



Dynamisme et biodiversité des peuplements à dominance d'érables à sucre comme bases d'aménagement écosystémique

Rapport technique
préparé par

**Frédéric Doyon, ing. f., Ph.D.
Daniel Bouffard, M.Sc.**



pour

Éric Lavoie

**Coordonnateur GIR -
milieu forestier témiscamien**



Mars 2008

Équipe de réalisation de l'IQAFF*

Coordonnateur scientifique :

Frédéric Doyon, ing.f., Ph.D.

Équipe de rédaction :

Frédéric Doyon, ing.f., Ph.D.
Daniel Bouffard, M.Sc.

Équipe technique :

Régis Pouliot
Mélanie Demers
Nadia Bergeron

*IQAFF : Institut québécois d'Aménagement de la Forêt feuillue
58 Principale, Ripon, Québec, J0V 1V0.
Tél : 819-983-6589 ; Fax : 819-983-6588.
Courriel : iqaff@iqaff.qc.ca
Site internet : www.iqaff.qc.ca

Suggestion pour citation :

Doyon, F. et D. Bouffard. 2008. *Dynamisme et biodiversité des peuplements à dominance d'érables à sucre comme bases d'aménagement écosystémique.* Institut québécois d'Aménagement de la Forêt feuillue, Ripon, Québec. Rapport technique, 37 p.

Résumé

Le chablis est une perturbation qui peut exercer une influence prépondérante dans la dynamique du paysage forestier de la forêt feuillue. Au Québec, on connaît très peu le rôle que joue celui-ci sur le fonctionnement de l'écosystème, et encore moins lorsque s'en suit une coupe de récupération. Or, dans le cadre de la mise en place de l'aménagement écosystémique, une telle connaissance s'avère capitale. Par conséquent, un dispositif expérimental de suivi a été mis en place pour comprendre l'effet des chablis, et de la récupération des arbres renversés par le vent, sur la régénération des arbres, la biomasse morte et la dynamique des microsites générés par les creux-et-monticules. Pour ce faire, nous avons échantillonné 35 peuplements parmi lesquels 21 étaient situés dans une zone chablisée par de violents orages le 17 juillet 2006 (7 peuplements totalement chablisés, 7 peuplements totalement chablisés ayant fait l'objet d'une coupe de récupération et 7 peuplements non perturbés) alors que 14 autres étaient localisés dans une zone tout aussi sévèrement touchée mais cette fois-ci le 15 juillet 1983 (7 peuplements totalement chablisés et 7 peuplements non perturbés). Dans chaque peuplement, nous avons caractérisé les creux-et-monticules, mesuré et compté les chicots et les débris ligneux, évalué la matière organique ligneuse dans le sol et étudié la régénération établie sur les différents microsites du chablis de 1983. Nos résultats montrent que les chablis, via la création de creux-et-monticules, favorisent l'établissement et la survie juvénile de la régénération en bouleau jaune, en bouleau blanc et en cerisiers tardif et de Pennsylvanie. Après récupération, la récolte d'un arbre mort renversé par le vent force le monticule à réoccuper partiellement ou en totalité le creux, réduisant ainsi d'environ 75% la disponibilité en microsites favorables à ces espèces. En plus d'extraire une quantité considérable de bois mort, la récupération de la matière ligneuse élimine tous les chicots, réduisant ainsi le recrutement en débris ligneux qui s'en suit habituellement à presque rien, et ce pour une très longue période. Ces résultats suggèrent que la coupe de récupération après chablis court-circuite la succession naturelle et le cycle du bois mort. Dans le cadre d'une application de la gestion écosystémique, des recommandations pour émuler la dynamique des creux-et-monticules (à l'aide d'une préparation de terrain) et le cycle du bois mort (à l'aide de la rétention variable) sont suggérées. Cependant, compte tenu des contraintes économiques et de sécurité associées à l'application de celles-ci, une approche de conservation des zones chablisées à l'échelle du paysage pourrait constituer une avenue plus intéressante.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier spécialement Messieurs Patrick Crocker (Tembec) et Éric Lavoie (Coordonnateur GIR - milieu forestier témiscamien) pour leur aide technique, logistique et professionnel apporté en cours de projet. Nous tenons également à souligner le travail efficace et consciencieux de Mélanie Demers, Nadia Bergeron et Régis Pouliot lors de la réalisation des travaux d'inventaire. Enfin, la concrétisation de ce projet de recherche a été rendue possible grâce à l'appui financier de la Conférence régionale des élus de l'Abitibi-Témiscamingue via le Programme de participation régionale à la valorisation des forêts (PPRVF, activité III).

Table des matières

Résumé	ii
Remerciements.....	iii
Table des tableaux.....	v
Table des figures	vi
Introduction.....	1
Méthodologie	2
Zone d'étude	2
Caractérisation des évènements climatiques.....	2
Sites inventoriés	6
Inventaires réalisés	7
Inventaire des chicots	8
Inventaire des débris ligneux de forte dimension (= 15 cm)	8
Inventaire de la matière organique ligneuse dans le sol	9
Types et natures des microsites de germination.....	9
Caractérisation des creux-et-monticules.....	10
Établissement de la régénération après le chablis de 1983.....	10
Inventaire des gaules dans les creux.....	11
Inventaire des gaules sur les monticules.....	11
Inventaire des gaules sur les troncs	11
Inventaire des gaules sur le parterre forestier	11
Préparation des données	11
Analyses statistiques.....	12
Résultats	13
Discussion.....	24
Conclusions et implications pour l'aménagement	31
Références	34

Table des tableaux

Tableau 1. Caractéristiques des sites sélectionnés avant l'évènement perturbateur.	7
Tableau 2. Types d'inventaire réalisés selon l'historique de perturbations pour les différents sites sélectionnés.	8
Tableau 3. Pits-&-mounds statistics in 1983 and 2006-windthrown stands, 2006-windthrown-salvaged stands and 2006-control stands.	13
Tableau 4. Snag size, basal area and density in 2006-windthrown stands, 2006-windthrown-salvaged stands, 1983-windthrown stands and 1983 and 2006-control stands.	16
Tableau 5. Sapling mean occupation frequency according to microsite types 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.	19
Tableau 6. Anova table testing the effect of species and microsite types on mean sapling occupation frequency 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.	19
Tableau 7. Anova table testing the effect of species and microsite types on sapling size 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.	21
Tableau 8. Anova table testing the effect of species and microsite types on sapling establishment level position relative to forest floor 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.	22

Table des figures

Figure 1. Localisation du secteur d'étude (A) et des zones de chablis de 1983 et 2006 (B).	3
Figure 2. Localisation des sites sélectionnés dans le chablis de 2006.	4
Figure 3. Localisation des sites sélectionnés dans le chablis de 1983.	5
Figure 4. Dispositif expérimental mis en place au Témiscamingue pour l'étude de deux chablis, un récent et l'autre âgé de 24 ans.	9
Figure 5. Proportion of microsite types in 2006-windthrown stands, 2006-windthrown-salvaged stands and 2006-control stands.	14
Figure 6. Proportion of microsite natures in 2006-windthrown stands, 2006-windthrown-salvaged stands and 2006-control stands.	15
Figure 7. Small (15-29.9 cm) downed woody debris volume in 1983 and 2006-windthrown stands (CH), 2006-windthrown-salvaged stands (CR) and 1983 and 2006-control stands (T).	16
Figure 8. Large (30 cm and more) downed woody debris volume in 1983 and 2006-windthrown stands (CH), 2006-windthrown-salvaged stands (CR) and 1983 and 2006-control stands (T).	17
Figure 9. Total (15 cm and more) downed woody debris volume in 1983 and 2006-windthrown stands (CH), 2006-windthrown-salvaged stands (CR) and 1983 and 2006-control stands (T).	18
Figure 10. Ligneous organic matter incorporated in the first 20 cm of soil in 1983 and 2006-windthrown stands (CH) and 1983 and 2006-control stands (T).	18
Figure 11. Sapling mean occupation frequency by species and microsite types 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.	20
Figure 12. Sapling size (cm) by species and microsite types in tolerant hardwood stands 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.	21
Figure 13. Sapling establishment position (cm) by species and microsite types 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.	23

Introduction

Le chablis est une perturbation dite catastrophique qui exerce un rôle prépondérant dans la dynamique du paysage forestier de la forêt feuillue et mixte au Québec. En fait, les réponses du couvert végétal, face à ce type de perturbation naturelle, varient selon l'intensité des changements induits au niveau des microsites de germination (lits de germination), de l'apport de lumière, des nutriments et de l'eau dans le sol et des variations temporelles en ces ressources.

Au Québec, en forêt feuillue méridionale, on commence à reconnaître l'importance de ces perturbations catastrophiques pour le maintien des essences peu ou moyennement tolérantes ainsi que la biodiversité dans le paysage. Cependant, les connaissances sont encore très limitées en ce qui concerne la réponse des différents types de peuplement feuillus (particulièrement ceux où prédomine l'érable à sucre en combinaison avec d'autres essences feuillues tolérantes) et mixtes suite à un chablis. Prochainement, le ministère des Ressources naturelles du Québec aura à spécifier des directives d'aménagement qui seront basées sur la connaissance des régimes de perturbations. Afin de développer une sylviculture inspirée de la nature qui respecte la biodiversité, il devient alors nécessaire de mieux comprendre quel est le dynamisme des peuplements suite à ces perturbations.

De plus, suite à ces chablis catastrophiques, des plans de récupération de la matière ligneuse sont souvent mis en place. Cependant, très peu de connaissance existe sur les effets de la coupe de la récupération (Lindenmayer et Noss 2006), et encore moins en ce qui concerne la récupération des arbres après chablis (Foster et Orwig 2006). Voilà donc une raison supplémentaire pour mieux comprendre le rôle que joue ce type d'événement climatique sur le fonctionnement de l'écosystème, et par le fait même les conséquences de l'utilisation de la coupe de récupération. Suite à la réalisation de ce projet de recherche, une amélioration de notre compréhension de la direction successionnelle des érablières après chablis conséquent à une meilleure compréhension de la dynamique des microsites générés par les creux-et-monticules, du cycle de la biomasse morte, et de la régénération des surfaces perturbées permettra, nous l'espérons, l'éclosion d'idées novatrices sur des stratégies sylvicoles à adopter lors de la réalisation des prochains PGAF dans un approche de gestion écosystémique.

Méthodologie

Zone d'étude

La présente étude a été réalisée dans l'aire commune 081-22 de la région de l'Abitibi-Témiscamingue (Figure 1A). Cette région regroupe un vaste éventail de secteurs sévèrement touchés par un chablis récent (17 juillet 2006) ainsi que par un autre évènement de moindre étendue mais tout aussi perturbateur qui remonte au 15 juillet 1983 (Figure 1B). Parmi les 35 sites inventoriés en 2007 (Figures 2 et 3), 21 de ceux-ci se retrouvent dans la zone de chablis de 2006 qui elle-même est presque entièrement localisée dans l'unité de paysage régionale « Témiscamingue » (Robitaille et Saucier 1998). Cette unité de paysage, comprise dans une sous-région septentrionale du domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune (Saucier *et al.* 1998), est caractérisée au niveau du dépôt par la présence abondante d'un till indifférencié mince à épais non associé au relief, ainsi que par des affleurements rocheux sur les plus hauts sommets. Le relief, modérément accidenté avec une altitude moyenne de 311 m, est formé de collines aux sommets arrondis et aux versants de pente faible à moyenne où le substrat rocheux est de nature cristalline (Robitaille et Saucier 1998). La température et les précipitations annuelles moyennes observées dans cette unité de paysage sont comprises respectivement entre 2.5 et 5.0 °C et entre 800 et 900 mm (avec 25 % sous forme de neige), alors que la longueur de la saison de croissance se situe entre 170 et 180 jours. Selon Robitaille et Saucier (1998), la végétation potentielle des sites mésiques est l'érablière à bouleau jaune bien que, la bétulaie jaune à sapin et la sapinière à érable rouge y sont fréquemment observées.

