour préserver une vitesse de croissance optimale est de maintenir le houppier des arbres sélectionnés dans une situation de croissance libre (De Potter et al., 2012). Ainsi, lorsque l'arbre est dégagé, l'espace rendu libre est très rapidement recolonisé par l'elongation de ses branches latérales (De Potter et al., 2012). Les arbres-élites jouent un rôle structurant au sein d'un peuplement en devenant l'ossature du peuplement irrégulier/inéquienne (Schütz, 1997; Bastien, 2005; Gagné, L., 2009; De Potter et al., 2012).

Les éclaircies commerciales font habituellement partie d'un régime sylvicole régulier/équienne avec comme finalité la coupe totale du peuplement. En utilisant un régime de futaie irrégulière/inéquienne, c'est exactement ce que l'on souhaite changer. Lorsque la conversion sera bien engagée, il n'y aura pas de coupe finale, mais un recrutement continu d'arbres-élites, dans une structure irrégulière verticale et horizontale complétée (Schütz, 1997, 2001; O'Hara, 2001; Gagné, L., 2009). Le régime de futaie irrégulière/inéquienne implique qu'un nombre restreint d'individus peut produire du bois de qualité supérieure à chaque évènement de récolte et ainsi la majorité des revenus totaux, si l'éducation du peuplement commence dès le jeune âge (Fortin, 2007).

Objectifs et hypothèses

À l'aide d'un dispositif expérimental d'éclaircies commerciales établi en 2008, les objectifs de notre étude sont de comparer les effets des éclaircies commerciales (dégagement d'AÉ, éclaircie par le bas et placette témoin) sur (1) la croissance du peuplement, (2) la croissance des arbres individuels et (3) la complexité du peuplement. Étant donné que l'éclaircie commerciale par dégagement d'AÉ garantit de meilleures conditions de croissance pour les arbres dégagés, on s'attend à ce que la productivité du peuplement augmente. En effet, les arbres individuels devraient répondre de manière positive au dégagement, ce qui devrait se répercuter par un effet positif sur la productivité du peuplement. Ainsi, pour notre premier objectif, nous avons émis l'hypothèse que l'augmentation de la surface terrière sera plus élevée dans les parcelles éclaircies par dégagement d'AÉ que dans les parcelles éclaircies par le bas et que dans les parcelles témoins. Pour l'objectif 2, nous avons émis l'hypothèse que la croissance des AÉ individuels¹ serait plus élevée dans les parcelles éclaircies par dégagement d'AÉ que dans les parcelles éclaircies par le bas et dans les parcelles témoins, puisque leur pression de compétition serait plus basse. L'éclaircie commerciale par dégagement d'AÉ, en créant des ouvertures partielles dans la canopée autour des arbres dégagés, devrait également favoriser la complexification des peuplements

¹ Les AÉ ont été identifiés dans tous les traitements, mais ils ont été dégagés de leurs compétiteurs immédiats seulement dans l'éclaircie par dégagement d'AÉ.

et l'hétérogénéité de leur structure interne. Ainsi, pour notre dernier objectif, nous avons émis l'hypothèse que la complexité structurale des parcelles éclaircies par dégagement d'AÉ sera plus grande que dans les parcelles éclaircies par le bas et que dans les parcelles témoins.

Pour vérifier ces hypothèses, les mesures sur des carottes d'accroissement ont été utilisées pour établir que l'augmentation de la surface terrière n'était pas significativement différente entre les traitements sylvicoles 5 ans après éclaircie. Les mêmes mesures ont été utilisées pour tester l'accroissement en diamètre à hauteur de poitrine (DHP) des AÉ, ce qui a démontré que la croissance était significativement plus élevée pour les arbres éclaircés par dégagement d'AÉ que pour les arbres éclaircés par le bas et les témoins. Les AÉ démontrent moins de compétition, quantifiés par l'indice de compétition Hegyi, que les arbres qui avaient le potentiel d'un AÉ et que les témoins. Enfin, la complexité spatiale des parcelles, quantifiée par la distribution à deux paramètres de Weibull et l'indice d'agrégation Clark-Evans, n'a pas augmenté de manière significative après le dégagement d'AÉ. Le nombre d'AÉ libéré n'est pas suffisamment élevé pour changer la structure du peuplement avec une seule éclaircie.

CHAPITRE 2: INCREASING THE STRUCTURAL COMPLEXITY OF CONIFEROUS STANDS WITHOUT REDUCING THEIR PRODUCTIVITY: A CASE STUDY IN EASTERN CANADA

ABSTRACT

For decades, logging has led to significant changes in composition and structure of the forests of Eastern Canada. In 2008, a commercial thinning trial consisting in the removal of competitors around elite trees (ET) was initiated as the first step of a structural conversion treatment to transform regular/even-aged stands to irregular/uneven-aged stands. Two intensities of thinning by ET release (50 ET/ha and 100 ET/ha) as well as a thinning from below and control blocks were tested in white spruce (*Picea glauca*) plantations and precommercially thinned balsam fir (*Abies balsamea*) dominated natural regeneration stands. In 2014, we measured these experimental plots for growth increment and stand structural diversity. At the stand level, no differences were observed amongst the treatments for average cumulative basal area increment since thinning. At the tree level, trees thinned by ET release showed a significantly higher diameter at breast height (DBH) increment than those in the control plots. The released ET also had higher DBH increments than their closest neighbors. The released ET had less competition than the potential ET in both the control and thinned from below plots. The spatial complexity of the plots did not however significantly increase after ET release, the number of ET released is probably not high enough to change the stand structure after only one thinning treatment. These results indicate that 5 years after treatment is not sufficient for trees to reach their peak growth. Further interventions are thus needed to reach the ecosystem-based forest management objectives.

Key words: commercial thinning by elite tree release, ecosystem-based forest management, structural conversion, spatial complexity, stand structure, thinning from below

INTRODUCTION

Logging in the 20th century has transformed the forest landscape in eastern Canada into a mosaic of regular/even-aged stands, creating a large gap between pre-industrial (natural) forests, which were predominantly irregular/uneven-aged, and managed forests (Boucher et al., 2009). In order to meet the goals of ecosystem-based forest management strategy on the national forests we must reduce the differences observed between the natural and managed forests.

Pre-industrial forest ecosystems dynamics were mainly controlled by natural disturbances (i.e, insect epidemics, fires, windfalls, etc.) that created partial openings in the canopy (Harvey et al., 2002; Messier et al., 1999; Bergès et al., 2002) and led to the heterogeneous and irregular internal structure of the majority of forest stands (Schütz, 1997; Bergeron and Harvey, 1997; Bergeron et al., 2006; Franklin et al., 2007; Ruel et al., 2007). These disturbances caused the accelerated growth of advanced regeneration of shade tolerant seedlings and saplings (Messier et al., 1999). The perpetuation of this dynamic was at the origin of the irregular/uneven-aged stands that dominated the eastern Canadian forest at the pre-industrial time.

Nowadays, in managed forests, silvicultural interventions are the most important disturbances (Bergès et al., 2002). Logging has resulted in the reduction of the average age of the stands of the forest and decreased certain forms of dead wood, as well as promoting pioneer species, while homogenizing the internal structure of the stands (Östlund et al., 1997; Boucher et al., 2006, 2009; Dupuis, 2009). Alterations in the internal structure of residual stands following traditional forest management has led to the suppression or limitation of several stages as well as structuring elements of the ecosystem, such as large mature trees and coarse woody debris and snags (Hansen et al., 1991; Bergès et al., 2002). Managed forests thus differ greatly from natural ones (Harvey et al., 2002). The difference between pre-industrial and managed forests is not only in terms of dynamics, but also in terms of structure (Hale et al., 1999; Boncina, 2000; Franklin et al., 2007).

Silvicultural interventions that could better imitate natural forest dynamics might help restore some attributes of unmanaged forests (Bergeron and Harvey, 1997; Quine et al., 1999; Bergès et al., 2002; Schütz, 2002). This should thus maintain forest resilience, since natural ecosystems can preserve its essential characteristics (structure, composition, function) after disturbances (Thompson et al., 2009). In several region of eastern Canada, the present-day forest landscape includes of a large proportion of plantations which are now ready for their first commercial thinning. In order to meet the requirements of the Sustainable Forest Act adopted in 2013 by the province of Quebec, the management strategies used in intensively managed stands must also be inspired by ecosystem-based forest management practices (Barrette et al., 2014). Thereby, a portion of these plantations must now be converted toward an irregular structure in order to reduce the structural differences between managed and natural forests. Commercial thinnings are usually part of a regular/even-aged forest regime with a final clear cut. Within a conversion framework, a portion of the even-aged stands of a given management unit will be shifted towards an irregular/uneven-aged forest management path.

Conversion to irregular or uneven-aged structures can take decades and requires a series of silvicultural interventions (Schütz, 1997, 2001, 2002; O’Hara, 2002; Franklin et al., 2007). According to Schütz (1997), young forests would be the most suitable to initiate the structural conversion, especially if the stands are composed of long-lived species, such as white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) and white-cedar (*Thuja occidentalis*). To initiate the conversion, four distinct steps are used: (1) the differentiation of the stands (establishing the hierarchy of social classes and competition); (2) the promotion of regeneration of long-lived species (creation of thinning, gaps); (3) the structural development (establishment of the 1st cohort of regeneration) and (4) the consolidation of the uneven-aged structure (silvicultural interventions to maintain the uneven structure) (Schütz, 1997, 2001).

Commercial thinning by elite-tree (ET) release has been suggested to initiate the structural conversion. This approach aims to release a predetermined number of high growth potential stems (long-lived species, vigorous growth, regular form, absence of apparent defects) from their direct competitors (Bastien, 2005; Grenon et al., 2007), providing

enhanced growth conditions to ETs (more light, less competition) and high quality stem (healthy wood, without coloration, cylindrical trunk) at harvest time (Cameron, 2002; Baar et al., 2004; Lundqvist et al., 2007). The released trees play an important structuring role, as they are to become the framework of the irregular stand (Bastien, 2005; De Potter et al., 2012). Thinning by ET release must be viewed as the first step towards structural conversion, and that no final cut is planned. Thereby, continuously recruited ET will result with time in an irregular stand structure (Schütz, 1997, 2001; O'Hara, 2001; Gagné, L., 2009). Irregular/uneven-aged forest management implies that a limited number of trees could produce high quality timber at each harvesting entry and contribute the most to the total financial return of each entry (Lambert et al., 2007).

In eastern Canada, the short-term and long-term effects of these new practices on forest productivity are however unknown, and thus several forest stakeholders are reluctant to this shift in silvicultural practices (CCSMAF, 2003; Laflèche et al., 2013). The objectives of this study is to shed light on this concern by investigating a commercial thinning trial established in 2008 as the first step of a structural conversion treatment. The adoption of such a treatment in operational use may be favored if elite-tree release has zero cost compared to thinning from below in terms of forest productivity, and whether the ecosystem-based forest management interventions reach the desired objective: reintroduce diversity in the stand. The specific objectives of our study were to compare the effects of commercial thinnings treatments (ET release, release from below and control sites) on (1) stand growth, (2) tree increment and (3) stand complexity. Since released ET benefits from better growth conditions, it is expected that the productivity of the stand will increase. Indeed, individual trees and the corresponding stands should respond positively to the release. Thus, for our first objective we hypothesized that stand basal area increment will be higher in the plots thinned by ET release than in the plots thinned from below and the control plots. For objective 2, we hypothesized that in the plots thinned by ET release, elite-tree growth will be higher than those in the plots thinned from below and in control plots. Commercial thinning by ET release, by creating partial openings around the released trees, should also favor heterogeneity of stands internal structure. Thus, we hypothesized that stand complexity of

the plots thinned by ET release will be higher than for the plots thinned from below and the control plots.

To meet these objectives, measurements from increment cores were used to establish that stand basal increment was not significantly different between the silvicultural treatments. The same measurements were used to test ET diameter at breast height (DBH) increment, which was higher following release than in the thinned from below and control plots because the released trees had less competition, quantified by Hegyi competition index, than the potential ET in both the control and thinned from below plots. Finally, spatial complexity of the plots, quantified by the two-parameter Weibull density probability function and the Clark-Evans aggregation index, did not significantly increase after ET release, the number of ET released is not high enough to change stand structure with only one thinning.

MATERIALS AND METHODS

Study Area

The research area is located 300 km to the north-east of Quebec City (fig.1a), in the Gaspé Belt Division of the Appalachian geological province (MRN, 2012), characterised primarily by surficial deposits of glacial origin (Gouvernement du Québec, 1992) at an elevation ranging from 300 m to 430 m (Gagné et al., 2016). The site was part of the eastern balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.)-yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) bioclimatic subdomain of the northern temperate zone (Filiatrault, 2005). The climate is characterized by a mean annual temperature of 2.0°C, average annual total precipitation of 1032 mm, 1324 growing degree-days (> 5.0 °C) per year and a frost-free period of about 92 days (Amqui Station, Environnement Canada, 2015).

Experimental design

The experimental set-up was established in 2008 to initiate the conversion of regular/even-aged stands to irregular/uneven-aged stands. The partly nested design consisted in regeneration type (natural vs plantation) as the block and thinning type as the experimental units within each block. Two of the four blocks were established in white spruce plantations

and two in naturally regenerated softwood stands dominated by balsam fir (fig.1a; information on each block can be found in table 1). In each block, 16 or 20 thinning experimental units ($99\text{ m} \times 76\text{ m}$, 7500 m^2 , 4 or 5 replicates) were treated: control units with only the skid trails being harvested, thinning from below and thinning by elite tree (ET) release (50 ET/ha and 100 ET/ha) (fig.1b). The harvested trees were manually felled and the logs carried out with a forwarder.

The ET treatments consisted in releasing 50 or 100 ET per hectare from all competitors within a 3-meters radius (Schütz, 1997). A tree was considered a competitor when its branches touched the ET and was at least half its height. Based on Schütz (1997), a tree was considered as ET when it: (i) was either a balsam fir or preferably a white spruce tree, (ii) was dominant or codominant, (iii) was vigorous, with no signs of defoliation, (iv) had branches diameter $< 2\text{ cm}$ on the first 2 meters of the bottom log, (v) had a crown with a regular form and no apparent defects, and (vi) had live crown ratio of 40 to 60 % (Gagné et al., 2016).

Thinning from below consisted in uniformly removing small, diseased or deformed stems. Tree selection was based on the harvesting criteria used by the Quebec's department of forests that is based on the presence/absence of defects and diseases (Boulet et al., 2007). The harvested trees in the thinning from below generally had a DBH (measured at 1.3 above the ground to the closest 0.1 cm) smaller than 12 cm and had at least one 2.44 m (8') log with a top end diameter of at least 9.1 cm.

The experimental units were subdivided into three experimental subunits of $\sim 2,500\text{ m}^2$ in which gaps of varying size were created: control with no gap, 0.01 ha circular gap and 0.05 ha circular gap (fig.1c). Within each block, thinning type was assigned randomly to each experimental unit, and gap size randomly to each subunit. Experimental units were 33 m wide, with 4 m skid trails ($\sim 10\%$ of experimental unit area) used to separate each unit.

Data collection

Permanent sample plots were established six years after the thinning in the experimental subunits without gaps. The rectangular plots were setup from the center of one skid trail to the center of the following skid trail, with appr. 33 m between the skid trails and 15 m along the trail, yielding plots ranging in area from 379 to 633 m² (fig.1c). A total of 72 permanent sample plots were thus established (4 blocks (e.g. 2 natural regeneration, 2 plantations) x 4 silvicultural treatments x 4 replicates per treatments in the Blais and Frenette sites and 5 replicates in the Humqui and Lechasseur sites (table 1).

The DBH of every living tree with a DBH greater than 5.0 cm was measured with a diameter tape. All trees were assigned a number, and the corresponding species noted. Sketches of the tree locations in all the plots within the white spruce plantations (i.e. 40 plots in both the Lechasseur and Humqui sites) were also done. No tree mortality was observed within each permanent sample plot.

Table 1 : Average stand characteristics (standard deviation in parentheses).

Block	Stand type	Variable	Control	Thinning from below	50 ET/ha	100 ET/ha
Blais	Natural	Age		35*		
		Ecological type		MS1		
		Dominant species		balsam fir 90 % - white spruce 10 %		
		Number of plots	4	4	4	4
		DBH (mm) 2008	128.03 (45.17)	135.41 (51.35)	119.66 (44.82)	124.81 (48.67)
		DBH (mm) 2013	146.96 (50.76)	161.11 (58.15)	140.46 (51.95)	147.79 (57.04)
		BA (m ² /ha) before thinning	29.31 (4.85)	26.56 (6.78)	24.06 (4.75)	23.24 (6.68)
		BA (m ² /ha) harvested in 2008	0.00 (0.00)	7.48 (2.34)	1.60 (0.40)	2.64 (2.05)
		BA (m ² /ha) 2008	29.31 (4.85)	21.17 (5.42)	24.12 (5.02)	23.39 (5.60)
		BA (m ² /ha) 2013	38.50 (5.94)	29.65 (6.58)	33.14 (6.88)	32.72 (7.05)
Frenette	Natural	Age		42*		
		Ecological type		MS2		
		Dominant species		balsam fir 85 % - white spruce 15 %		
		Number of plots	4	4	4	4
		DBH (mm) 2008	137.58 (50.21)	141.38 (48.22)	123.66 (43.30)	135.37 (41.04)
		DBH (mm) 2013	151.38 (53.59)	159.83 (53.33)	138.16 (47.11)	151.33 (44.87)
		BA (m ² /ha) before thinning	32.99 (5.63)	33.55 (1.75)	32.60 (6.04)	33.02 (2.86)
		BA (m ² /ha) harvested in 2008	0.00 (0.00)	7.37 (1.99)	2.73 (1.93)	4.07 (1.50)
		BA (m ² /ha) 2008	37.15 (6.52)	30.49 (2.61)	33.33 (7.41)	33.10 (4.21)
		BA (m ² /ha) 2013	44.60 (6.48)	38.78 (2.66)	41.24 (8.19)	41.20 (4.38)
Humqui	Plantation	Age		30*		
		Ecological type		MS1		
		Dominant species		white spruce		
		Number of plots	5	5	5	5
		DBH (mm) 2008	118.61 (39.81)	118.62 (42.44)	120.74 (39.03)	109.86 (40.87)
		DBH (mm) 2013	141.55 (46.05)	145.44 (48.57)	144.03 (45.99)	133.04 (46.44)
		BA (m ² /ha) before thinning	26.61 (1.15)	23.86 (4.80)	24.83 (3.27)	21.12 (7.60)
		BA (m ² /ha) harvested in 2008	0.00 (0.00)	5.69 (3.15)	1.38 (0.84)	2.55 (1.39)
		BA (m ² /ha) 2008	29.36 (1.75)	21.31 (5.98)	26.79 (3.45)	21.24 (7.44)
		BA (m ² /ha) 2013	41.56 (2.45)	31.32 (8.01)	38.01 (4.03)	33.37 (4.61)
Lechasseur	Plantation	Age		32*		
		Ecological type		MS2		
		Dominant species		white spruce		
		Number of plots	5	5	5	5
		DBH (mm) 2008	136.48 (45.39)	145.76 (47.10)	129.26 (44.23)	138.12 (44.97)
		DBH (mm) 2013	157.43 (50.65)	173.22 (53.62)	149.31 (49.72)	161.03 (52.23)
		BA (m ² /ha) before thinning	26.14 (3.80)	23.99 (2.20)	26.47 (2.88)	26.68 (3.07)
		BA (m ² /ha) harvested in 2008	0.00 (0.00)	4.95 (0.80)	1.49 (0.60)	4.12 (3.20)

BA (m ² /ha) 2008	29.04 (3.78)	21.72 (2.48)	28.18 (2.62)	25.55 (3.57)
BA (m ² /ha) 2013	38.21 (4.89)	30.36 (2.66)	37.13 (2.99)	34.50 (4.83)

* In 2014

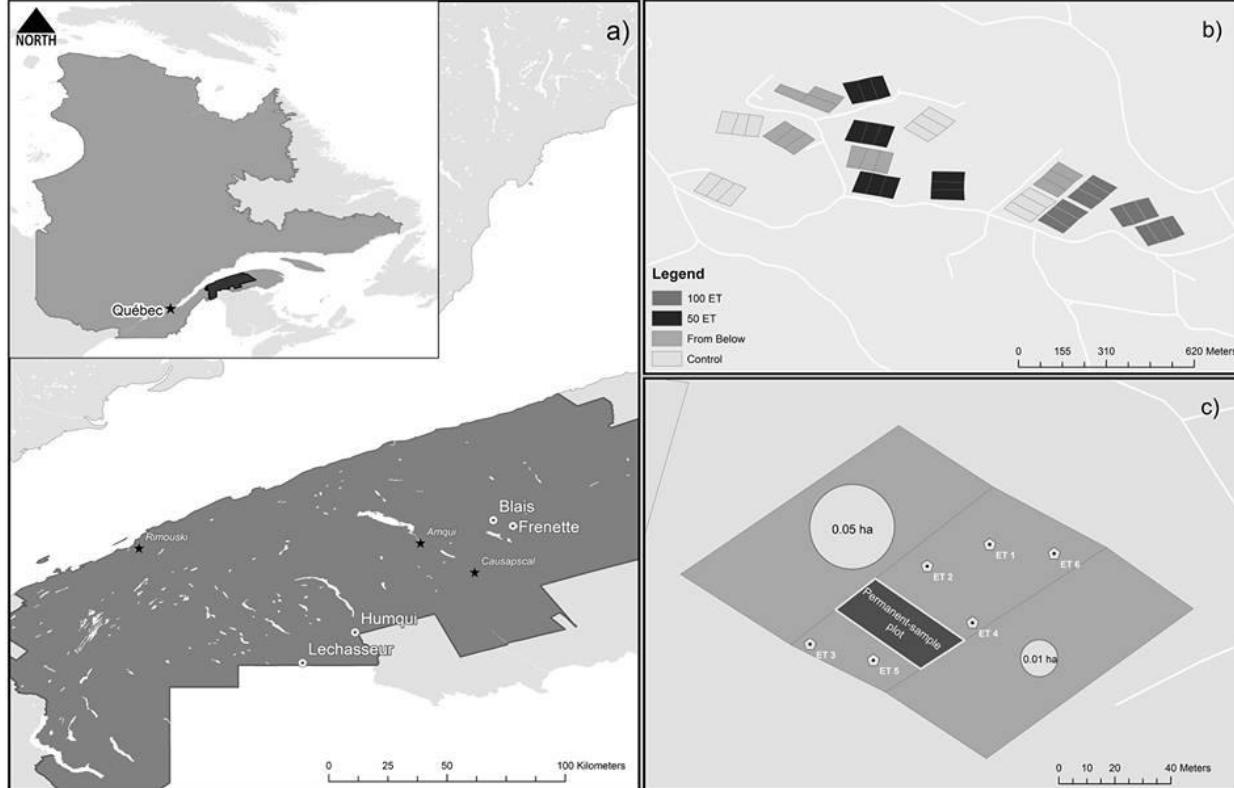


Figure 1 : Study area (a) in Bas-Saint-Laurent, Québec, (b) experimental units within a block where the silvicultural treatments were applied and (c) an experimental unit divided in 3 subunits (gap of 0,01 ha, 0,05 ha and no gap).

The permanent sample plots within the white spruce plantations were also scanned with a FARO Focus 3D terrestrial laser scanner (TLS) from 7 to 9 points. The scans from a same plot were aligned using Faro Scene 5.0 (FARO technologies, 2016) to produce a 3D point cloud for each plot. A 10 cm slice centered at 1.3 m above the digital terrain model was then extracted with Computree (Othmani et al., 2011). As in Bérubé-Deschênes et al. (2017), this slice was used to determine the XY coordinates of every tree. The position of the trees was compared to the sketches drawn in the field to ensure the correct numbering of the trees within the stands and to apply corrections if needed (Bérubé-Deschênes et al., 2017). Unidentified trees were marked manually with ImageJ (Schneider et al., 2012) and R

statistical software (R Core Team, 2015). The tree maps were then used to compute the distance of each tree to the skid trails and the Clark-Evans aggregation index (Clark and Evans, 1954) with the Kaplan-Meier type edge correction (Kaplan and Meier, 1958).

A double sampling scheme was used in order to study the effect of thinning on (i) stand level variables and on (ii) elite tree growth. Increment cores were extracted at a height of 1.3 m from each commercial species tree (i.e. balsam fir, white spruce, black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), red maple (*Acer rubrum* L.), and quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.)) that was measured in the plots. Furthermore, six elite trees (in the plots with 50 and 100 ET/ha) or potential ET (in the control plots and thinned from below plots) per experimental subunit with no gaps, outside the permanent sample plots, were randomly selected by identifying the elite tree closest to six randomly generated points in ArcGIS (ESRI, 2012). Potential elite-trees were chosen with the same criteria as for the selection of ET in 2008 and their position was independent of the stems cut in 2008 (e.g. trees harvested in the plots thinned from below in 2008). The ET or potential ET outside the plots and their closest competitors (i.e. trees with crowns touching the selected elite tree) were also cored. Distance and azimuth between competitors and ET or potential ET were measured, and Hegyi's competition index calculated (Biring and Dobbertin, 1992) using the four closest competitors (eq.1):

$$H = \sum_{i \neq j} \frac{D_j}{D_i(Dist_{ij}+1)} \quad [1]$$

where D_i and D_j are the DBH of the ET and competitor, respectively, and $Dist_{ij}$ the distance between the competitor j and ET i .