Quant aux quatorze autres sites inventoriés, tous situés dans une zone de chablis vieille de 24 ans, ils sont localisés dans l'unité de paysage régionale du « Lac du pin blanc » (Robitaille et Saucier 1998). Cette unité diffère de la précédente par un relief peu accidenté où prédominent les coteaux aux sommets arrondis et aux versants en pentes douces. Le till indifférencié est également plus présent dans cette unité particulièrement celui de bonne épaisseur. Enfin, cette région est caractérisée par un climat plus frais et humide lequel favorise l'apparition presque à part égale de la bétulaie jaune à sapin avec l'érablière à bouleau jaune, et ce particulièrement en bas de pente.

Caractérisation des évènements climatiques

Des rafales d'orages ont balayé l'ouest de la province du Québec, particulièrement la région du Témiscamingue, au début de la soirée du 17 juillet 2006. Lors de cet évènement climatique, des vents de 80 à 120 km/h ont été observés à la station météorologique du

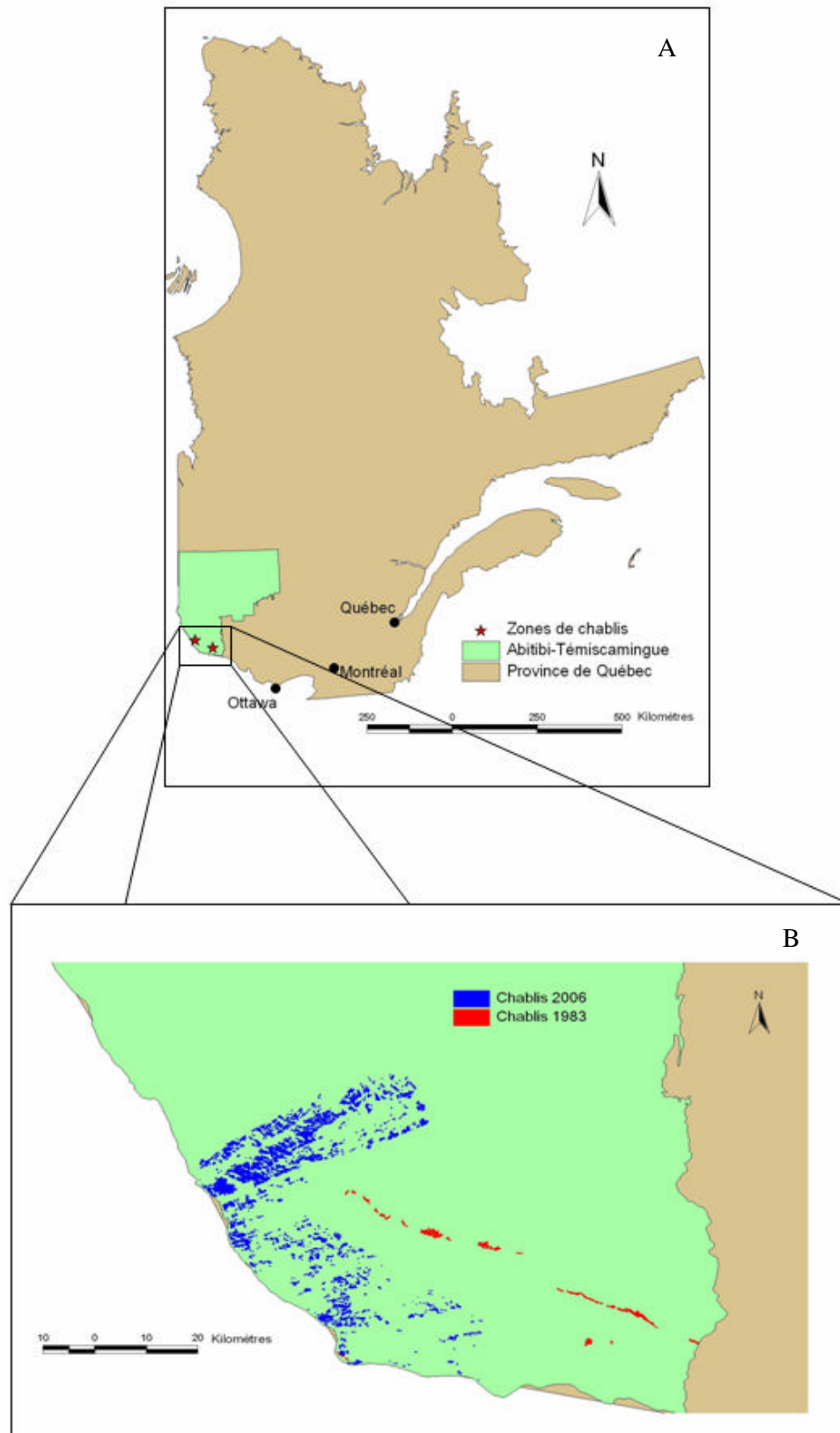


Figure 1. Localisation du secteur d'étude (A) et des zones de chablis de 1983 et 2006 (B).

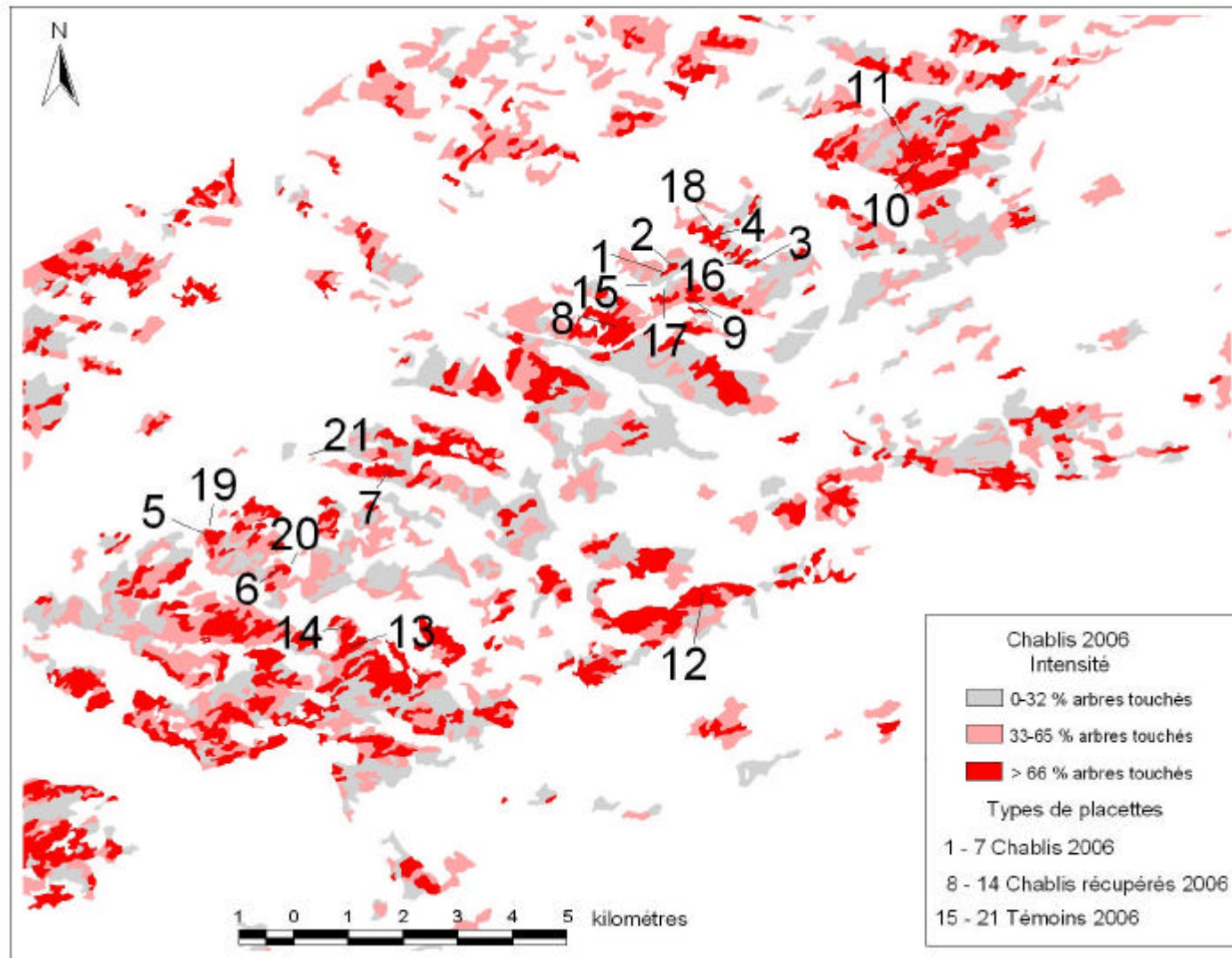


Figure 2. Localisation des sites sélectionnés dans le chablis de 2006.

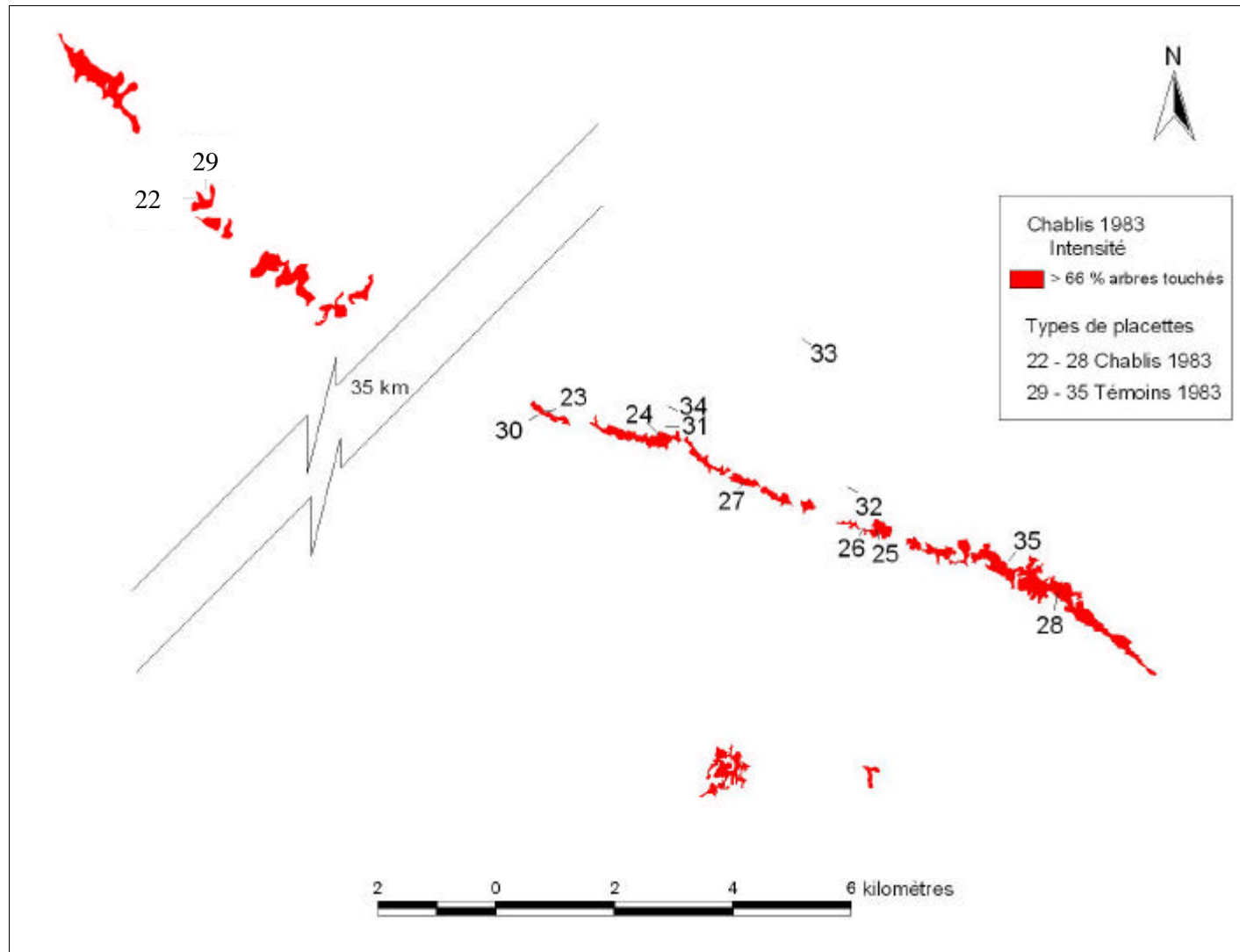


Figure 3. Localisation des sites sélectionnés dans le chablis de 1983.