The 8,057 increment cores taken at breast height were obtained by orienting the borer towards the center of the plot (for trees within the permanent plots) or towards the ET (for the ET competitors outside the plot). The cores were sanded with 80 and 120 grit paper. DBH at the time of thinning (i.e. 2008) and five years after (i.e. 2013) were then obtained using an electronic caliper, and then applying the measured 2008 to pith ratio (or 2013 to pith ratio) to the DBH measured with the tape.

Thinning intensity was estimated by measuring the stumps within the plots. The stump height (SH, in cm to the closest 0.1 cm) and diameter at stump height (DSH, in cm to the closest 0.1 cm) were obtained using a measuring and diameter tape, respectively. The location of the stumps (i.e. within the permanent plot or in the skid trail within the plot) was also noted. Trunk diameter at 5, 10, 15 and 20 cm from the ground and DBH were measured on five standing trees, in the control subunits, for each species present. Stump diameter to DBH models were calibrated by species by site (8 models): $DBH = b_0 + b_1 * DSH + b_2 * SH + b_3 * SH^2 + b_4 * SH * DSH$ (mean $R^2 = 0.97$) (appendix I).

The distance between the plot edges and the side of the skid trail, defined as the edge of the skid trail towards the plot, was measured along the two plot sides that were within the skid trail. This information, combined with the DSH to DBH model that was applied to the stump measurements, was used to estimate the basal area removed within each permanent sample plot, with and without the skid trails.

Finally, the inventory data combined with the stump height measurements and the increment cores were used to obtain the stand basal area prior to treatment, immediately after treatment and 5 years after treatment. The shape (SP) and scale (SC) parameters of the Weibull probability density function (Weibull, 1951; Bailey and Dell, 1973) prior to, after thinning and 5 years after were also computed in order to quantify stand structure.

Statistical analysis

The effects of stand type and thinning treatment on basal area and tree growth were analysed using a mixed-effects model in order to account for the split-plot design. The model also included a covariate to consider the differences in initial stand density or tree size. Block effects were used in the stand level models (eq.2a) whereas block and plot random effects were included for the tree level analysis (eq.2b).

$$Y_{ij} = \mu + \beta_1 \cdot BA_{ij} + TY_i + TR_{ij} + TY_i \cdot TR_{ij} + v_i + \varepsilon_{ij} \quad [2a]$$

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_1 \cdot DBH_{ijk} + TR_{ij} + STAT_{ijk} + TR_{ij} \cdot STAT_{ijk} + v_i + u_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

[2b]

Where

- Y_{ij} is one of the stand level variables for plot j nested within block i :
 - iG_{tot} : 5-year average basal area (BA) increment of all the trees
 - iG_{mer} : 5-year average BA increment of the commercial sized trees (i.e. trees with a DBH ≥ 9.1 cm)
 - iG_{tim} : 5-year average BA increment of timber sized trees (i.e. trees with a DBH ≥ 15.1 cm) in $m^2/ha/year$
 - R: Clark-Evans aggregation index)
- Y_{ijk} is one of the tree level variables for ET or competitor tree k in plot j nested in block i :
 - iDBH : DBH increment (in mm/year)
 - H: Hegyi competition index of the ET)
- μ the overall mean
- β_1 fixed-effect partial slope of the covariate, estimated by the model
- BA_{ij} the basal area of the plot prior to commercial thinning
- DBH_{ijk} the tree DBH at time of thinning
- TY_i the stand type (i.e. plantation or naturally regenerated stand)
- TR_{ij} the thinning type (i.e. control, from below, 50 released ET/ha, 100 released ET/ha)
- $STAT_{ijk}$ the status of the tree: elite tree or competitor of the elite tree
- v_i the block random effect, where $v_i \sim N(0, \sigma_v^2)$

- u_{ij} the plot random effect, where $u_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2)$
- ε_{ij} and ε_{ijk} are the unexplained random errors, where $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ and $\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$

The basal area increment analysis was carried out with and without considering the skid trail area within the plots. The Clark-Evans aggregation index was only available for the white spruce plantation sites (i.e. Lechasseur and Humqui), and thus the terms TY in eq.2a with stand type were not included in the analysis.

The tree level analysis was done by separating white spruce and balsam fir ET and competitors of the ET. Even though white spruce was found in both plantations and naturally regenerated softwood stands, the stand type variable was left out of the final model (eq.2b) because there was no difference between the stand types as well as no interactions, and the AIC was lower for the model with no interactions. In the white spruce plantations, no balsam fir trees were selected as ET and thus the stand type variable in eq.2b was dropped. The status of the tree (i.e. ET or competitor) was not included when the Hegyi competition indices were compared, as the competitors of the competitor trees were not measured. Since the trees in both intensities (50 and 100 ET/ha) of the thinning by ET release treatment were released in the same way (i.e. 3 m radius), the analysis done at tree level considered these two treatments as one.

The effect of the distance to the skid trail ($DIST_{ijk}$) on tree growth was modelled using a linear regression with all the trees from the plots (eq.3). The model was calibrated for trees in the white spruce plantations only because tree maps were only available for the plots in these blocks. Moreover, the model was calibrated to each thinning type individually.

$$iDBH_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 \cdot DBH_{ijk} + \beta_2 \cdot DIST_{ijk} + \beta_3 \cdot DBH_{ijk} \cdot DIST_{ijk} + v_i + u_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad [3]$$

Finally, the changes in diameter distribution were studied using the two-parameter Weibull density function for each permanent plots. The shape parameter controls the form of the distribution, from small values being heavily right-skewed distributions, to large values

being heavily left-skewed distributions and the scale parameter controls the width of the distribution (Menon, 1963; Bailey and Dell, 1973). The effects of stand type, thinning treatment and the year of inventories (YE_{ij} ; before thinning (2008), after thinning (2008) and five years after thinning (2013)) on shape and scale parameters (Y_{ij}) were analysed using a mixed-effects model by including the blocks as random effects (Eq. 4).

$$Y_{ij} = \mu + \beta_1 \cdot BA_{ij} + TY_i + TR_{ij} + YE_{ij} + TY_i \cdot TR_{ij} + TY_i \cdot YE_{ij} + TR_{ij} \cdot YE_{ij} + \\ TY_i \cdot TR_{ij} \cdot YE_{ij} + v_i + u_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad [4]$$

RESULTS

At stand level, no statistical differences were observed between the silvicultural treatments or between the stand types for total, merchantable and timber sized BA increment (table 2). Although there was no significant differences, the trend shows similarities in BA increment between the thinned by ET release (50 ET, 100 ET) stands and the control stands (fig.2a-b). When only merchantable and timber sized trees were considered, the BA increment of the 100 ET/ha treatment follows the same trend as the thinned from below stands (fig.2.c-f). The analysis with and without skid trails did not show any differences (fig.2). The BA increments seemed to be a little higher in plantations than in the naturally regenerated stands, even if there were no statistical differences (fig.2).

Table 2 : F-values (p-values in parentheses) for the analysis of variance, at stand level (eq.2a), on average increase in BA ($m^2/ha/year$) between the time of thinning and five years later (2008-2013) for control, thinned from below, thinned by ET release (50 ET/ha and 100 ET/ha) permanent plots in white spruce plantations and naturally regenerated softwood stands with BA (m^2/ha) before thinning as covariate (bold: significant [$P < 0.05$]).

Source of variation	ndf	ddf	All trees, with skid trails	All trees, without skid trails	DBH ≥ 9.1 cm, with skid trails	DBH ≥ 9.1 cm, without skid trails	DBH ≥ 15.1 cm with skid trails	DBH ≥ 15.1 cm without skid trails
BA (m^2/ha) before thinning (covariable)	1	61	0.72 (0.40)	1.21 (0.28)	31.50 (<0.0001)	37.77 (<0.0001)	51.02 (<0.0001)	59.91 (<0.0001)
Silvicultural treatment	3	61	0.19 (0.90)	0.14 (0.94)	0.71 (0.55)	0.83 (0.48)	0.42 (0.74)	0.79 (0.50)
Stand type	1	2	1.37 (0.36)	1.54 (0.34)	0.57 (0.53)	0.78 (0.47)	0.38 (0.60)	0.60 (0.52)
Silvicultural treatment X Stand type	3	61	0.38 (0.77)	0.42 (0.74)	1.04 (0.38)	1.30 (0.28)	1.21 (0.32)	1.32 (0.28)

All trees

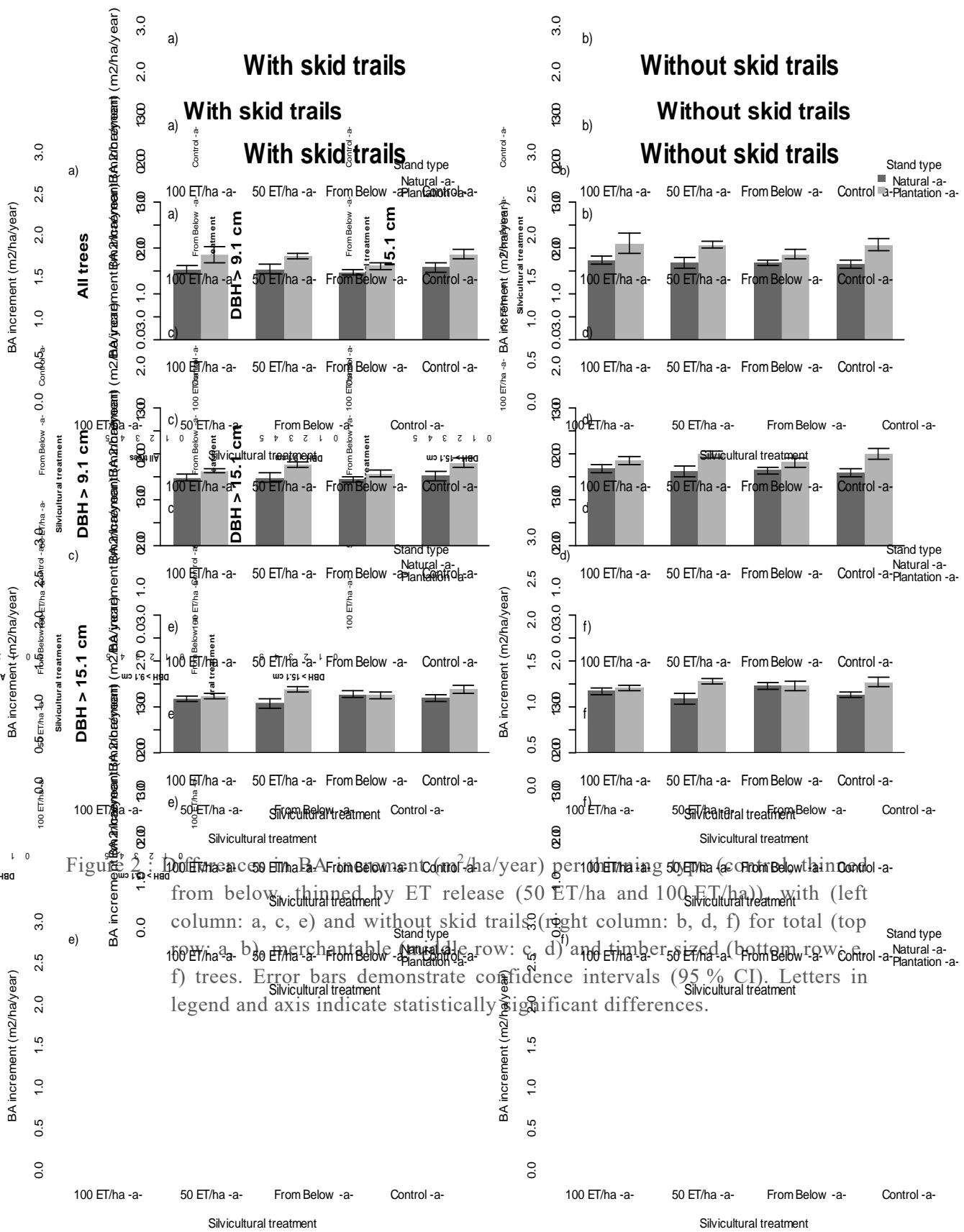


Figure 2. Difference in BA increment ($m^2/ha/year$) per 100 ha among 0 ET/ha (a), 50 ET/ha (c), 100 ET/ha (e) and from below, thinned by ET release (50 ET/ha and 100 ET/ha), with (left column: a, c, e) and without skid trails (right column: b, d, f) for total (top row: a, b), merchantable (middle row: c, d) and timber-sized (bottom row: e, f) trees. Error bars demonstrate confidence intervals (95 % CI). Letters in legend and axis indicate statistically significant differences.

The growth of balsam fir did not vary between thinning methods (table 3). Balsam fir ET showed however higher increments than balsam fir competitor trees ($F_{1, 452} = 11.31$; $p = 0.0008$) (table 3; fig.3a). The individual balsam fir that were freed by ET release had higher increments than that of ET in the other thinning methods, followed by the ET in the thinning from below, even though these differences weren't statistically significant (fig.3a).

Growth increment of white spruce varied significantly between silvicultural treatment and tree status (ET or competitors) (interaction term with $F_{2, 1508} = 3.17$; $p = 0.04$) (table 3). Differences between ET and competitors were observed for trees in the plots thinned by ET release. The ET thinned by ET release had larger increments than the ET in the unthinned plots (fig. 3b).

Table 3 : F-values (p-values in parentheses) for the analysis of variance, at tree level (eq.2b), on DBH increment, according to the silvicultural treatments and tree status (ET or competitors) (bold: significant [$P < 0.05$]).

Source of variation	ndf	ddf	<i>Abies balsamea</i>	ndf	ddf	<i>Picea glauca</i>
DBH 2008 (covariable)	1	452	20.80 (<0.0001)	1	1508	211.64 (<0.0001)
Silvicultural treatment	2	25	1.12 (0.34)	2	61	6.58 (0.0026)
Status	1	452	11.31 (0.0008)	1	1508	17.43 (<0.0001)
Silvicultural treatment X Status	2	452	2.92 (0.055)	2	1508	3.17 (0.04)

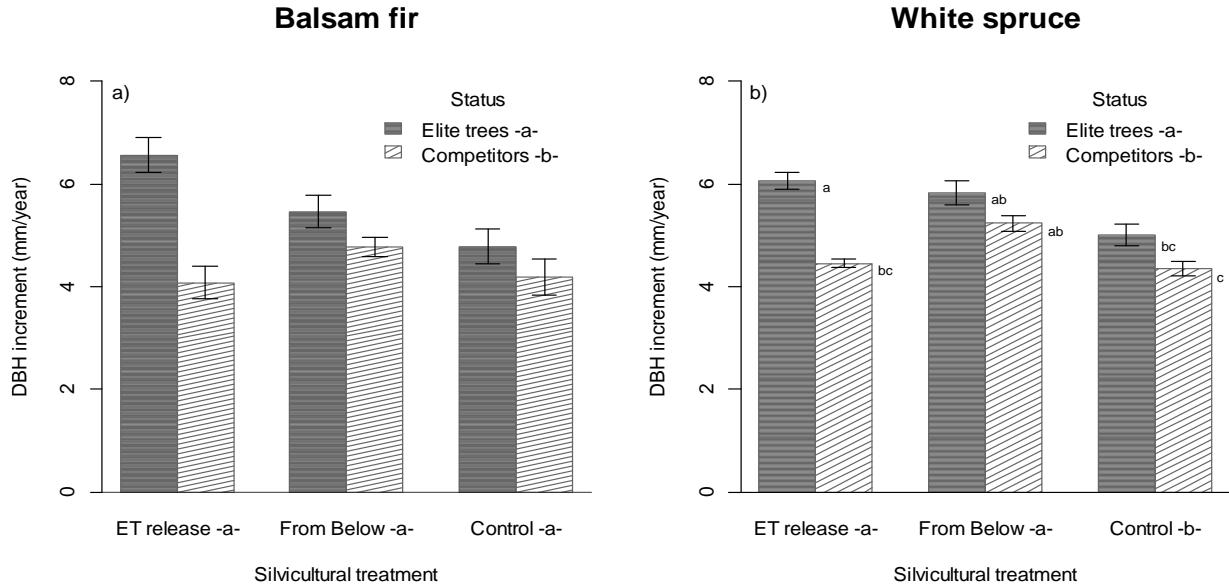


Figure 3 : DBH increment (mm/year), between 2008 and 2013, for balsam fir (a) and white spruce (b) by thinning intensity (control, thinned from below, thinned by ET release (50 ET/ha and 100 ET/ha)) and tree type (ET or competitor of ET). Error bars demonstrate confidence intervals (95 % CI). Letters in legend, axis or in the plot indicate statistically significant differences.

Hegyi's competition index varied between thinning intensity ($F_{2, 64} = 35.04$; $p < 0.0001$) (table 4). ET having been released by ET thinning had significantly lower indexes when compared to those in the thinning from below and control plots (fig.4). ET in thinning from below plots had the second lowest competition index, followed by ET in the control plots (fig.4). No differences in ET competition indexes were observed between stand types.

Table 4 : F-values (p-values in parentheses) for the analysis of variance, at tree level, on Hegyi competition index (H) (eq.1; eq.2a) (bold: significant [$P < 0.05$]).

Source of variation	ndf	ddf	Hegyi index
DBH 2008 (covariable)	1	347	95.34 (<0.0001)
Silvicultural treatment	2	64	35.04 (<0.0001)
Stand type	1	2	0.29 (0.65)
Silvicultural treatment X Stand type	2	64	0.75 (0.48)

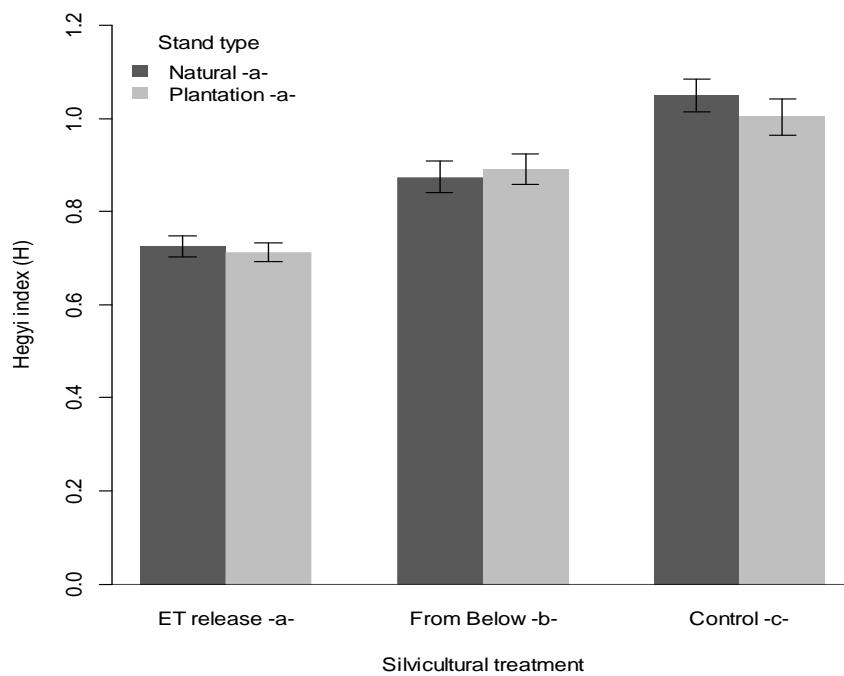


Figure 4 : Hegyi competition index (H) for ET by thinning method (control, thinned from below, thinned by ET release (50 ET/ha and 100 ET/ha)) and stand type. Error bars demonstrate confidence intervals (95 % CI). Letters in legend and in axis indicate statistically significant differences.

The linear regression between DBH increment and distance of the trees to the nearest skid trail for each silvicultural treatment is globally significant for each thinning, except for the thinning from below treatment (100 ET/ha : $F_{2,562} = 88.11$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.2387$; 50 ET/ha : $F_{2,762} = 142.1$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.2717$; From below: $F_{2,580} = 78.93$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.2139$; Control: $F_{2,773} = 81.42$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.174$) (fig.5). The slope for distance to skid trail is negative for each thinning method (from -0.019 to -0.054), with very little variation between thinning methods (table 5).

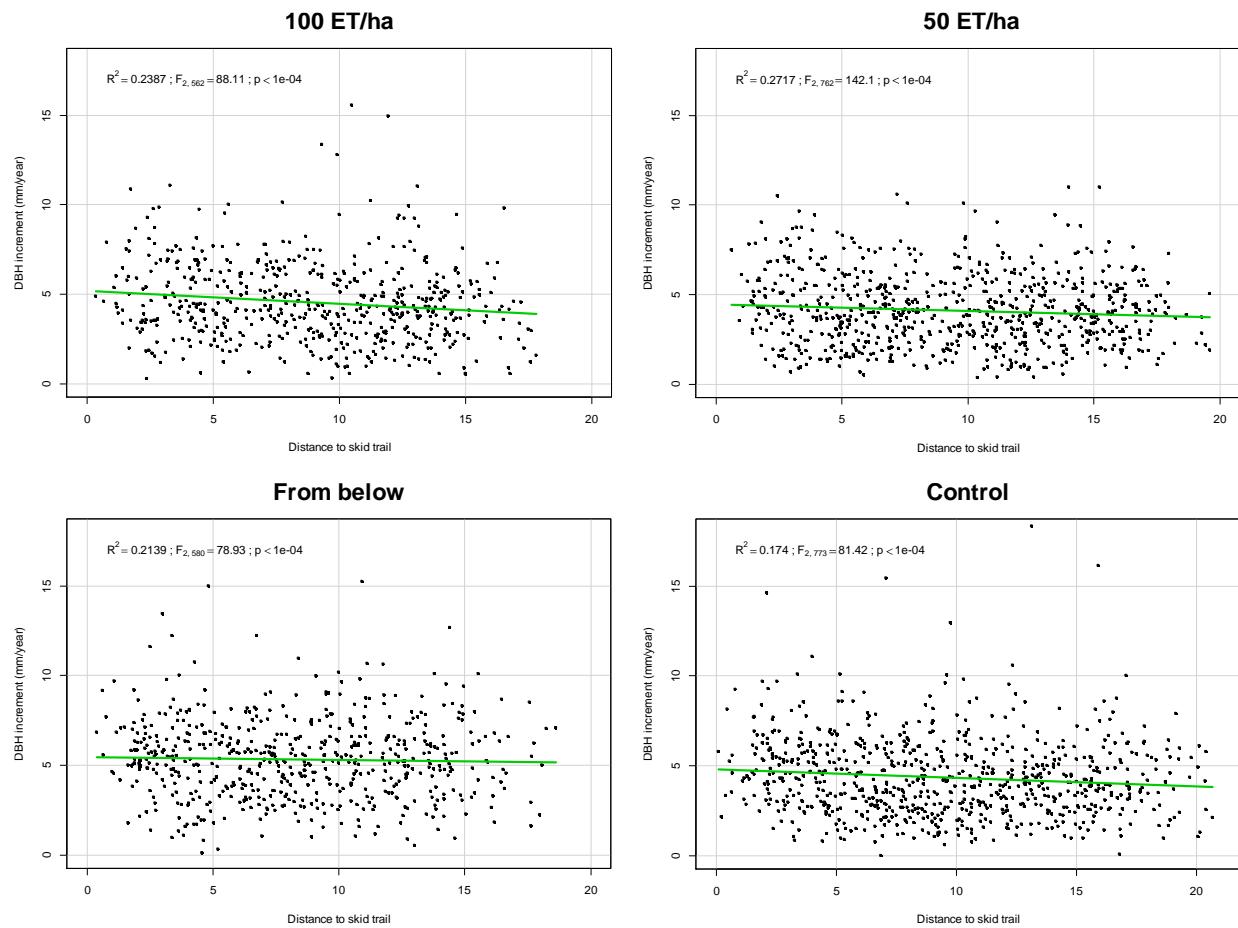


Figure 5 : Relationship between DBH increment and distance to the closest skid trail by thinning method for the white spruce plantations (Lechasseur and Humqui sites) (bold: significant [$P < 0.05$]).

Table 5 : T-values (p-values in parentheses) for the linear regression models (eq.3) between DBH increment and distance to the closest skid trail for the white spruce plantations (Lechasseur and Humqui sites), with one regression per thinning method (bold: significant [$P < 0.05$]).

Silvicultural treatment	Source of variation	Estimate	Standard error	T-value (p-value)
100 ET/ha	DBH 2008 (covariate)	0.023	0.002	12.72 (<0.0001)
	Distance to the nearest skid trail	-0.054	0.019	-2.80 (0.005)
50 ET/ha	DBH 2008 (covariate)	0.024	0.001	16.62 (<0.001)
	Distance to the nearest skid trail	-0.042	0.013	-3.27 (0.001)
From below	DBH 2008 (covariate)	0.022	0.002	12.54 (<0.0001)
	Distance to the nearest skid trail	-0.019	0.019	-1.00 (0.317)
Control	DBH 2008 (covariate)	0.019	0.002	12.29 (<0.0001)
	Distance to the nearest skid trail	-0.050	0.014	-3.52 (0.0005)

Stand structure, quantified by the Clark-Evans aggregation index (R) and the shape and scale parameters of the Weibull distribution, is not influenced by silvicultural treatments (table 6; table 7). The mean Clark-Evans index value varied from 0.58 to 0.65, the treatment 50 ET having the highest mean index and the treatment 100 ET the lowest (fig.6). Differences between years in the scale parameter of the diameter distribution were observed, as the scale parameter 5 years after thinning was statistically different from the scale parameter immediately before and right after thinning ($F_{2,190} = 4.97$; $p = 0.008$) (table 7 ; fig.7a). No significant differences in the shape parameter were observed. Even though the differences aren't statistically different, the shape parameter seems to be slightly higher in the plantations than in the naturally regenerated stands (fig.7a). This trend is not observed for the scale parameter.