barrage Témiscamingue toutefois, il est fort probable que des pointes de vent supérieures à ces valeurs se soient produites dans certaines vallées étroites ainsi que sur la rive est des grands plans d'eau. Plus de 7 600 hectares de forêts constitués surtout de peuplements mélangés ou feuillus ont été touchés par cette tempête dans l'aire commune 081-22. En fait, l'ampleur des dégâts de ce chablis de forme rectiligne dépasse celle d'évènements précédents et s'étend, à l'est de la rivière des Outaouais, sur environ 55 km du nord au sud et 45 km selon l'axe est-ouest. De cette superficie, 3 281 ha et 2 022 ha sont respectivement composés de peuplements dont les dégâts touchent entre 33 et 66% des tiges ou encore plus de 66% des arbres.

En ce qui concerne le chablis du 15 juillet 1983, il y a peu d'information disponible pour caractériser cet événement climatique (intensité de la tempête et étendue de l'ensemble des dégâts) étant donné l'isolement des secteurs touchés, l'absence de stations météorologiques à proximité et la récupération de la matière ligneuse sur certains sites où prédominait le bouleau jaune (attribution du code de coupe partielle comme événement perturbateur dans les bases de données du ministère des Ressources naturelles du Québec). En fait, la zone de chablis actuellement repérée s'étend du nord-ouest au sud-est sur une longueur de 75 km par 2 km de large. Suite à nos observations sur le terrain, nous sommes en mesure de confirmer que cette perturbation naturelle fut très sévère.

Sites inventoriés

Au début de l'été 2007, un grand nombre de peuplements composés majoritairement de feuillus tolérants où prédominait l'érable à sucre, et sévèrement touchés par le chablis de 2006, ont été visités. Ultérieurement, sept de ces érablières ont été sélectionnées (numéros 1 à 7 à la figure 2). De plus, sept autres érablières également très affectées par le passage de cette perturbation, mais où le bois a été récupéré, ont également été choisies (numéros 8 à 14 à la figure 2). Enfin, un nombre équivalent de zones témoins caractérisées par l'absence de perturbations naturelles majeures récentes ont été identifiées à proximité des emplacements précédents (numéros 15 à 21 à la figure 2). La sélection de ces 21 sites a été faite de manière à pouvoir paier dans la mesure du possible une zone de chablis avec une zone de chablis récupérée et un secteur témoin. Le Tableau 1 illustre les différentes caractéristiques des sites sélectionnés. De façon plus précise, les 21 sites choisis pour étudier le chablis de 2006 sont localisés dans la réserve Beauchene (9 sites) ainsi qu'entre les kilomètres 14 et 36 sur le chemin Maniwaki (12 sites). En ce qui concerne le chablis de 1983, une sélection de 14 secteurs a été réalisée dont la moitié est constituée de zones fortement perturbées (numéros 22 à 28 à la figure 3) et l'autre moitié d'emplacements témoins (numéros 29 à 35 à la figure 3). Au même titre que pour l'étude du chablis de 2006, un pairage a été réalisé dans la mesure du possible entre les sites témoins et les

secteurs fortement perturbés par le chablis. Les sites choisis pour l'étude du chablis de 1983 sont majoritairement localisés dans la région du lac des Six Miles.

Tableau 1. Caractéristiques des sites sélectionnés avant l'évènement perturbateur.

No. site	Groupe d'essences	Âge	Densité	Hauteur	Pente	Dépôt
Sites de chablis 2006						
1	ERBJ	VIN	C	2	D	R
2	ER	120-50	C	2	D	R
3	ERBJ	120	B	1	D	1AR
4	ERBJ	120	B	1	C	R
5	ERBJ	VIN	B	2	E	R
6	ERBJ	VIN	A	2	D	R
7	ERBJ	120-50	C	2	D	R
Sites de chablis récupérés 2006						
8	ERR	JIN	B	2	E	1AR
9	ERBJ	VIN	C	1	D	1AR
10	ER	VIN	C	1	D	1AR
11	ER	VIN	C	1	D	1AR
12	ER	VIN	D	1	D	1AR
13	ERBJ	VIN	B	2	B	1AR
14	ERBJ	VIN	B	2	B	R
Sites témoins 2006						
15	ERBJ	VIN	C	1	C	1AR
16	ERBJ	VIN	C	1	D	1AR
17	ERBJ	120	B	1	D	1AR
18	ERBJ	120	B	1	C	R
19	ERBJ	VIN	B	2	C	1AR
20	ERBJ	VIN	A	2	D	R
21	ERBJ	120-50	C	2	D	R
Sites de chablis 1983						
22	ER	90	A	2	C	R
23	ER	120	B	1	C	1AR
24	ER	120	A	2	C	1A
25	ER	120	B	2	C	1AR
26	ER	120	B	2	C	1AR
27	ER	120	A	2	D	R
28	ERFT	120	A	2	C	1AR
Sites témoins 1983						
29	ERBJ	JIB	C	2	D	R
30	ERR	90-30	C	2	D	1AR
31	ER	VIN	B	1	D	1AR
32	ERBJ	VIN	B	1	C	1AR
33	ER	VIN	B	1	C	1AR
34	ER	120-30	B	1	D	1AR
35	ERBJ	VIN	B	1	D	R

Inventaires réalisés

La nature des données récoltées dans le présent dispositif expérimental est fonction de l'historique de perturbations de chaque site sélectionné. Ainsi, il est illustré au tableau 2 la synthèse des différents inventaires effectués par historique de perturbations.

Tableau 2. Types d'inventaire réalisés selon l'historique de perturbations pour les différents sites sélectionnés.

Types d'inventaire réalisés	Historique de perturbations				
	Chablis 2006	Chablis récupéré 2006	Témoin 2006	Chablis 1983	Témoin 1983
Chicots	x	x	x	x	x
Débris ligneux de forte dimension (= 15 cm)	x	x	x	x	x
Matière organique ligneuse dans le sol	x		x	x	x
Types et natures des microsites	x	x	x		
Creux-et-monticules	x	x	x	x	
Établissement de la régénération				x	

Inventaire des chicots

Un inventaire des chicots a été mené dans chacun des sept sites identifiés pour chaque historique de perturbations étudié (sites témoins en 1983 et 2006, sites de chablis en 1983 et 2006 ainsi que sites de chablis récupérés en 2006). Cet inventaire a d'abord consisté à dénombrer à l'intérieur du dispositif d'échantillonnage (20 x 20 m) (Figure 4) les tiges mortes ou en voie de mourir (avec moins de 10% de cime vivante) qui avaient plus de deux mètres de hauteur et dont le tronc formait un angle supérieur à 45° degrés avec le sol. Pour chaque chicot repéré, l'essence, le DHP, la hauteur, l'état de décomposition (Doyon *et al.* 2005) et le positionnement dans le dispositif ont été notés.

Inventaire des débris ligneux de forte dimension (= 15 cm)

L'inventaire des débris ligneux de forte dimension a également été mené dans chacun des sept sites identifiés pour chaque historique de perturbations étudié (Tableau 2). Cet inventaire a été réalisé selon la technique d'interception le long d'une ligne d'inventaire (line intercept method) (Clark *et al.* 1998) qui correspond, dans ce cas-ci, au périmètre d'un triangle isocèle de 30 m de côté (Figure 4). Tous les débris d'un diamètre égal ou supérieur à 15 cm interceptant à un moment ou un autre la ligne d'inventaire ont été répertoriés et les mesures suivantes prises : essence, diamètre au point de rencontre de la ligne d'inventaire, état de décomposition (Doyon *et al.* 2005), émergence et positionnement dans le dispositif. L'évaluation de l'émergence consistait à déterminer quelle était la proportion du débris ligneux se retrouvant à l'extérieur du sol. Les classes utilisées pour caractériser ce paramètre ont été celles-ci : moins de 25% d'émergence, de 25 à moins de 50%, de 50 à moins de 75%, de 75 à moins de 100% et 100%.

Inventaire de la matière organique ligneuse dans le sol

Un inventaire de la matière organique ligneuse dans le sol et les horizons LFH a été effectué pour tous les historiques de perturbations à l'exception des sites de chablis récupérés en 2006 (Tableau 2). Six tranchées de 2 m de longueur et de 20 cm de profondeur ont été creusées à l'intérieur du dispositif expérimental (Figure 4). Dans chacune de ces tranchées, le contenu en matière organique ligneuse a été évalué le long d'une ligne de 20 cm de hauteur à dix endroits différents. L'épaisseur des différents morceaux de matière organique ligneuse rencontrés sur une même ligne a été évaluée et les différentes mesures prises additionnées afin d'obtenir une valeur unique par ligne.