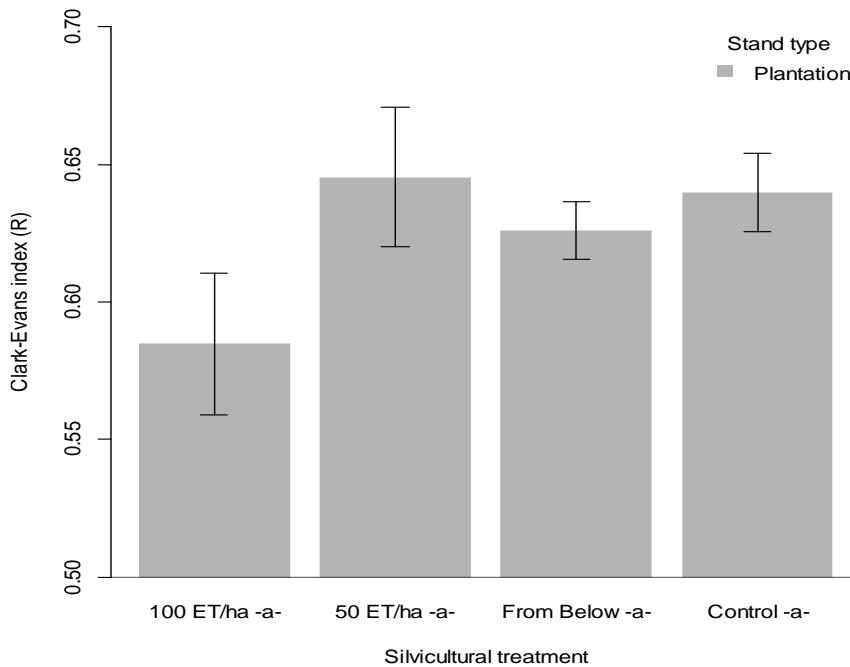


Figure 6 : Clark-Evans aggregation index (R) in 2014 per thinning intensity (control, thinned from below, thinned by ET release (50 ET/ha and 100 ET/ha)) for the white spruce plantations (Lechasseur and Humqui sites). Error bars demonstrate confidence intervals (95 % CI). Letters in axis indicate statistically significant differences.

Table 6 : F-values (p-values in parentheses) for the analysis of variance, at stand level (eq.2a), on the Clark-Evans aggregation index (R) in 2014 (bold: significant [$P < 0.05$]).

Source of variation	ndf	ddf	R
BA (m^2/ha) before thinning (covariable)	1	33	8.63 (0.006)
Silvicultural treatment	3	33	1.44 (0.25)

Table 7 : F-values (P values in parentheses) for the analysis of variance (eq.4) on the shape (SP) and scale (SC) parameters of the two-parameter Weibull probability density function before thinning, after thinning (2008) and five years after thinning (2013) for control, thinned from below and thinned by ET release (100 ET/ha and 50 ET/ha) and by stand type (bold: significant [$P < 0.05$]).

Source of variation	ndf	ddf	Scale (SC)	Shape (SP)
Silvicultural treatment	3	190	0.83 (0.48)	0.82 (0.48)
Stand type	1	2	0.11 (0.77)	0.08 (0.80)
Year	2	190	4.97 (0.008)	0.04 (0.96)
Silvicultural treatment X Stand type	3	190	0.26 (0.85)	0.30 (0.82)
Silvicultural treatment X Year	6	190	0.57 (0.75)	0.32 (0.93)
Stand type X Year	2	190	0.06 (0.94)	0.01 (0.99)
Silvicultural treatment X Stand type X Year	6	190	0.60 (0.73)	0.03 (1.00)

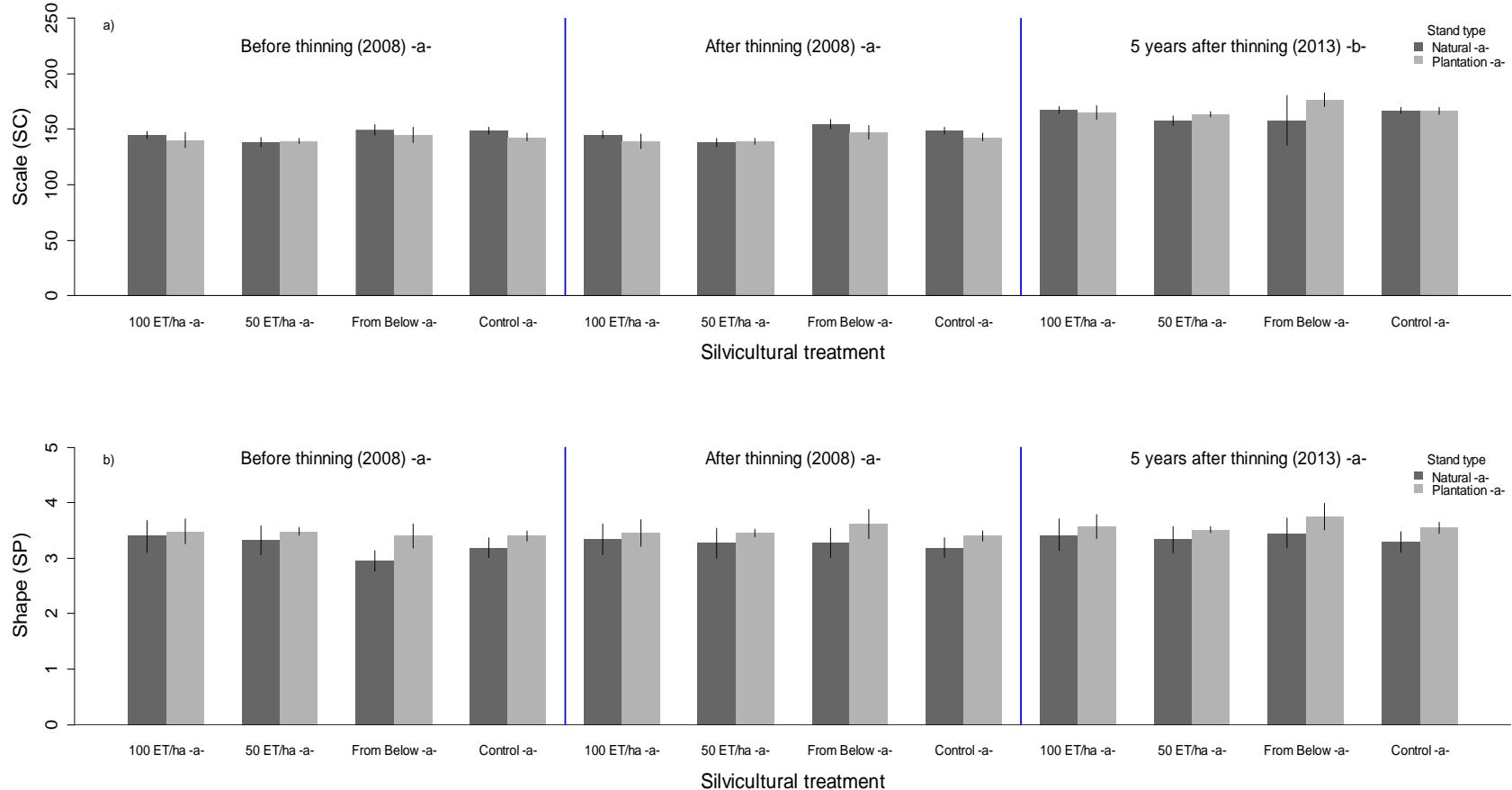


Figure 7 : Weibull scale (SC) and shape (SP) parameters per thinning method (control, thinned from below and thinned by ET release (100 T/ha and 50 ET/ha)) and stand type (plantation, natural regeneration) prior to thinning, after thinning and five years after thinning (2013). Error bars demonstrate confidence intervals (95 % CI). Letters indicate differences in simple effects.

DISCUSSION

The selection criteria for trees to be felled by forest thinning may influence the structure and subsequent growth of the residual stands. In this study, we compared the effects of two contrasted modes of selection: the thinning by elite tree which selects high potential trees to be freed from their direct competitors and the thinning from below which uniformly removes small, diseased or deformed stems. It was expected that differences in growth at both the tree and stand level would be observed, as it is influenced by partial openings created through the different silvicultural treatments (Sousa, 1984; Peltzer et al., 2000; Raulier et al., 2003; Boivin-Dompierre et al., 2017). At the stem level, we detected a clear growth response among ET 5 years after they were freed from their closest competitors. Differences in stand basal area increment between thinning intensities were however not significant. Moreover, commercial thinning did not affect stand structure, complexity or diameter distribution. At the stand level, our analysis had a relatively low power, ranging from 0.06 for the stand type (TY_i) to 0.53 for the thinning type (TR_{ij}). With such low values, it is difficult to show significant differences between the different levels of each factor. However, it is possible to underline the observed trends of the effect of commercial thinning by ET release on stand yield and structure while considering the statistical inferences.

Tree level

White spruce ET had higher DHB increments in both the thinning by ET release and the thinning from below, when compared to the ET in the control plots. In the case of balsam fir, thinning by ET release and thinning from below tended to have higher growth rates, with ET in the former having higher growth rates. These observations are explained by the effect of competition, which follows the inverse trend found for tree increment, whereby ET released by thinning had the least competition, and the ET in the control plots the most. Numerous studies have shown that trees with low competition have higher radial growth rates (Biring and Dobbertin, 1995; Daniels, 1976; Vincent et al., 2009), as they are less shaded by their competitors and thus allocate more resources towards diameter growth (Brix, 1983)(Brix, 1983; Coomes and Allen, 2007). In the same way, the results of Boivin-

Dompierre et al. (2017) showed a decrease in competition in thinned plots when compared to unthinned plots. This result was associated with a significant increase in the growth of the residual stems of thinned stands compared to those in control stands (Boivin-Dompierre et al., 2017). However, Raulier et al. (2003) found by growth simulations that thinnings in dense balsam fir stands (i.e. felling between 32 and 56 % of the total standing volume) did not prompt any significant response among dominant trees after 20 year.

Stand level

Stand basal area increment did not differ significantly between the different thinning methods. This result demonstrates that in the short term (i.e. 5 years), thinning by elite-tree release does not lead to a decrease in the growth potential of the residual stand, as some might think (CCSMAF, 2003; Laflèche et al., 2013). The lack of differences is consistent with the results obtained by Boivin-Dompierre et al. (2017) who did not find any evidence that commercial thinning increased fir-spruce stand basal area increment, 7 to 10 years after thinning. On the other hand, evidence suggests that thinning from below in dense balsam fir stands reduces merchantable volume yield when compared to untreated plots (Raulier et al., 2003), as the volume harvested by thinning is not recovered even after 20 years. By considerably reducing the number of smaller stems, thinning from below did not increase the amount of light captured by the crown of the dominant trees (Raulier et al., 2003). Thereby, the use of a commercial thinning that implies removing a greater proportion of trees from the larger diameter classes (i.e. ET release) should lead, with time, to a greater growth increase of the largest residual stems. Since our results cover only a short period of time (i.e. 5 years after thinnings), it is highly probable that differences between the thinning treatments will be observed in a few more years.

Indeed, residual trees usually have a positive post-harvest growth response, with the increase in diameter growth showing some lag for certain species (Bolghari, 1980; Thorpe et al., 2007; Mehtatalo et al., 2014). In fact, several species require a period of acclimation ranging between 1 to 5 years (Thorpe et al., 2007; Riopel, 2012). The delay in response of diameter growth after thinning is probably due to shifts in allocation within the tree, with a

greater amount of resources initially allocated to root wood production (Urban et al., 1994; Thorpe and Thomas, 2007). White spruce trunk diameter growth remained the same for 4 to 9 years after thinning, while the radial growth of their roots immediately increased for 3 years (Urban et al., 1994). The variability in the tree's growth potential and neighbourhood influences are also factors to consider to explain the response time of a tree following its release (Lussier et al., 1992; Paquin and Doucet, 1992; Pothier et al., 1995; Groot and Hökkä, 2000; Thorpe and Thomas, 2007). Consequently, trees need an acclimation period to allocate their resources towards trunk wood production and crown expansion (Myers, 1963; Brix, 1983; Valinger, 1992), which should be followed by a gradual increase in diameter growth until a peak is reached (Holgén et al., 2003; Raulier et al., 2003; Thorpe et al., 2007). According to the species and thinning type, the response varies: black spruce growth peaked between 10 and 21 years after harvest (Groot and Hökkä, 2000); maximum growth of douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) was observed 25 years after partial harvesting (Latham and Tappeiner, 2002); a positive response of balsam fir started immediately after precommercial thinning and lasted for 7 years (Koga et al., 2007); white spruce growth response started 2 years after shelterwood cutting (Youngblood, 1991); and in spruce-fir stands, a 5 year time-lapse after commercial thinning was not sufficient to increase stand BA (Bolghari, 1980). Bolghari (1980) suggested that the full benefit from thinning would be observed at least 7 to 10 years after thinning. It is therefore possible that the trees in this thinning trial have not yet taken full advantage of the thinning (e.g. only 5 years after thinning).

It is thus possible that differences at the stand level will be observed in the next 5 to 10 years, if the increase in tree growth is large enough to counter-balance the reduction in tree density after thinning. This is however not certain, as the stand density-stand growth relationship has long been thought to be density-invariant (Zeide, 2001), or that stands with very high densities produce the most volume (Zeide, 2004). Moreover, if other objectives such as financial return are sought, the optimal density might not be the one that maximizes volume production. The best thinning pattern might thus be the one that finds the equilibrium

between tree size and stand density in order to reduce harvesting and processing costs or the one that reduces thinning operation costs (Benjamin et al., 2013).

Trees and skid trail positions allowed us to link individual tree growth to their distance to the nearest skid trail. Trees bordering the skid trails had higher growth rates than the ones located further from the trails, no matter the thinning method. A positive effect of the skid trail on diameter growth has been observed up to a distance of 5 meters from the trail (Boivin-Dompierre et al., 2017). Skid trails have a big influence on stands after partial cutting treatments by reducing local tree density around the trails which in turn increases tree diameter growth (Genet and Pothier, 2013; Girona et al., 2017). Skid trails also negatively influence stand and tree properties: localised soil compaction leading to damages to the root system, damage to both the trunk and crown of the trees bordering the trail (Han and Kellogg, 2000), affect the organic matter and nutrient content of the mineral soil, as well as its physical properties by reducing macropore space and thus decreasing drainage (Buckley et al., 2003). The positive response of trees close to the trails suggests that the stimulating effect of the increase in aboveground resources because of the decrease in competition largely offsets the potential negative effects. The effect of the skid trails on tree growth is thus another factor to consider when partial harvesting studies are carried out (Girona et al., 2017). This however necessitates the positioning of every tree, which is not always the case, such as in our study where only 2 of the 4 sites had tree maps.

Structure

The spatial distribution of tree stem did not significantly differ between the thinning methods investigated. Indeed the Clark-Evans values < 1 for all treatments (i.e. ET, from below and control) indicated an aggregation tendency among trees (Clark and Evans, 1954; Krebs, 1999; Pretzsch, 1997). Despite the lack of statistical differences between treatments, the 100 ET/ha thinning treatment had the lowest Clark-Evans index. In uneven-aged spruce-fir stands, the Clark-Evans index was found to be lower ($R \approx 0.8-0.9$) when larger gaps were present (Lafond et al., 2014). Tree mortality after insect outbreaks also decreased the Clark-Evans index (Vacek and Lepš, 1996). In natural stands, an aggregated spatial structure is

better adapted to reduce vulnerability to such natural disturbances (O'Hara, 2006; Lafond et al., 2014). The white spruce plantations studied here were probably already aggregated to some extent prior to thinning, as suggested by the low Clark-Evans values in the control plots, with thinning by 100 ET/ha and to some extent, thinning from below, increasing this aggregation trend by creating more partial openings in the canopy.

The DBH distribution in the white spruce plantations has only partially changed following thinning. The width of the distribution increased 5-years after thinning for all the treatments, but the shape of the distribution did not statistically changed between thinnings and years. Since the width of the distribution increased in all the stands (no significant differences between silvicultural treatments), this may be due to the normal development of the variously thinned stands.

On another hand, ET release implies the harvest of trees in every diameter class when compared to thinning from below which tends to harvest the smallest trees in the stand. Moreover, as illustrated by our results, the selected elite-trees grow more in diameter. ET release should thus eventually induce an irregular distribution (Palik et al., 2003; Davies et al., 2008), i.e. monotonous decreasing diameter class distribution as elite trees get released in subsequent entries and regeneration appears and develops (Boucher et al., 2003; Rossi et al., 2009). The results obtained in this study concern only the first step of the structural conversion after one thinning, which suggests that the diameter distribution should become more irregular in times ahead.

Furthermore, the tendency shows that the shape of the distributions in white spruce plantations are more left-skewed than for the naturally regenerated stands. This result can be explained by the fact that the natural regeneration in the white spruce plantations started at the same time, since the stands had undergone a field preparation prior to planting. This is not the case in the naturally regenerated stands where the regeneration was established over a larger horizon, with as a finality a wider diameter distribution. In a thinning from below experiment in fir-spruce stands (i.e. thinning intensities: 0%, 26%, 32% and 40% of merchantable BA), structural heterogeneity increased in the shape of the diameter

distribution 10 years after harvest (Gauthier et al., 2015). The diameter distributions became mainly irregular and positively skewed over time with an elongated right tail toward larger trees (Gauthier et al., 2015).

Implications for Forest management

Our results suggest that stand structure has not yet responded to thinning treatments. Therefore, one of the main objectives pursued by commercial thinning by ET release is not yet achieved or not yet detectable. According to Schütz (1997, 2002), several entries are needed to achieve the conversion from regular/even-aged stands to irregular/uneven-aged stands and the results from this study are about the measurements taken in the first step out of four of the structural conversion. It is thus not surprising that a single entry has not yet affected spatial and diameter distribution. Subsequent interventions would be necessary to create a larger number of small openings in order to stimulate gap dynamics (Franklin et al., 2007).

Tree mortality is part of this natural process and has a major impact on forest productivity and individual tree growth (Pothier and Mailly, 2006). Mortality due to self-thinning process is the inability of trees to compete with success for limiting elements (light, water, nutrients) (Peet and Christensen, 1987; Pothier and Mailly, 2006). During this process, a large proportion of small trees dies (Peet and Christensen, 1987). Thinning from below thus imitates the self-thinning process by harvesting the small trees that would otherwise disappear due to self-thinning. Thinning by ET could on the other hand be seen as a method to emulate the effects of another natural disturbance, namely an outbreak of the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem)). In the balsam fir forests of Eastern Canada, spruce budworm outbreaks is the most important natural disturbance agent. The budworm defoliates both balsam fir and white spruce, and several stems die after 4 to 5 years of heavy defoliation (MacLean, 1980; Beaulieu and Hardy, 1982; Bergeron et al., 1995; MacKinnon and MacLean, 2004; Bouchard and Pothier, 2010; Pothier et al., 2012). Mortality due to budworm defoliation is concentrated in mature stands, by affecting mainly dominant trees (Martineau, 1985). Partial openings created by tree mortality allow partial and continuous

recruitment of trees, since many seedlings established in the understory survive to form the succeeding stand (MacLean, 1984). This results in a heterogeneous stands composed of both early and late successional species (De Grandpré et al., 1993; Kneeshaw and Bergeron, 1998; De Grandpré et al., 2011). By emulating natural disturbances, ecosystem-based forest management approaches should focus on maintaining the key ecosystem processes and landscape patterns (Bergeron and Harvey, 1997). Therefore, using a thinning (i.e. ET release) that mimics the most influential natural disturbance of the Eastern mixed forests by creating openings in the canopy should help foresters maintain biodiversity and ecological integrity in managed forests.

Stands heterogenization could thus be possible with more thinning entries and by creating gaps. Gaps of varying sizes (i.e. 0.01 ha and 0.05 ha circular gaps) were created in 2 of the 3 subunits (where no permanent-sample plots were established) and should ideally be included in the analysis of the stand structure in order to establish if they are able to reach the desired objective: increase stand complexity. The evaluation should also be based on stand productivity, as the gaps reduce the growing stock on part of the stand until the regeneration is established. Furthermore, the very small differences observed between BA increment from the 50 ET/ha and the control stands, is probably due to the fact that releasing 50 ET/ha is not sufficient to increase stand growth. The release of 100 ET/ha might also be insufficient to increase growth at the stand level. The small number of ETs found in each block may have counterbalanced the positive response of individual trees to the thinning by ET release. Indeed, according to thinning intensity (50 or 100 ET/ha), only 1 or 2 ET were found in the permanent plots, which is very little to know their effect on the stand. It may be beneficial to release a higher number of ET by thinning in order to increase stand yield and to change stand structure. However, the number of thinned ETs should not be too high in order to leave good candidates for subsequent passes. It would also be interesting to try releasing ETs on a larger radius than the one used in this study (i.e. 3 m radius). Thus, the creation of bigger openings in the canopy would imitate a higher severity disturbance.

CONCLUSION

The results of this study suggest that, in order to initiate the structural conversion, elite-tree release is worth considering as ET increment was higher than for control trees, ET having the lowest competition index. At stand level, thinning by ET release did not result in the 5 years post-thinning, in the high grading of the residual stands contrary to what some believed. The thinnings did not however increase stand basal area increment. This might be due to the lag in the tree response to harvest or by the fact that stand productivity might be density invariant. Furthermore, thinning by ET release did not increase stand complexity, measured by both spatial distribution of the trees and the diameter distribution of the stems in the stand. In theory, several thinning passes would be necessary to complete the structural conversion and to achieve the objectives of gap reduction between natural and managed forest. Further interventions will have to be carried out 10 to 15 years after the first treatment in order to continue the structural conversion towards irregular stands. Moreover, ET thinning might be a good solution to emulate defoliation by spruce budworm, and thus be used as an ecosystem-based forest management thinning pattern. Long-term monitoring on the studied stands is essential to fully understand the effects of commercial thinning by ET release on the productivity and complexity of predominantly coniferous forests and to ensure the effectiveness of this thinning method in the ecosystem-based forest management system.

APPENDIX

Appendix I : Trunk diameter to DBH final models (where DSH is the diameter at stump height and SH is the stumps height).

Site	Species	Model	R²
Blais		DBH = 16.501 + 0.720*DSH - 0.400*SH + 0.008*SH ² + 0.005*SH*DSH	0.99
Frenette	Balsam	DBH = 12.794 + 0.736*DSH - 0.067*SH - 0.015*SH ² + 0.007*SH*DSH	0.98
Humqui	fir	DBH = 13.229 + 0.701*DSH - 0.103*SH - 0.002*SH ² + 0.005*SH*DSH	0.99
Lechasseur		DBH = 9.088 + 0.686*DSH + 1.355*SH - 0.035*SH ² + 0.001*SH*DSH	0.94
<hr/>			
Blais		DBH = 8.611 + 0.769*DSH - 0.224*SH + 0.010*SH ² + 0.004*SH*DSH	0.98
Frenette	White	DBH = -17.333 + 0.892*DSH + 1.205*SH - 0.033*SH ² + 0.003*SH*DSH	0.99
Humqui	spruce	DBH = 18.331 + 0.701*DSH - 1.233*SH + 0.022*SH ² + 0.007*SH*DSH	0.94
Lechasseur		DBH = -7.858 + 0.830*DSH + 0.811*SH - 0.022*SH ² + 0.001*SH*DSH	0.97

CHAPITRE 3 : CONCLUSION GÉNÉRALE ET IMPLICATIONS DE L'ÉTUDE

Les résultats obtenus dans cette étude suggèrent qu'afin d'initier la conversion structurale, l'éclaircie commerciale par dégagement d'arbres-élites est à considérer, puisque les arbres individuels y répondent positivement. En effet, l'accroissement des AÉ est supérieur à celui des arbres témoins, en accord avec notre hypothèse de départ. Ce résultat est directement lié à la diminution de la compétition qui stimulerait l'accroissement des arbres.

À l'échelle du peuplement, l'éclaircie commerciale par dégagement d'AÉ n'a pas conduit à l'écrémage du peuplement résiduel comme certains le pensaient, puisqu'aucune différence significative n'a été détectée entre les traitements. Cette absence de différences est contraire à ce que l'on s'attendait et pourrait être due à un décalage dans la réponse des arbres suite à la récolte ou à un changement d'allocation des ressources dans l'arbre. Après l'éclaircie, les arbres peuvent prendre quelques années avant de réagir et de pleinement profiter des conditions qui suivent le traitement. Par conséquent, une nouvelle évaluation du dégagement d'AÉ pourrait être réalisée dans les prochaines 5 à 10 années. Également, il se peut qu'à l'échelle du peuplement la réponse favorable des AÉ individuels à l'éclaircie soit contrebalancée par le fait qu'il n'y avait pas beaucoup d'AÉ. En effet, selon l'intensité (50 ou 100 AÉ/ha) seulement 1 ou 2 AÉ étaient retrouvés dans les placettes permanentes, ce qui est très peu pour connaître leur effet sur le peuplement.