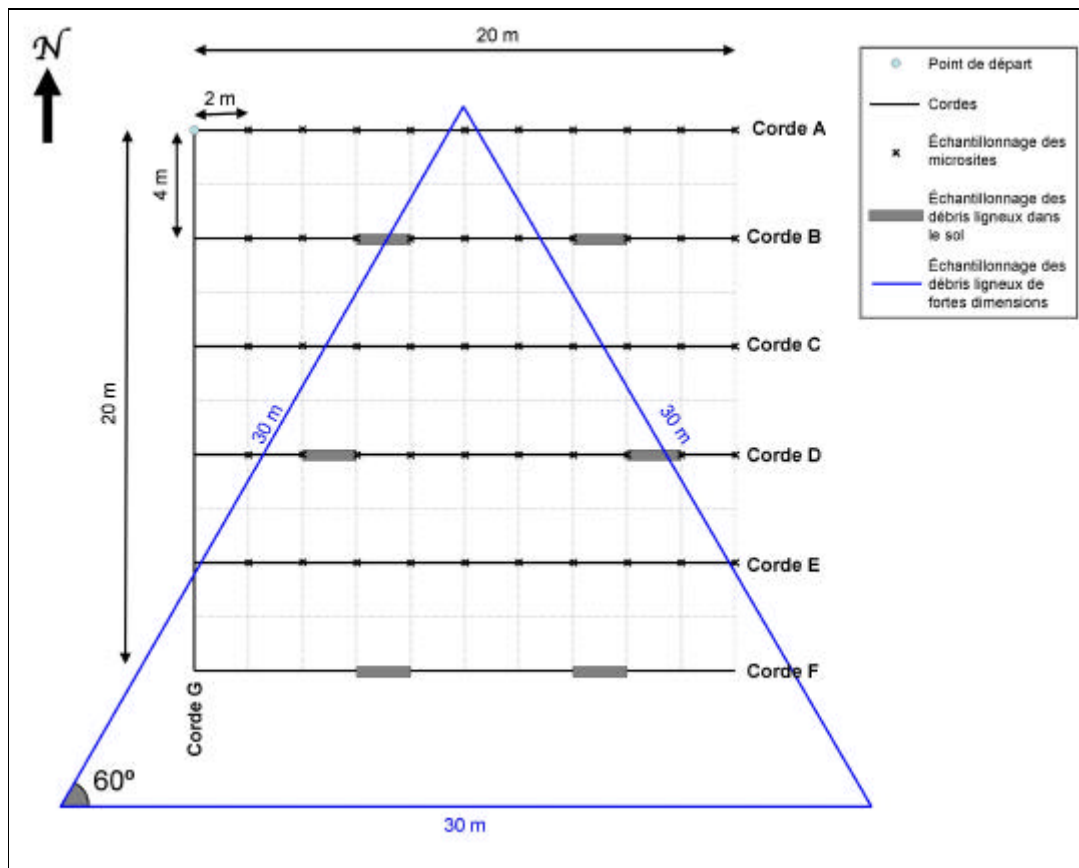


Figure 4. Dispositif expérimental mis en place au Témiscamingue pour l'étude de deux chablis, un récent et l'autre âgé de 24 ans.

Types et natures des microsites de germination

La disponibilité des différents microsites de germination a été étudiée uniquement dans les sites liés au chablis de 2006 (témoin, chablis et chablis récupéré) puisque ceux de 1983, de

part l'ancienneté de l'évènement perturbateur, ne présentaient qu'une très faible variabilité à ce niveau (Tableau 2). Le parterre forestier a été évalué à 50 endroits différents dans le dispositif expérimental (Figure 4). En fait, on retrouvait 10 points d'échantillonnage sur chacune des cordes A, B, C, D, et E, tous distants les uns des autres de 2 m (Figure 4). La caractérisation de chaque microsite s'est fait en deux phases, d'abord une identification grossière du microsite (type) suivi de la détermination de la nature propre du microsite (nature). Les catégories utilisées pour définir le type de microsite furent les suivantes : monticule, creux, tronc, débris ligneux, parterre forestier, souche et autres. Quant à la nature du microsite, la litière, l'humus perturbé, l'humus minéral, le sol minéral, le bois en décomposition, le bois non décomposé et la roche furent les termes employés pour caractériser ce paramètre.

Caractérisation des creux-et-monticules

Un inventaire des creux-et-monticules présents à l'intérieur du dispositif expérimental (20 x 20 m) a été réalisé dans chacun des sept secteurs identifiés pour les historiques de perturbation suivants : sites témoins en 2006, sites de chablis en 1983 et 2006 ainsi que sites de chablis récupérés en 2006. Pour chacune des tiges renversées lors de l'évènement de 2006, la largeur et la longueur maximales des creux ainsi que la hauteur maximale des monticules créés ont été évaluées. L'essence de la tige renversée lors de la création du creux-et-monticule, l'angle de cette tige par rapport au sol (jusqu'à concurrence de 90 degrés) ainsi que son DHS et son positionnement dans le dispositif ont également été notés. De plus, la largeur et la longueur des monticules furent prises dans les sites de chablis récupérés afin de mieux cerner l'effet post-perturbation de la récolte de la matière ligneuse sur la taille des creux-et-monticules. En ce qui concerne les sites de chablis de 1983, uniquement la largeur, la longueur et la hauteur des différents monticules présents ont été mesurées étant donnée la taille des creux avait fortement diminuée suite à l'accumulation de matière organique et/ou minérale dans ces derniers. Sur ces mêmes sites de chablis, certains creux-et-monticules situés à l'extérieur du dispositif (20 x 20 m) ont également été mesurés afin d'obtenir dix unités expérimentales par site comportant un tronc au sol d'une longueur minimale de 3 m, critère nécessaire à l'évaluation de l'établissement de la régénération sur débris ligneux 24 ans après perturbation.

Établissement de la régénération après le chablis de 1983

Dans chacun des sites choisis, dix creux-et-monticules avec un tronc au sol d'une longueur minimale de 3 m ont été sélectionnés de façon aléatoire. Par la suite, un inventaire des gaules (1 à 9 cm) a été mené à la fois dans le creux, sur le monticule, sur le tronc au sol

ainsi que sur le parterre forestier avoisinant. Il est important de mentionner que la surface inventoriée au niveau du parterre forestier correspondait à celle du creux.

Inventaire des gaules dans les creux

L'essence, le DHP, la position dans le creux ainsi que la profondeur par rapport au parterre forestier sont les paramètres qui ont été évalués pour chacune des gaules présentes dans les creux. Les zones concentriques suivantes ont été utilisées pour définir le positionnement des gaules dans les creux : 1) le tiers extérieur du creux en contact avec le parterre forestier, 2) la surface de transition située entre la première zone et le centre du creux, et 3) le centre du creux.

Inventaire des gaules sur les monticules

L'essence, le DHP, la position sur le monticule ainsi que la hauteur par rapport au parterre forestier sont les paramètres qui ont été évalués pour chacune des gaules présentes sur les monticules. Les zones utilisées pour définir le positionnement des gaules sur les monticules étaient les suivantes : 1) la surface du côté creux, 2) la surface du côté tronc et 3) la crête du monticule.

Inventaire des gaules sur les troncs

L'essence et le DHP sont les seules caractéristiques qui ont été évaluées chez les gaules établies sur les troncs. Pour permettre le calcul éventuel de la surface d'établissement du microsite que représente chaque tronc inventorié, le diamètre à hauteur de souche et le diamètre au fin bout furent évalués.

Inventaire des gaules sur le parterre forestier

L'essence et le DHP sont les seules caractéristiques qui ont été évaluées chez les gaules présentes au niveau du parterre forestier, et ce sur une superficie équivalente à celle du creux. De plus, la zone inventoriée était localisée au minimum à un mètre du creux en droite ligne et à l'opposé de la direction du tronc.

Préparation des données

La surface des creux et des monticules ont été calculées à partir de la formule pour une ellipse (πab) où a et b représentent respectivement la longueur et la largeur des creux ou des monticules. Plus précisément, la longueur et la largeur des creux ont été utilisées pour les sites de chablis et les zones témoins de 2006, alors que la longueur et la largeur des

monticules ont servi pour les zones de chablis récupérés en 2006 et les sites de chablis plus anciens (1983). De plus, la surface des creux a aussi été calculée dans les zones récupérées de 2006. Les microsites de germination ont été compilés en fonction du type et de la nature de ceux-ci et par la suite leur représentativité exprimée sous la forme de pourcentages. Les diamètres des débris ligneux rencontrés le long de la ligne d'interception ont quant à eux été compilés en deux classes : 15.0 à 29.9 cm et 30.0 cm et plus. L'estimation du volume des débris ligneux a été réalisée à partir de la méthode de Van Wagner (1982).

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de la version 14.0 du logiciel SPSS pour Windows (SPSS Inc. 2005). Des analyses de variance ont été utilisées pour vérifier les différences entre les traitements au niveau du nombre et de la surface des creux-et-monticules ainsi que de la hauteur moyenne des monticules. En présence d'analyses de variance significatives, les comparaisons de moyennes ont été effectuées à l'aide du test de Scheffé. Par ailleurs, la différence dans la composition des microsites (types ou natures) a été testée par analyse de variance multivariée à l'aide de la statistique de la trace d'Hottelling.

Enfin, une analyse de variance a été utilisée pour vérifier les effets principaux "Espèces" et "Microsites" ainsi que l'interaction entre ces deux facteurs sur la fréquence d'occupation des gaules des cinq essences les plus présentes (*Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, *Betula alleghaniensis*, *Betula papyrifera* et *Prunus spp.* (*Prunus serotina* et *Prunus pennsylvanica* ayant été regroupés)). Cette analyse a également été appliquée à l'effet du "Type de microsite" sur la dimension des gaules.

Results

The number of pits&mounds is significantly different among the treatments ($F=28.0$, $P<0.001$). We observed no difference between 1983 and 2006-windthrown stands and the 2006-windthrown-salvaged stands (around 200 pits&mounds ha^{-1}) but the 2006-control stands had significantly less pits&mounds (32 pits&mounds ha^{-1}) than the other treatments (Table 3). Average mound height was also different among treatments ($F=12.6$, $P<0.001$). The average mound height in the 2006-windthrown stands was at least twice as high as any other treatment (Table 3). The comparison of the area covered by the pits in the 2006-windthrown, 2006-windthrown-salvaged, 2006-control stands and the area covered by the mounds in the 1983-windthrown stands was different among treatments ($F=44.1$, $P<0.001$). The area covered by the mounds in the 1983-windthrown stands was close to 500 m^2/ha and was equivalent to the area covered by the pits in 2006-windthrown stands (Table 3). The area covered by the pits was about five times less important in the 2006-windthrown-salvaged stands than in the 1983 and 2006-windthrown stands. However, the area of the mounds returning into their pit after salvaging the windthrown trees in stands of this treatment (331 m^2/ha), although lower, is not significantly different to what is observed in the 1983 and 2006-windthrown stands (Table 3). We do not see any difference in the size of the P&M-maker among the treatments ($F=0.2$, $P=0.879$). The size of the trees generating the pits&mounds is around 32 cm (Table 3). However, the angle of the P&M-maker with the forest floor is very distinct among treatments ($F=24.7$, $P<0.001$). After salvaging, many P&M-maker stump are taking partly their position back, keeping an important tilt (37.0°) (Table 3). Inversely, with no salvaging, the P&M-maker stumps were all lying on the ground ($\text{angle}_{1983\text{-windthrow}}=0.0^\circ$) or slightly overhanging over the forest floor ($\text{angle}_{2006\text{-windthrow}}=9.5^\circ$, $\text{angle}_{2006\text{-control}}=6.0^\circ$).

Table 3. Pits-&-mounds statistics in 1983 and 2006-windthrown stands, 2006-windthrown-salvaged stands and 2006-control stands.

	Treatment	1983-windthrow	2006-windthrow	2006-salvage	2006-control
N		7	7	7	7 ¹
Number of pit&mound (ha^{-1})	Mean	239.3 ^{a2}	221.4 ^a	189.3 ^a	45.0 ^b
	St. Dev.	59.3	56.7	34.9	27.4
Average mound height (cm)	Mean	70.5 ^a	136.5 ^b	55.0 ^a	63.3 ^a
	St. Dev.	13.3	17.5	18.5	54.8
Pit area (m^2/ha)	Mean		493.0 ^a	116.2 ^b	28.7 ^b
	St. Dev.		165.5	71.1	41.2
Mound area (m^2/ha)	Mean	490.7 ^{a3}		330.9	48.2
	St. Dev.	71.9		189.2	31
Mean P&M-maker stump diameter (cm)	Mean	32.4	33.0	29.6	34.5
	St. Dev.	3.2	6.8	5.9	22.1
Mean P&M-maker angle (degrees)	Mean	0.0 ^a	9.5 ^a	37.0 ^b	6.0 ^a
	St. Dev.	0.0	4.8	11.5	13.4

¹n=5 for pits&mounds statistics since two plots in the 2006-control treatment did not have any pit&mound.

²Significantly different means are distinguished by different letters. ³1983-windthrow mound area was compared with the pit area of the other treatment. See methods for explanations.

Composition in microsite types was significantly different among the treatment ($H=2.5$, $P=0.028$). More microsities are pits or mounds in the 2006-windthrown-salvaged or 2006-windthrown stands than in the 2006-control stands and more microsities are downed woody debris (DWD) in the 2006-salvaged stands than in the two other treatments. The forest floor microsite, which is the most common type present in all treatments, was more frequent in the 2006-control stands than in the two other treatments (Figure 5).

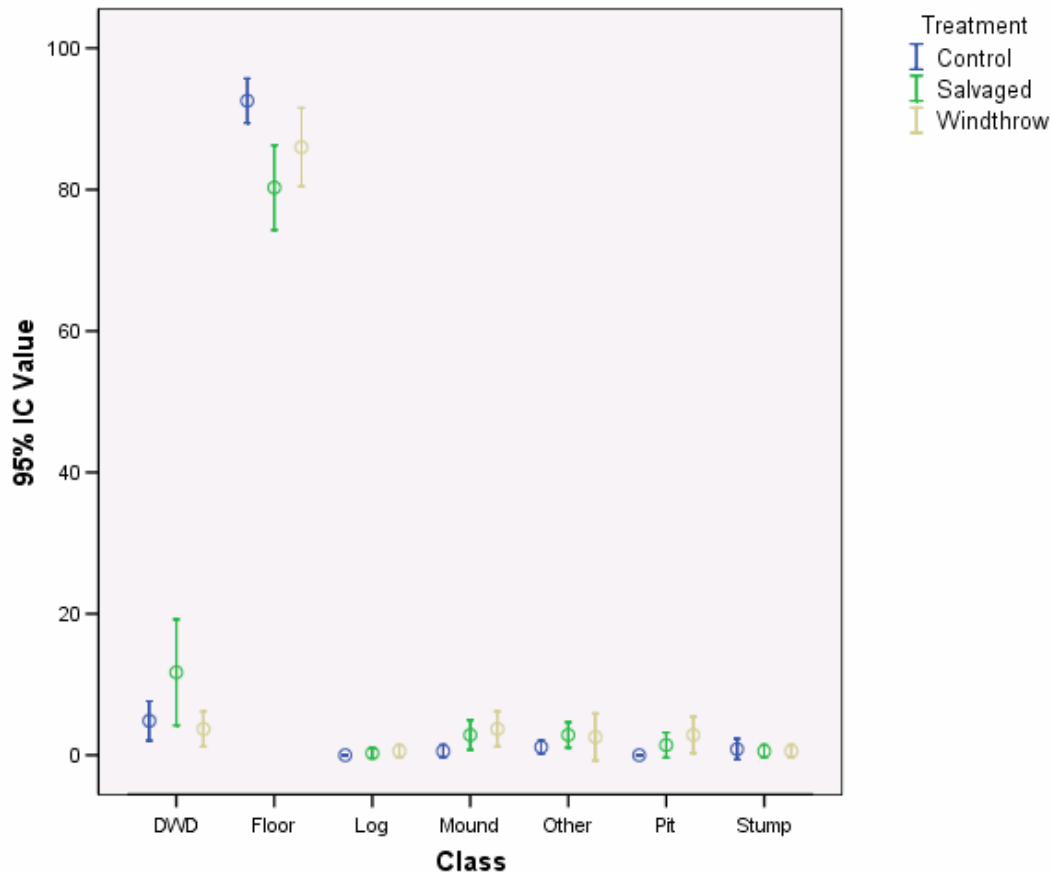


Figure 5. Proportion of microsite types in 2006-windthrown stands, 2006-windthrown-salvaged stands and 2006-control stands.

Composition in microsite natures was significantly different among the treatment of 2006 ($H=11.4$, $P<0.001$). In the 2006-windthrown-salvaged stands, the difference in microsite nature was mostly expressed by more microsities composed of non-decayed wood, of humus/mineral mixed, of disturbed humus, and of mineral soil than in the two other treatments (Figure 6). Moreover, microsities composed of duff were more important in the 2006-control stands than in the two other treatments, and more important in the 2006-windthrown stands than in the 2006-windthrown-salvaged stands. For many observation

points, log of windthrown trees were overshadowing the microsites, although not touching the soil. Microsites overlaid by trees were more abundant in the 2006-windthrown stands (13.4%, StDev:7.2%) than in the 2006-windthrown-salvaged stands (7.1%, StDev:6.7%) and the 2006-control stands (1.4%, StDev:1.0%). However, the difference was significant only between the 2006-windthrown stands and the 2006-control stands ($F=7.7$, $P<0.004$).

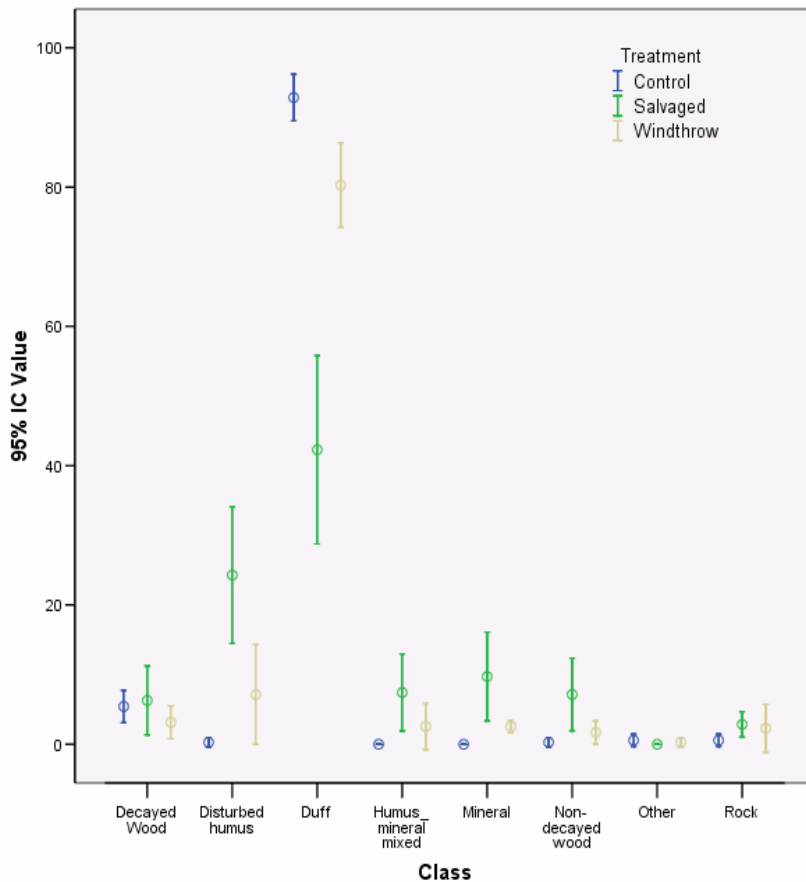


Figure 6. Proportion of microsite natures in 2006-windthrown stands, 2006-windthrown-salvaged stands and 2006-control stands.

Snag size, basal area and density are significantly different among combinations of year and treatment ($F=5.6$, $P=0.002$; $F=7.2$, $P<0.001$; $F=10.2$, $P<0.001$, respectively). Snag size, basal area and density was the highest in the 2006-windthrown stands while no snag at all was observed in the 2006-windthrown-salvaged stands (Table 4). Twenty-four years after the 1983 windthrow, snag size, basal area and density were not different from what is observed in 1983 and 2006-control stands.

The estimation of the volume of small woody debris (15-29.9 cm) is different among the combinations of year and treatment ($F=8.1$, $P<0.001$). Pots-hoc test shows that the 1983 and 2006-windthrown stands and the 2006-windthrown-salvaged stands have about three times more small downed woody debris than 1983 and 2006-control stands (Figure 7).

Table 4. Snag size, basal area and density in 2006-windthrown stands, 2006-windthrown-salvaged stands, 1983-windthrown stands and 1983 and 2006-control stands.

Year	Treatment	N	Snag DBH ¹ (cm)		Snag basal area (m ² ha ⁻¹)		Snag density (ha ⁻¹)	
			Mean	St. Dev.	Mean	St. Dev.	Mean	St. Dev.
1983	Windthrow	7	14.9 ^{ab2}	18.6	1.02 ^a	1.29	10.7 ^{ab}	13.4
1983	Control	7	28.3 ^b	12.9	4.49 ^{ab}	2.49	50.0 ^{bc}	25.0
2006	Windthrow	7	35.9 ^b	19.5	11.28 ^b	9.75	75.0 ^c	50.0
2006	Salvaged	7	0.0 ^a	0.0	0.00 ^a	0.00	0.0 ^a	0.0
2006	Control	7	13.0 ^{ab}	18.0	0.88 ^a	1.52	10.7 ^{ab}	13.4

¹Diameter at breast height (1.3 m).

²Significantly different means are distinguished by different letters.

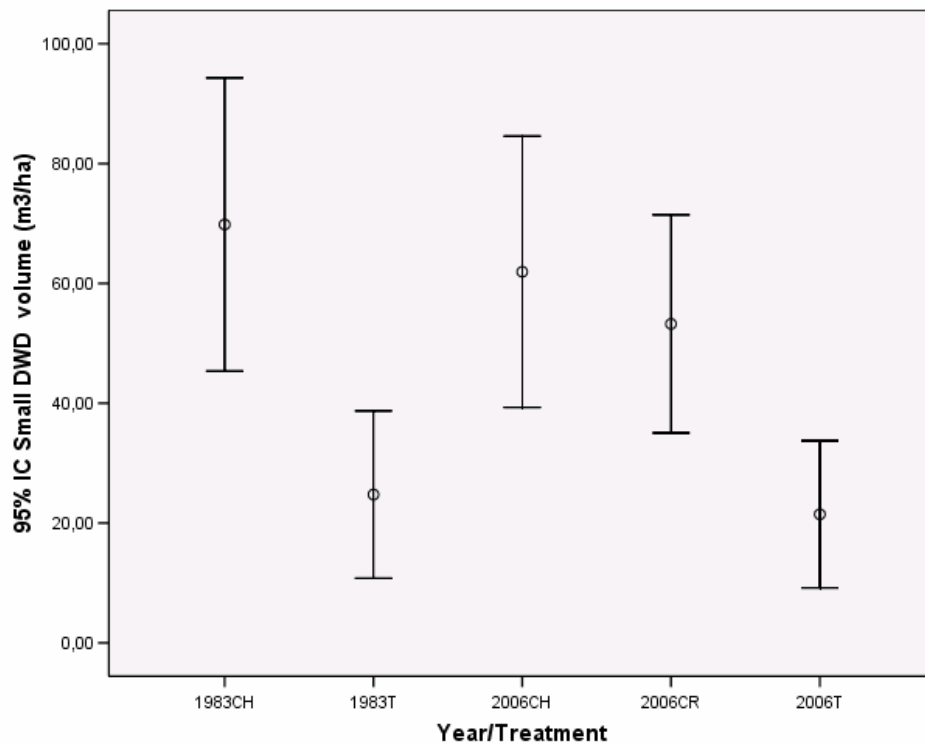


Figure 7. Small (15-29.9 cm) downed woody debris volume in 1983 and 2006-windthrown stands (CH), 2006-windthrown-salvaged stands (CR) and 1983 and 2006-control stands (T).