La croissance radiale des arbres individuels a été positivement reliée à leur proximité aux sentiers de débardage, ce qui confirme notre hypothèse initiale. La localisation des arbres par rapport aux sentiers de débardage est donc un facteur important à prendre en compte lorsque des études sur des coupes partielles sont menées. Cependant, cela nécessite le positionnement de tous les arbres dans le peuplement et ces données ne sont pas toujours disponibles, comme dans notre étude où seulement les arbres de 2 des 4 ont été positionnés.

L'éclaircie par dégagement d'AÉ n'a pas augmenté la complexité du peuplement, mesurée à la fois par la distribution spatiale des arbres et la distribution diamétrale des tiges

dans les peuplements. Ce résultat est contraire à notre hypothèse initiale et suggère qu'une seule éclaircie n'est pas suffisante pour changer la structure des peuplements. L'un des principaux objectifs poursuivis par l'éclaircie commerciale par dégagement d'arbres-élites n'est donc pas encore atteint ou pas encore détectable. Selon Schütz (1997, 2002), plusieurs éclaircies successives sont nécessaires avant de terminer la conversion structurale de peuplements réguliers/équiennes vers des peuplements irréguliers/inéquiennes. Les résultats discutés dans cette étude ont été pris lors de la première étape de la conversion structurale, il n'est donc pas surprenant qu'une seule éclaircie n'ait pas été suffisante pour affecter la distribution spatiale et diamétrale des arbres. D'autres interventions devront être menées 10 à 15 ans après le premier traitement afin de poursuivre la conversion structurale vers des peuplements irréguliers/inéquiennes.

Des interventions subséquentes et des ajustements aux modalités du traitement d'éclaircie commerciale par dégagement d'AÉ pourraient permettre d'obtenir des résultats positifs d'ici quelques années. Ainsi, en imitant les perturbations naturelles, les aménagements forestiers écosystémiques devraient se concentrer sur le maintien des principaux processus écosystémiques et patrons de paysage (Bergeron and Harvey, 1997). La création d'un plus grand nombre d'ouvertures dans la canopée pourrait alors stimuler la dynamique des trouées (Franklin et al., 2007).

La mortalité fait partie de cette dynamique naturelle et a un impact sur la croissance des arbres ainsi que sur la productivité forestière (Pothier and Mailly, 2006). Le processus d'autoéclaircie est présent de manière naturelle dans les peuplements et est le résultat de la compétition des arbres pour les ressources limitantes du milieu (lumière, eau, nutriments) (Peet and Christensen, 1987; Pothier and Mailly, 2006). Cette compétition naturelle a comme résultat la mortalité d'une grande proportion de tiges de petite taille (Peet and Christensen, 1987). On peut donc facilement comparer l'autoéclaircie à l'éclaircie commerciale par le bas, puisque celle-ci ne récolte que les petites tiges ou les tiges malades qui disparaîtraient autrement dues à la mortalité. L'éclaircie commerciale par dégagement d'arbres-élites pourrait être vue comme une méthode pour imiter les effets d'une autre perturbation naturelle, soit ceux d'une épidémie de tordeuse des bourgeons d'épinettes (*Choristoneura*

fumiferana (Clem)) (TBE). Cette perturbation naturelle est la plus importante pour les forêts de sapin baumier de l'est du Canada. La mortalité qui est due à la TBE se concentre dans les peuplements matures (Martineau, 1985; Bergeron et al., 1995; Bouchard and Pothier, 2010; Pothier et al., 2012). Les ouvertures partielles créées suite à la mortalité des arbres par la TBE (après 4 à 5 années de défoliation intense) permettent le recrutement partiel et continu des arbres, puisque de nombreux semis sont déjà établis en sous-étage et survivent pour former le peuplement suivant (MacLean, 1980; Beaulieu and Hardy, 1982; MacLean, 1984; MacKinnon and MacLean, 2004). Le résultat est un peuplement hétérogène composé d'espèces de début et de fin de succession (De Grandpré et al., 1993; Kneeshaw and Bergeron, 1998; De Grandpré et al., 2011). L'utilisation d'une éclaircie (c.-à-d. dégagement d'AÉ) qui imite la perturbation naturelle la plus influente des forêts mixtes de l'est du Canada en créant des ouvertures partielles dans la canopée devrait aider les forestiers à maintenir la biodiversité et l'intégrité écologique des forêts aménagées.

Finalement, il nous est possible de proposer quelques ajustements pour les futures interventions. Bien que faible, l'éclaircie commerciale de 50 AÉ/ha a été testée afin de vérifier si elle pouvait atteindre nos objectifs, mais s'est avérée insuffisante. En effet, très peu de différences ont été détectées entre le traitement 50 AÉ/ha et le traitement témoin. L'intensité 100 AÉ/ha semble montrer de meilleurs résultats, mais il serait intéressant d'accroître cette intensité pour observer les effets d'un traitement plus soutenu sur l'accroissement en surface terrière, l'accroissement en diamètre des arbres ainsi que sur la structure du peuplement. Un nombre plus élevé d'AÉ permettrait sans doute de complexifier davantage la structure interne les peuplements en créant plus d'ouvertures partielles dans la canopée. De plus, l'augmentation du nombre d'AÉ dégagés permettrait un plus grand approvisionnement en billes de bois provenant de différentes classes de diamètres, ce qui aiderait à diminuer les coûts reliés aux éclaircies commerciales. Cependant, puisque le but de l'éclaircie commerciale par dégagement d'AÉ n'est pas une coupe finale, mais bien un recrutement continu d'AÉ dans une structure irrégulière achevée, le nombre d'AÉ dégagé ne doit pas être trop élevé afin de laisser de bons candidats pour les éclaircies suivantes. Un bon compromis pourrait être de dégager les AÉ sur un plus grand rayon ($\text{rayon} > 3 \text{ m}$) pour

augmenter la complexité interne des peuplements, en imitant une perturbation secondaire plus sévère. L'ouverture partielle créée serait alors plus importante et donnerait un plus grand accès aux ressources (lumière, espace), en plus de favoriser la régénération préétablie en sous-étage. En ce sens, des trouées de tailles variables sont déjà en place dans le dispositif expérimental. Ces trouées devraient être incluses dans le suivi afin de connaître leurs effets sur la croissance des arbres et la structure du peuplement. En combinant plusieurs techniques d'aménagement, il pourrait être possible d'atteindre nos objectifs de réduction d'écart entre les forêts naturelles et les forêts aménagées. Le suivi à long terme des peuplements étudiés est essentiel afin de bien comprendre les effets de l'éclaircie commerciale par dégagement d'AÉ sur la productivité et la complexité des forêts résineuses, ainsi que pour s'assurer de l'efficacité de cette méthode d'éclaircie dans le contexte d'aménagement durable du territoire forestier.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Amqui Station, Environnement Canada, 2015. Normales climatiques au Canada 1980-2010 (Région d'Amqui).
- Baar, F., Snoeck, B., Balleux, P., Claessens, H., 2004. La sylviculture d'arbres "objectif" ou d'arbres de place (cahier technique n° 27). For. Wallonne 2–8.
- Bailey, R.L., Dell, T.R., 1973. Quantifying diameter distributions with the Weibull function. For. Sci. 19, 97–104.
- Barrette, M., Leblanc, M., Thiffault, N., Paquette, A., Lavoie, L., Bélanger, L., Bujold, F., Côté, L., Lamoureux, J., Schneider, R., 2014. Issues and solutions for intensive plantation silviculture in a context of ecosystem management. For. Chron. 90, 748–762.
- Bastien, Y., 2005. Arbres objectifs et élagage artificiel. ENGREF Cent. Sylvic. Nancy Fr. 23.
- Beaulieu, J., Hardy, Y.J., 1982. Mortalité du sapin baumier défolié par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la région de la Gatineau au Québec. For. Chron. 58, 213–219.
- Benjamin, J.G., Seymour, R.S., Meacham, E., Wilson, J., 2013. Impact of whole-tree and cut-to-length harvesting on postharvest condition and logging costs for early commercial thinning in Maine. North. J. Appl. For. 30, 149–155.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C.R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., Lauzon, È., Leduc, A., Goff, H.L., Lesieur, D., others, 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. Can. J. For. Res. 36, 2737–2744.
- Bergeron, Y., Harvey, B., 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. For. Ecol. Manag. 92, 235–242. doi:10.1016/S0378-1127(96)03924-2
- Bergeron, Y., Leduc, A., Joyal, C., Morin, H., 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. Can. J. For. Res. 25, 1375–1384.
- Bergès, L., Gosselin, M., Gosselin, F., Dumas, Y., Laroussinie, O., 2002. Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière: éléments de méthode. Ingénieries-EAT N Spéc. 45–55.
- Bérubé-Deschênes, A., Franceschini, T., Schneider, R., 2017. Quantifying competition in white spruce (*Picea glauca*) plantations. Ann. For. Sci. 74, 15.
- Biging, G.S., Dobbertin, M., 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. For. Sci. 41, 360–377.
- Biging, G.S., Dobbertin, M., 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. For. Sci. 38, 695–720.
- Boivin-Dompierre, S., Achim, A., Pothier, D., 2017. Functional response of coniferous trees and stands to commercial thinning in eastern Canada. For. Ecol. Manag. 384, 6–16.

- Bolghari, H.A., 1980. Growth of a fir/spruce stand south-east of Quebec following thinning and fertilization. *Nat. Can.* 107, 135–149.
- Boncina, A., 2000. Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remnant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9, 201–211.
- Bouchard, M., Pothier, D., 2010. Spatiotemporal variability in tree and stand mortality caused by spruce budworm outbreaks in eastern Quebec. *Can. J. For. Res.* 40, 86–94.
- Boucher, D., De Grandpré, L., Gauthier, S., 2003. Development of a stand structure classification systems and comparison of two lichen-spruce woodlands in Quebec. *For. Chron.* 79, 318–328.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2009. Logging history (1820–2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: insights from sunken logs and forestry maps. *For. Ecol. Manag.* 258, 1359–1368.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2006. Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 36, 505–517.
- Boulet, B., Lessard, V., Légaré, R., 2007. Défauts et indices de la carie des arbres: guide d'interprétation. Publications du Québec.
- Brix, H., 1983. Effects of thinning and nitrogen fertilization on growth of Douglas-fir: relative contribution of foliage quantity and efficiency. *Can. J. For. Res.* 13, 167–175.
- Buckley, D.S., Crow, T.R., Nauertz, E.A., Schulz, K.E., 2003. Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan, USA. *For. Ecol. Manag.* 175, 509–520.
- Buongiorno, J., 2001. Quantifying the implications of transformation from even to uneven-aged forest stands. *For. Ecol. Manag.* 151, 121–132.
- Cameron, A.D., 2002. Importance of early selective thinning in the development of long-term stand stability and improved log quality: a review. *Forestry* 75, 25–35.
- CCSMAF, 2003. Éclaircie commerciale pour le groupe de production prioritaire SEPM - Avis scientifique. Ministère Ressour. Nat. Dir. Rech. For. 80.
- Clark, P.J., Evans, F.C., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35, 445–453.
- Coomes, D.A., Allen, R.B., 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *J. Ecol.* 95, 1084–1097.
- Daniels, R.F., 1976. Notes: simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth. *For. Sci.* 22, 454–456.
- Davies, O., Haufe, J., Pommerening, A., 2008. Silvicultural principles of continuous cover forestry: a guide to best practice. *For. Comm. Wales Engl.*
- De Grandpré, L., Boucher, D., Bergeron, Y., Gagnon, D., 2011. Effects of small canopy gaps on boreal mixedwood understory vegetation dynamics. *Community Ecol.* 12, 67–77.
- De Grandpré, L., Gagnon, D., Bergeron, Y., 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *J. Veg. Sci.* 4, 803–810.
- De Potter, B., Perin, J., Ponette, Q., Claessens, H., 2012. Détourage d'arbres-objectif: enseignements des dispositifs installés en Wallonie après six années. *For. Wallonne* 43–54.