Although large downed woody debris are in average at least twice as important in the 2006-windthrown stands ($133 \text{ m}^3/\text{ha}$) as in the other treatments (Figure 8), we did not find a significant difference among the year/treatment combinations ($F=2.4$, $P=0.071$) because of the important variability in large DWD volume after the recent windthrow. When small and large DWD are combined, we observed a significant difference between the treatments, mostly due to the difference between the 2006-windthrown stands and 1983 and 2006-control stands ($F=4.614$, $P=0.005$). Indeed, we observed $195 \text{ m}^3/\text{ha}$ of DWD in the 2006-windthrown stands while only 64 and $74 \text{ m}^3/\text{ha}$ of DWD were present in the 1983 and 2006-control stands respectively (Figure 9). The 2006-windthrown and 2006-windthrown-salvaged stands ($128 \text{ m}^3/\text{ha}$) and 1983-windthrown stands ($140 \text{ m}^3/\text{ha}$) did not differ from the other treatments.

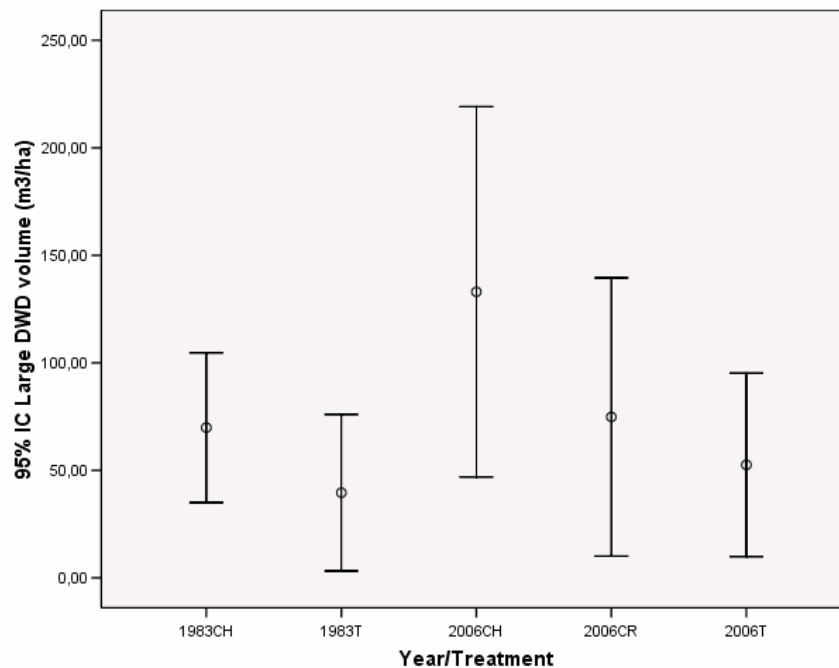


Figure 8. Large (30 cm and more) downed woody debris volume in 1983 and 2006-windthrown stands (CH), 2006-windthrown-salvaged stands (CR) and 1983 and 2006-control stands (T).

The abundance of ligneous organic matter from the downed woody debris incorporated in the first 20 cm of the soil was different among treatment ($F=3.4$, $P=0.035$, $n=28$). We observed more ligneous organic matter from the downed woody debris incorporated in the first 20 cm of the soil in the 1983-windthrown stands ($65.4 \text{ cm}^2/\text{m}$) than in the 2006-windthrown stands ($10.7 \text{ cm}^2/\text{m}$) and the 2006-control stands ($14.7 \text{ cm}^2/\text{m}$) (Figure 10).

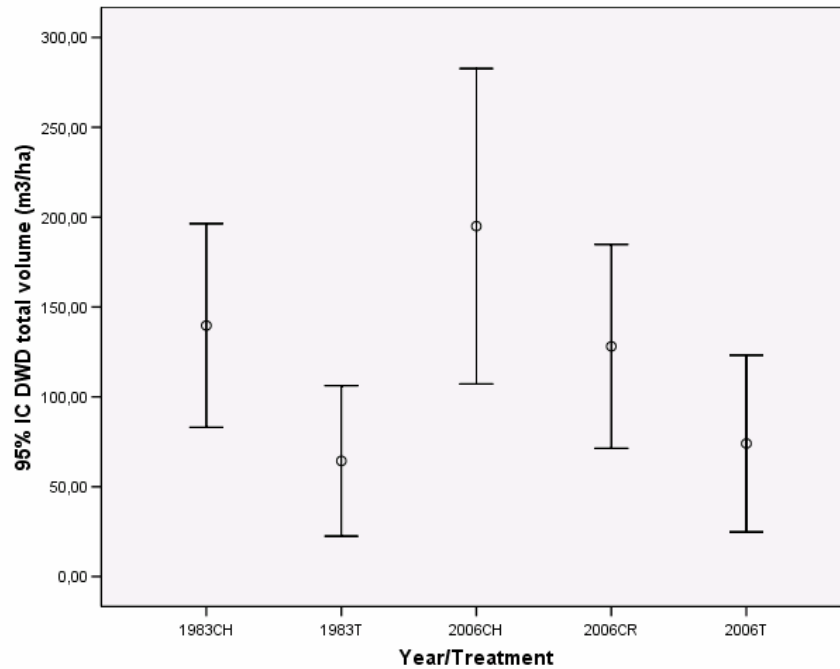


Figure 9. Total (15 cm and more) downed woody debris volume in 1983 and 2006-windthrown stands (CH), 2006-windthrown-salvaged stands (CR) and 1983 and 2006-control stands (T).

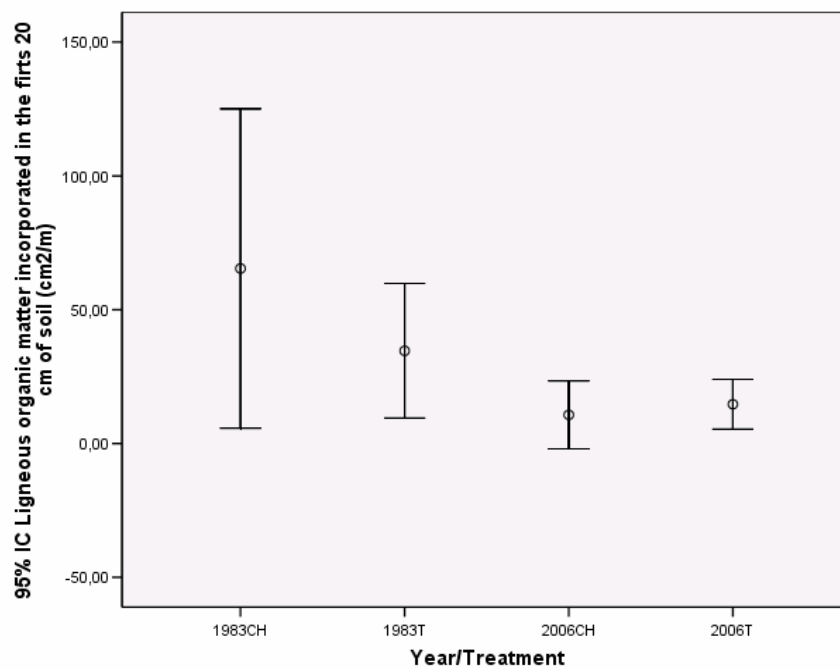


Figure 10. Ligneous organic matter incorporated in the first 20 cm of soil in 1983 and 2006-windthrown stands (CH) and 1983 and 2006-control stands (T).

Twenty-four years after the 1983 windthrow, many different species have been colonizing the stands, resulting in a high diversity of sapling (Table 5). The sapling community is dominated by sugar maple and yellow birch, accompanied by American beech, cherries (mostly pin cherry) and white birch. However, mean sapling occupation frequency greatly differed between species, microsite types and with the interaction between these two factors (Table 6).

Table 5. Sapling mean occupation frequency according to microsite types 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.

Species	Pit			Mound		Forest floor		Log		Total	
	N ¹	Mean ²	St. Dev.	Mean	St. Dev.	Mean	St. Dev.	Mean	St. Dev.	Mean	St. Dev.
American beech ^{c3}	30	0.86	1.46	0.00	0.00	2.14	2.67	0	NA	3.00	4.08
Balsam fir	7	0.29	0.76	0.00	0.00	0.43	0.79	0	NA	0.71	1.50
Cherry spp. ^{bc}	47	0.86	1.46	3.43	2.37	0.43	0.53	0	NA	4.71	3.77
Hophornbeam	7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.86	1.21	0	NA	0.86	1.21
Largetooth aspen	3	0.00	0.00	0.14	0.38	0.29	0.76	0	NA	0.43	0.79
Red maple	5	0.00	0.00	0.14	0.38	0.43	0.79	0	NA	0.57	0.98
Red oak	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.38	0	NA	0.14	0.38
Striped maple	6	0.14	0.38	0.00	0.00	0.71	0.76	0	NA	0.86	0.90
Sugar maple ^a	121	2.14	1.46	0.14	0.38	6.29	1.98	0	NA	8.57	3.41
White birch ^c	23	0.14	0.38	1.71	3.25	0.14	0.38	0	NA	2.00	3.61
White spruce	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.35	0	NA	0.13	0.35
Yellow birch ^{ab}	97	0.57	1.51	5.29	2.81	0.86	0.69	0	NA	6.71	3.77
Diversity index ⁴		1.58		1.17		1.74		0		1.91	

¹Total number of saplings sampled in the seven plots.

²Over ten randomly selected microsities in the stand.

³Significantly different means are distinguished by different letters for the species, the microsite types and the interaction between the two factors. This analysis used only the five most frequent species.

⁴Shannon-Wiever diversity index = $-\text{SpLog}(p_i)$.

Table 6. Anova table testing the effect of species¹ and microsite types on mean sapling occupation frequency 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.

Source	Sum of squares (Type III)	df	Mean squares	F	P	Observed power ²
Corrected Model	367.1 ³	14	26.2	8.7	0.000	1.000
Constant	291.7	1	291.7	97.1	0.000	1.000
Species	67.1	4	16.8	5.6	0.000	0.970
Microsite	30.1	2	15.0	5.0	0.011	0.801
Species * Microsite	269.8	8	33.7	11.2	0.000	1.000
Error	270.3	90	3.0			
Total	929.0	105				
Total corrected	637.3	104				

¹Only frequent species were used: American beech, Cherry spp., sugar maple, white birch and yellow birch.

²Using alpha = 0.05.

³R² = 0.576 (R² adjusted= 0.510)

Sapling mean occupation frequency was the highest for the sugar maple and the yellow birch (Table 5 and figure 11). Saplings were more frequently observed at least two times more on mound and on the forest floor than in the pit. However, the dominant species were not evenly distributed among the microsite types (significant interaction effect, Table 6 and figure 11). Yellow birch, white birch and cherries were significantly more often observed on mound (hereafter called mound-friendly species) than on the two other microsite types (barely not significant for white birch $P=0.067$). On the other hand, sugar maple and American beech were almost absent from the mound, sometimes in the pit but mostly present on the forest floor (Figure 11). Although mounds have a lower diversity in sapling species, because they harbour specialised colonists, they do significantly contribute to the overall diversity in sapling species in the stand (Table 5).