- Dupuis, S., 2009. Reconstitution de la composition des forêts préindustrielles du sud-est du Québec à partir des archives d'arpentage (1846-1949). Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada.
- ESRI, 2012. ArcGIS Desktop: Release 10.1. Redlands CA Environ. Syst. Res. Inst.
- FARO technologies, 2016. SCENE - Logiciel de Documentation 3D de FARO [WWW Document]. URL <http://www.faro.com/> (accessed 12.7.16).
- Filiatrault, P., 2005. La ligniculture au Bas-St-Laurent. Portrait régional. Réseau ligniculture Québec.
- Fortin, M., 2007. Expérimentation de détourage d'arbres objectifs situés dans des peuplements dégradés issus de CDL ayant subi une CMCD récente, SECTEUR BLEUET, UNITÉ D'AMÉNAGEMENT 064-51. Coopérative Forestière des Hautes-Laurentides.
- Franklin, J.F., Mitchell, R.J., Palik, B.J., 2007. Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry (No. NRS-19). United States Department of Agriculture, Forest Service.
- Gagné, L., 2009. Conversion structurale des jeunes forêts équienennes d'origine naturelle et artificielle vers une structure inéquienne/irrégulière (Devis de recherche). Université du Québec à Rimouski, UQAR.
- Gagné, L., Sirois, L., Lavoie, L., 2016. Comparaison du volume et de la valeur des bois résineux issus d'éclaircies par le bas et par dégagement d'arbres-élites dans l'Est du Canada. *Can. J. For. Res.* 1320–1329.
- Gauthier, M.-M., Barrette, M., Tremblay, S., 2015. Commercial thinning to meet wood production objectives and develop structural heterogeneity: A case study in the spruce-fir forest, Quebec, Canada. *Forests* 6, 510–532.
- Genet, A., Pothier, D., 2013. Modeling tree spatial distributions after partial harvesting in uneven-aged boreal forests using inhomogeneous point processes. *For. Ecol. Manag.* 305, 158–166.
- Girona, M.M., Rossi, S., Lussier, J.-M., Walsh, D., Morin, H., 2017. Understanding tree growth responses after partial cuttings: A new approach. *PLOS ONE* 12, 18.
- Gouvernement du Québec, 1992. Carte de dépôts de surface. Ministère For. Serv. Inventaire For.
- Grenon, F., Lussier, J.-M., Sirois, L., 2007. Conversion de jeunes forêts du Bas-St-Laurent en peuplements inéquienennes dans un contexte d'aménagement forestier écosystémique. UQAR Serv Can Cent Can Sur Fibre Bois 80.
- Groot, A., Hökkä, H., 2000. Persistence of suppression effects on peatland black spruce advance regeneration after overstory removal. *Can. J. For. Res.* 30, 753–760.
- Hale, C.M., Pastor, J., Rusterholz, K.A., 1999. Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed hardwood forests of Minnesota, USA. *Can. J. For. Res.* 29, 1479–1489.
- Han, H.-S., Kellogg, L.D., 2000. Damage characteristics in young Douglas-fir stands from commercial thinning with four timber harvesting systems. *West. J. Appl. For.* 15, 27–33.
- Hanewinkel, M., 2002. Comparative economic investigations of even-aged and uneven-aged silvicultural systems: a critical analysis of different methods. *Forestry* 75, 473–481.

- Hanewinkel, M., Pretzsch, H., 2000. Modelling the conversion from even-aged to uneven-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) with a distance-dependent growth simulator. *For. Ecol. Manag.* 134, 55–70.
- Hansen, A.J., Spies, T.A., Swanson, F.J., Ohmann, J.L., 1991. Conserving biodiversity in managed forests. *BioScience* 382–392.
- Harvey, B.D., Leduc, A., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *For. Ecol. Manag.* 155, 369–385.
- Holgén, P., Söderberg, U., Hanell, B., 2003. Diameter increment in *Picea abies* shelterwood stands in northern Sweden. *Scand. J. For. Res.* 18, 163–167.
- Kaplan, E.L., Meier, P., 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *J. Am. Stat. Assoc.* 53, 457–481.
- Kneeshaw, D.D., Bergeron, Y., 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79, 783–794.
- Kobe, R.K., Coates, K.D., 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 27, 227–236.
- Koga, S., Zhang, S.Y., Bégin, J., 2007. Effects of precommercial thinning on annual radial growth and wood density in balsam fir (*Abies balsamea*). *Wood Fiber Sci.* 34, 625–642.
- Krebs, C.J., 1999. Ecological methodology. Benjamin/Cummings Menlo Park, California.
- Laflèche, V., Larouche, C., Guillemette, F., 2013. L'éclaircie commerciale, in: Le Guide Sylvicole Du Québec, Les Concepts et l'application de La Sylviculture. Les Publications du Québec, pp. 300–327.
- Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T., Courbaud, B., 2014. Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Ann. For. Sci.* 71, 173–186.
- Lambert, M.M.-C., Rainville, J., Fortin, M., 2007. Expérimentation de détourage d'arbres objectifs situés dans des peuplements dégradés issus de CDL ayant subi une CMCD récente 30.
- Latham, P., Tappeiner, J., 2002. Response of old-growth conifers to reduction in stand density in western Oregon forests. *Tree Physiol.* 22, 137–146.
- Lundqvist, L., Chrimes, D., Elfving, B., Mörling, T., Valinger, E., 2007. Stand development after different thinnings in two uneven-aged *Picea abies* forests in Sweden. *For. Ecol. Manag.* 238, 141–146.
- Lussier, J.-M., Morin, H., Gagnon, R., 1992. Comparaison de la croissance de marcottes d'épinette noire (*Picea mariana*) adultes après coupe à celle d'individus issus de graines après feu. *Can. J. For. Res.* 22, 1524–1535.
- MacKinnon, W.E., MacLean, D.A., 2004. Effects of surrounding forest and site conditions on growth reduction of balsam fir and spruce caused by spruce budworm defoliation. *Can. J. For. Res.* 34, 2351–2362.
- MacLean, D.A., 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *For. Chron.* 60, 273–279.

- MacLean, D.A., 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *For. Chron.* 56, 213–221.
- Martin, P.H., Canham, C.D., Marks, P.L., 2008. Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance. *Front. Ecol. Environ.* 7, 142–149.
- Martineau, R., 1985. Les insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada, Rapport technique de foresterie 32F. ed. Service canadien des forêts, Administration centrale, Ottawa (Ontario).
- McCarthy, M.A., Burgman, M.A., 1995. Coping with uncertainty in forest wildlife planning. *For. Ecol. Manag.* 74, 23–36.
- Mehtatalo, L., Peltola, H., Kilpelainen, A., Ikonen, V.-P., 2014. The Response of Basal Area Growth of Scots Pine to Thinning: A Longitudinal Analysis of Tree-Specific Series Using a Nonlinear Mixed-Effects Model. *For. Sci.* 60, 636–644.
- Menon, M.V., 1963. Estimation of the shape and scale parameters of the Weibull distribution. *Technometrics* 5, 175–182.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.-C., Claveau, Y., Kelly, C., Lechowicz, M.J., 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29, 812–823.
- MFFP, 2013. L'aménagement écosystémique : au cœur de la gestion des forêts [WWW Document]. Ministère For. Faune Parcs. URL <http://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/amenagement/amenagement-ecosystemique.jsp>
- MRN, 2012. Géologie du Québec. Ministère Ressour. Nat. Dir. Inf. Géologique Qué.
- Myers, C.A., 1963. Vertical distribution of annual increment in thinned ponderosa pine. *For. Sci.* 9, 394–404.
- Niemelä, J., 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *For. Ecol. Manag.* 115, 127–134.
- O'Hara, K.L., 2006. Multiaged forest stands for protection forests: concepts and applications. *For. Snow Landsc. Res.* 80, 45–55.
- O'Hara, K.L., 2002. The historical development of uneven-aged silviculture in North America. *Forestry* 75, 339–346.
- O'Hara, K.L., 2001. The silviculture of transformation — a commentary. *For. Ecol. Manag.*, Transformation of Plantation Forests 151, 81–86.
- Östlund, L., Zackrisson, O., Axelsson, A.-L., 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Can. J. For. Res.* 27, 1198–1206.
- Othmani, A., Piboule, A., Krebs, M., Stolz, C., Voon, L.L.Y., 2011. Towards automated and operational forest inventories with T-Lidar, in: 11th International Conference on LiDAR Applications for Assessing Forest Ecosystems (SilviLaser 2011).
- Palik, B., Mitchell, R.J., Pecot, S., Battaglia, M., Pu, M., 2003. Spatial distribution of overstory retention influences resources and growth of longleaf pine seedlings. *Ecol. Appl.* 13, 674–686.
- Paquin, R., Doucet, R., 1992. Croissance en hauteur à long terme de la régénération préétablie dans des pessières noires boréales régénérées par marcottage, au Québec. *Can. J. For. Res.* 22, 613–621.

- Peet, R.K., Christensen, N.L., 1987. Competition and tree death. *Bioscience* 37, 586–595.
- Peltzer, D.A., Bast, M.L., Wilson, S.D., Gerry, A.K., 2000. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest. *For. Ecol. Manag.* 127, 191–203.
- Pothier, D., Doucet, R., Boily, J., 1995. The effect of advance regeneration height on future yield of black spruce stands. *Can. J. For. Res.* 25, 536–544.
- Pothier, D., Elie, J.-G., Auger, I., Mailly, D., Gaudreault, M., 2012. Spruce budworm-caused mortality to balsam fir and black spruce in pure and mixed conifer stands. *For. Sci.* 58, 24–33.
- Pothier, D., Mailly, D., 2006. Stand-level prediction of balsam fir mortality in relation to spruce budworm defoliation. *Can. J. For. Res.* 36, 1631–1640.
- Pretzsch, H., 1997. Analysis and modeling of spatial stand structures. Methodological considerations based on mixed beech-larch stands in Lower Saxony. *For. Ecol. Manag.* 97, 237–253.
- Quine, C.P., Humphrey, J.W., Ferris, R., 1999. Should the wind disturbance patterns observed in natural forests be mimicked in planted forests in the British uplands? *Forestry* 72, 337–358.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput. Vienna Austria.
- Raulier, F., Pothier, D., Bernier, P.Y., 2003. Predicting the effect of thinning on growth of dense balsam fir stands using a process-based tree growth model. *Can. J. For. Res.* 33, 509–520.
- Raven, P.H., Eichhorn, S.E., Evert, R.F., 2007. Biologie végétale, 2e édition, De Boeck. ed. Bruxelles.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W., Buschena, C., 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct. Ecol.* 12, 327–338.
- Riopel, M., 2012. Étude de coupes avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM) 5 et 10 ans après traitement: probabilités de pertes, distribution de la régénération et probabilités d'insolation hivernale. Université Laval, Québec (Québec), Canada.
- Rossi, S., Tremblay, M.-J., Morin, H., Levasseur, V., 2009. Stand structure and dynamics of *Picea mariana* on the northern border of the natural closed boreal forest in Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.* 39, 2307–2318.
- Ruel, J.-C., Roy, V., Lussier, J.-M., Pothier, D., Meek, P., Fortin, D., 2007. Mise au point d'une sylviculture adaptée à la forêt boréale irrégulière. *For. Chron.* 83, 367–374.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9, 671–675.
- Schütz, J.-P., 2002. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75, 329–337.
- Schütz, J.-P., 2001. Opportunities and strategies of transforming regular forests to irregular forests. *For. Ecol. Manag.*, Transformation of Plantation Forests 151, 87–94.
- Schütz, J.-P., 1997. Sylviculture 2-La gestion des forêts irrégulières et mélangées, Coll. Gérer l'Environnement. Presses polytechniques et universitaires romandes.

- Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 353–391.
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S., Mosseler, A., others, 2009. Forest resilience, biodiversity, and climate change, in: A Synthesis of the Biodiversity/Resilience/Stability Relationship in Forest Ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series. p. 67.
- Thorpe, H.C., Thomas, S.C., 2007. Partial harvesting in the Canadian boreal: success will depend on stand dynamic responses. *For. Chron.* 83, 319–325.
- Thorpe, H.C., Thomas, S.C., Caspersen, J.P., 2007. Residual-tree growth responses to partial stand harvest in the black spruce (*Picea mariana*) boreal forest This article is one of a selection of papers published in the Special Forum IUFRO 1.05 Uneven-Aged Silvicultural Research Group Conference on Natural Disturbance-Based Silviculture: Managing for Complexity. *Can. J. For. Res.* 37, 1563–1571.
- Urban, S.T., Lieffers, V.J., MacDonald, S.E., 1994. Release in radial growth in the trunk and structural roots of white spruce as measured by dendrochronology. *Can. J. For. Res.* 24, 1550–1556.
- Vacek, S., Lepš, J., 1996. Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees. *J. Veg. Sci.* 7, 789–798.
- Valinger, E., 1992. Effects of thinning and nitrogen fertilization on stem growth and stem form of *Pinus sylvestris* trees. *Scand. J. For. Res.* 7, 219–228.
- Vincent, M., Krause, C., Zhang, S.Y., 2009. Radial growth response of black spruce roots and stems to commercial thinning in the boreal forest. *Forestry* 82, 557–571.
- Waldron, K., 2013. Dynamique du chablis en forêt boréale irrégulière et aménagement écosystémique. Université Laval.
- Weibull, W., 1951. A statistical distribution function of wide applicability. *J. Appl. Mech.* 18, 293–297.
- Youngblood, A.P., 1991. Radial growth after a shelterwood seed cut in a mature stand of white spruce in interior Alaska. *Can. J. For. Res.* 21, 410–413.
- Zeide, B., 2004. Optimal stand density: a solution. *Can. J. For. Res.* 34, 846–854.
- Zeide, B., 2001. Thinning and growth: a full turnaround. *J. For.* 99, 20–25.