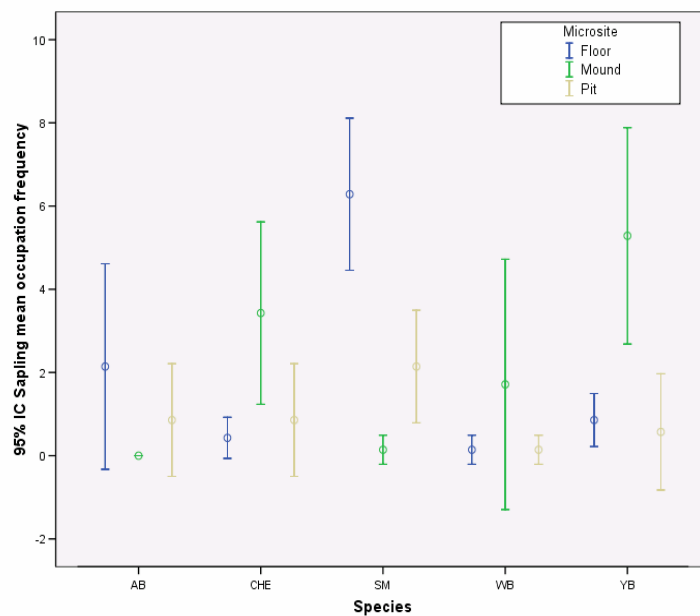


Figure 11. Sapling mean occupation frequency by species and microsite types 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands (AB = American beech, CHE = Cherry spp., SM = sugar maple, WB = white birch and YB = yellow birch).

Sapling size was significantly different among species, but not among microsite types nor among the interaction between species and microsite types (Tableau 7). Cherry spp. saplings DBH (9.6 cm) were significantly larger than all the other species except white birch (8.1 cm) while yellow birch sapling DBH (6.8 cm) was larger than sugar maple (4.7 cm) and American beech (4.1 cm). For the interaction effect, an interesting tendency can be observed

for the yellow birch, as we observe greater size when established on the mound and in the pit than on the forest floor (Figure 12).

Table 7. Anova table testing the effect of species¹ and microsite types on sapling size 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.

Source	Sum of squares (Type III)	df	Mean squares	F	P	Observed power ²
Corrected Model	1469.5 ³	13	113.0	7.4	0.000	1.000
Constant	2739.3	1	2739.3	178.1	0.000	1.000
Species	264.5	4	66.1	4.3	0.002	0.928
Microsite	48.7	2	24.4	1.6	0.207	0.335
Species * Microsite	193.1	7	27.6	1.8	0.088	0.722
Error	4644.0	302	15.4			
Total	17828.0	316				
Total corrected	6113.5	315				

¹Only frequent species were used: American beech, Cherry spp., sugar maple, white birch and yellow birch.

²Using alpha = 0.05. ³R² = 0.240 (R² adjusted= 0.208)

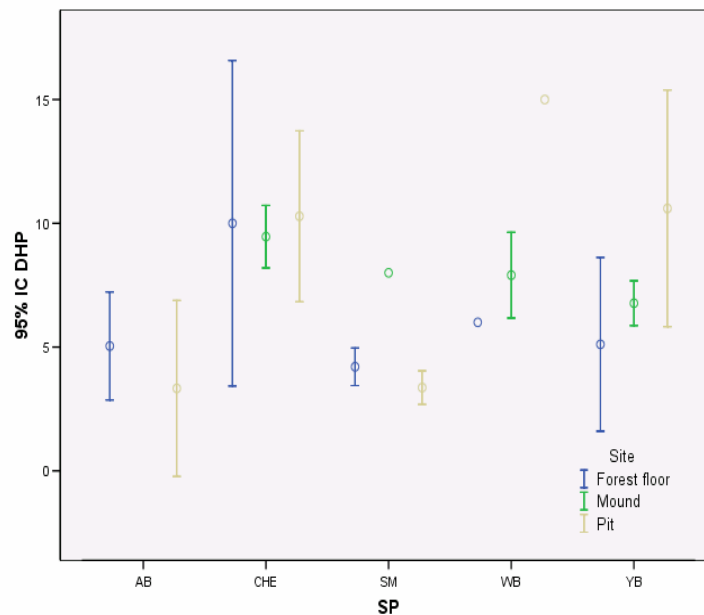


Figure 12. Sapling size (cm) by species and microsite types 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands (AB = American beech, CHE = Cherry spp., SM = sugar maple, WB = white birch and YB = yellow birch).

Occupation frequency on pit-and-mound is not independent of the position on the microsite type. When we tested the effect of microsite type, species and the interaction between these two factors on sapling establishment position, we find that the site and the interaction

effects were significant (Tableau 8). Saplings establishing in the pit microsite type are very close to the ground level (Figure 13). This result suggests that most of the time, sapling establishment occurred very close to the border of the pit if not at its periphery. For white birch and yellow birch saplings, we observed that their establishment in the pit microsite type was related to the portion of the mound that fell into the pit. This explains why the sapling establishment level of these two species is lower than for the other species.

Table 8. Anova table testing the effect of species¹ and microsite types on sapling establishment level position relative to forest floor 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands.

Source	Sum of squares (Type III)	df	Mean squares	F	P	Observed power ²
Corrected Model	313247 ³	13	24096	54.2	0.000	1.000
Constant	7842	1	7842	17.6	0.000	0.987
Species	34943	2	17471	39.3	0.000	1.000
Microsite	3417	4	854	1.9	0.107	0.577
Species * Microsite	8614	7	1231	2.8	0.008	0.912
Error	134257	302	445			
Total	656723	316				
Total corrected	6114	315				

¹Only frequent species were used: American beech, Cherry spp., sugar maple, white birch and yellow birch.

²Using alpha = 0.05

³R² = 0.240 (R² adjusted= 0.208)

In regards of the mounds, we observed that species that preferentially established on this type of microsite (white and yellow birches, and Cherry species) were not using the same height level of the mound (Figure 13). Twenty-four years after the 1983 windthrow, sapling establishment level for white birch (81 cm) and Cherry spp. (71 cm) were significantly higher on the mound than the yellow birch (49 cm) (Figure 13). Interestingly, the only sugar maple sapling found on a mound was established very close to the ground level.

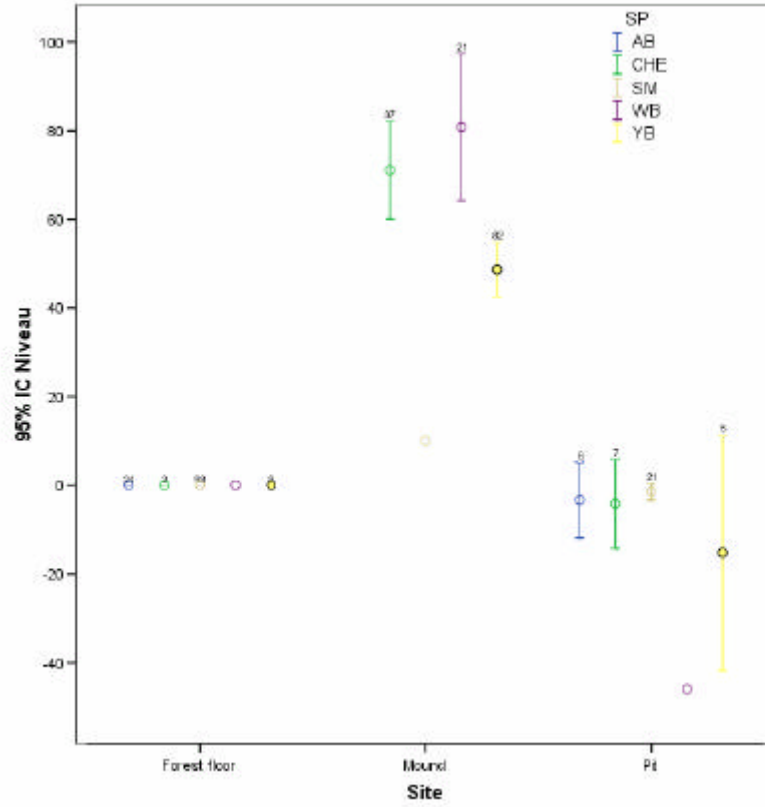


Figure 13. Sapling establishment position (cm) by species and microsite types 24 years after the 1983 catastrophic windthrow in tolerant hardwood stands (AB = American beech, CHE = Cherry spp., SM = sugar maple, WB = white birch and YB = yellow birch).

Discussion

Pits-and-mounds

The dissipation of wind energy on trees result, depending on wind intensity, in loss of leaves, branches, limbs, trunks (when the tree is snapped), or entire tree (when uprooted). Isolated or severe tree uprooting or windthrown was recognized as an important factor in the successional process of deciduous forest (White 1979, Lorimer 1980, Putz 1983, Canham and Loucks 1984, Foster 1988, Webb 1988, Foster and Boose 1992, Peterson and Pickett 1995, Peterson and Rebertus 1997). Both events we studied were generated from thunderstorm downbursts resulting in many large patches of totally blowdown forest over tens of kilometres (1983: 2 km x 75 km, 2006: 55 km x 45 km) as one can observe in Figure 1. Although the two catastrophic windthrow events we studied could had been very different in regards of their intensity, no differences were observed among the 2006-windthrown stands, 2006-windthrow-salvaged stands and the 1983-windthrown stands in regards of P&M density and mean P&M-maker stump diameter. Such result suggests the idea that the catastrophic events and the chosen sites were respectively comparable in their intensity and pre-disturbance forest structure.

In addition to the felling of trees, catastrophic windthrows have a tremendous effect on forest floor microtopography by generating several pits-and-mounds (Hutnik 1952, Stephens 1956, Beatty and Stone 1986, Schaetzl *et al.* 1989). We observed around 200 pits&mounds ha⁻¹ in the windthrow-affected stands. Such amount of P&Ms is six times more than in the 1983 and 2006-control stands. The average size of the P&Ms generated by the two windthrows we studied is 2.2 m², which is about three times smaller than the P&Ms characterized by Webb (1988) and by Harrington and Bluhm (2001). It has been recognized that P&M size is related to diameter of the P&M-maker and their rooting system (Putz 1983, Schaetzl *et al.* 1990, Clinton and Baker 2000), which depends on the species and the soil thickness. Hence, softwood species own a more laterally extended rooting system and any species will have a larger rooting system on thin soil. In our case, most of the uprooted trees were medium-size sugar maple (Peterson and Pickett 1991) on thick soil. This might explain the rather low size of the P&Ms in our study.

Despite such small size of the P&Ms, the important number of them all through the stand translated into 5% of well-distributed turned over forest floor. Such amount is in the average of what as been observed for windthrown hardwood or mixedwood stands in different regions in North America (1.6% in Minnesota (Webb 1988), 11.0% in Pennsylvania (Peterson *et al.* 1990), 2.3-7.5% in Missouri (Peterson and Rebertus 1997), 1.6-4.3% in North Carolina (Greenberg and McNab 1998), 8.3% in Massachusetts (Cooper-Ellis *et al.*

1999), 4.8% in Minnesota (Palmer *et al.* 2000), 4.4% in Georgia (Harrington and Bluhm 2001)). The area covered by the tip-up mounds and the pits in the controls is close to what Goodburn and Lorimer (1998) had observed for the northern hardwood old growth stand types in Wisconsin and Michigan.

Five percent is also sufficient for generating a significant change in microsite types and natures. Difference in microsite composition has been shown to be fundamental to promote species diversity in natural systems by creating patchiness or heterogeneity in the environment for initial floristic establishment and early succession in tolerant hardwood forest (Lorimer 1980, Sousa 1984, Beatty and Stone 1986, Collins and Pickett 1987, Foster 1988, Schaetzl *et al.* 1989, Palmer *et al.* 2000, Oheimb *et al.* 2006). Moreover, such effect is increased by the fact that P&Ms are spatially well distributed in small habitat patches all through the stand.

Salvaging the windthrown trees has many effects on the site (Spurr 1956, Foster *et al.* 1997, Cooper-Ellis *et al.* 1999, Marks *et al.* 1999). For the first years after the windthrow, mounds are maintained up by the weight of uprooted trees, harvesting them allows the P&M-maker stump to partially or totally return to their pre-windthrow position. Consequently, area covered by pits is four times lower, mound height is almost three times lower and P&M-maker stump angle is higher in 2006-windthrown-salvaged stands than in 2006-windthrown stands. Indeed, mounds in the 2006-windthrown-salvaged stands are even lower than the mounds in the 1983-windthrown and the 2006-control stands (although the difference is not significant).

In addition to attenuating the P&Ms generation process, machinery passages while salvaging contribute also to alter microsite types and natures when compared to non-salvaged windthrown stands (Cooper-Ellis *et al.* 1999, Marks *et al.* 1999). Indeed, we observe not only less P&Ms but more DWD directly on the floor, less intact forest floor in the salvaged stands translating into more microsites composed of non-decayed wood, of humus/mineral mixed, of disturbed humus, and of mineral soil (Foster *et al.* 1997, Cooper-Ellis *et al.* 1999, Marks *et al.* 1999). Lorenzetti *et al.* (2008) have demonstrated similar changes in microsite types and natures after contrasting site preparation treatments. Furthermore, they found that after severe site preparation (i.e. soil scarification by raking) a very large number of microsites suitable (mineral and humus/mineral) for the establishment of small-seed tree species like the yellow birch are generated. However, on the other side, old woody debris have been torn apart into small broken parts and the new added woody debris are not enough decayed for retaining moisture over long period during the summer, particularly under the full sunlight of the open environment created by the windthrow.

Dead biomass

Windthrows are important coarse woody debris generator (Webb 1988). The snag basal area we observe in the 2006-windthrown stands is 11.3 m²/ha which is ten times more than the snag basal area of 1983- and 2006-control stands and almost half of their living tree basal area (data not shown). This is still greater than the 2.8 and 6.0 m²/ha basal area of snags found by Goodburn and Lorimer (1998) in selection cut and in old growth northern hardwood stands respectively. Although not specifically measured, we estimate that around 80 m³/ha are maintained in that pool for future recruitment of downed woody debris. As snags do not decay as fast as downed woody debris, it therefore contributes to spread over a longer period the cycling process of the dead biomass in the ecosystem and sustains, for long periods, dead biomass habitats of different forms.

After the 2006 windthrow, we observe that the size of the snapped trees is bigger than the size of the P&M-maker trees, suggesting that larger trees were less prone to being uprooted, as observed in other studies (Foster 1988, Webb 1988, Peterson and Pickett 1991, Matlack *et al.* 1993). If we assume that only one tree is responsible of each P&M, the ratio of broken trees over uprooted trees is 1:3. Similar ratios have been observed by Reiners and Reiners (1965), Foster (1988), and Greenberg and McNab (1998). Peterson (2000) observed greater proportion of broken trees while Falinski (1978), Webb (1988), and Peterson and Pickett (1991) observed a greater proportion of uprooted trees.

Snags constitute an important dead biomass pool in the beginning but seem to decrease rapidly in the few next decades. For example, the snag recruitment burst generated by the disturbance, as seen in 2006-windthrown stands, was no more detectable after 24 years, as we observed no basal area and density differences between 1983-windthrown stands and the 1983 and 2006-control stands. The fact that all of the P&M-makers are now lying on the ground suggest also that most of the snags have hence fallen on the floor, contributing to the recruitment of new pieces and therefore allowing maintaining the DWD volume high (140 m³/ha). This is particularly true in regards of the small-size pieces which represent 50% of the DWD volume of 1983-windthrown stands.

Such recruitment/decay dynamics is also supported by the amount of ligneous organic matter found in the first 20 cm of the soil. Although not significant because of its high variability, ligneous organic matter in the first 20 cm of the soil was in fact six times greater in the 1983-windthrown stands than in the 2006-windthrown stands. This result suggests that the decay process in the 1983-windthrown stands has been important and that much biomass from the DWD compartment have been transferred to the soil compartment

already. Such carbon storage in the ecosystem is important and seems to last over decades.

As in many cases with salvaging after other disturbances (fire, insect outbreak), snags are rarely maintained in the ecosystem. Although operations prescription was specifying to maintain between 5 to 10 snags/candles ha⁻¹ with DBH = 10 cm, such target was rarely reachable in catastrophic windthrow for security reasons (P. Crocker, operation manager, pers. comm.). Indeed, during windthrow salvaging operations, feller-buncher operators have been asked to first knock down standing dead or dying trees (candles) that could present security risks for manual delimiters. Such practice explains why we do not observe any snag in the seven 2006-windthrown-salvaged stands we surveyed. As a consequence, the snag pool is no more available for future recruitment of DWD, short-cutting the dead biomass cycling usually observed under natural conditions. Because the stand will then undergo the development of an even-aged stand, it will therefore require more than a century before new large-sized snag can become DWD. Such lack of recruitment in DWD will not favour the yellow birch, a gap specialist that can colonize well-decayed woody debris (Bormann *et al.* 1970, Forcier 1975, Erdmann 1990, Papaik and Canham 2006, Lorenzetti *et al.* 2008).

Fallen branches, limbs and trunks are numerous after a windthrow, generating a sudden biomass supply on the forest floor and could have long-term impacts on subsequent community dynamics (Putz 1983, Vitousek and Denslow 1986, Peterson and Pickett 1995, Everham and Brokaw 1996). We estimate such supply to be around 125 m³/ha more than what is usually observed in undisturbed stands, of which a third is coming from small-size pieces (15-29.9 cm) and two thirds from large-size pieces (≥30 cm). The volume we observed in our control stands (1983: 61 m³/ha, 2006: 72 m³/ha) are closer to the 61 m³/ha of fallen coarse woody debris that Goodburn and Lorimer (1998) found in selection cut northern hardwood stands than the 102 m³/ha they observed in old growth stands. However, volume coming from large-size pieces is highly variable in all treatments, particularly in the 2006-windthrown stands (from 34 to 273 m³/ha) suggesting a patchy distribution at the scale it was assessed.

Although DWD volume after salvaging operations is not significantly different from the one observed in the 2006-windthrown stands, the difference observed (66 m³/ha) might be biologically important. It is also important to note that such difference is mainly coming from a lack of large-size pieces rather than small-size pieces. Indeed, because salvaging operations may be onerous, forest companies harvest only sufficiently large trees, where most of the residual value of the stand is. Moreover, we noted that most of the woody

debris after salvaging is fully lying on the ground while in the 2006-windthrown stands, many woody debris are still maintained up in the air. These two factors suggest that the decay process of the dead biomass of that pool will be faster in the salvaged stands, also contributing to the short-cut of the dead biomass cycle.

Tree species sapling establishment in the 1983-windthrown stands

Just after a windthrow, pits and mounds are micro-topographical features that present complex and high intra- and inter-variability in light, soil moisture, temperature and nutrient (Beatty 1984, Schaetzel *et al.* 1989, Peterson *et al.* 1990, Fernandez and Fetcher 1991, Liechty *et al.* 1997, Carlton and Bazzaz 1998). Such diversity of environmental conditions allows more species with different ecological establishment requirements to co-habit while high solar energy is available (Oliver and Stephens 1977, Thompson 1980, Putz 1983, Sousa 1984, Collins and Pickett 1987, Peterson and Pickett 1995, Carlton and Bazzaz 1998, Cooper-Ellis *et al.* 1999). Mounds particularly contribute to this diversity (Beatty 1984, Peterson and Campbell 1993, Webb 1988, Palmer *et al.* 2000) by allowing mound-friendly species, like Cherry spp., yellow birch and white birch, to increase their importance in the stand that, otherwise, would be either absent or marginal (Hutnik 1952, Webb 1988, Peterson and Pickett 1990, Schaetzel *et al.* 1989, Arévalo *et al.* 2000). We found that mounds are avoided by American beech and sugar maple, two species that are very competitive to colonize the forest floor. Among the reasons suggested for explaining their absence on mound are: 1) their seeds are big and therefore, more unstable and more likely to fall off the mound, 2) mound are known to be highly used by the small mammals and the birds, making these big seed easy to be detected and depredated (Hutnik 1952, Schaetzel *et al.* 1989). We also observed that species that succeed in establishing in pits are from about the same species cortege that colonizes the forest floor (McAlister *et al.* 2000, Harrington and Bluhm 2001). Therefore, we believe that pits do not significantly contribute to increase the diversity in tree species in the stand.

Environmental conditions are known to be harsh on mounds. A newly established seedling on a mound will be more likely to experienced early frosts in autumn and severe frosts heaving during winter, great moisture variation in summer (usually dryer than on the forest floor and the pit), and a greater mechanical instability (Beatty 1984, Betty and Stone 1986, Vitousek and Denslow 1986, Peterson *et al.* 1990, Carlton 1993, Clinton and Baker 2000, Harrington and Bluhm 2001). However, despite these conditions, mounds are predilection sites for small-seeded and fast establishment pioneer species because of high light level, lack of competition, thin litter cover, high porosity and aeration, low bulk density, high summertime soil temperature, and the incorporation of fresh organic materials (Burrows 1977, Thompson 1980, Lutz 1983, Beatty 1984, Beatty and Stone 1986, Schaetzel *et al.*

1989, Peterson *et al.* 1990, Facelli and Pickett 1991, Liechty *et al.* 1997, Carlton and Bazzaz 1998, Clinton and Baker 2000). As the competition for light increases with the arrival of herbs and shrubs, few years after the windthrow, survival on the mound is more determined by how the height allows escaping such competition relative to the species light requirement. One year after the 2006 windthrow, mean mound height was more than one meter high. Trees being able to colonize mound can thus benefit from this height advantage, and therefore, avoid for many years herbivory and competition from herbs, shrubs, pre-established regeneration and other non-mound-colonizer tree species (Hutnik 1952, Peterson and Pickett 1995, Carlton and Bazzaz 1998, Schaetzl *et al.* 1989, Long and Carson 1998, Clinton and Baker 2000). Consequently, mounds may be considered as a refuge for more intolerant species. Such refuge last for many years as the mean mound height in the stands windthrown 24-years ago is still significantly higher than the forest floor. The establishment gradient observed on mound seems to support this explanation as we get the most light-demanding mound-friendly species on higher positions. Indeed, Cherry spp. and white birch were seen on higher mounds and/or higher positions on the mound, while yellow-birch, which can tolerate more shading, particularly when small, can be seen on smaller mounds or lower positions on the mounds. Cherry spp. might also be associated to the highest position because the rim of the mound, which is at the highest elevation, also corresponds to the area where the superficial soil is enough exposed for allowing buried seeds to germinate (Mark 1974, Palmer *et al.* 2000, Peterson 2000).

We found that pits are not a very suitable environment for tree species establishment as mean occupation frequency is rather low for all species (Goodlett 1954, Denny and Goodlett 1956, Zeide, 1981, Collins and Pickett 1982). Moreover, when we found an individual established in a pit, as shown by the sapling establishment level, it is usually very near the rim of the pit, and often on pieces of the forest floor edge that have slightly slid into the pit, as it was also observed by Beatty and Stone (1986), Beatty and Sholes (1988), and Harrington and Bluhm (2001). According to many studies, pits are inhospitable establishment sites because (i) they are sometime very moist with occasional standing water, (ii) they act as litterfall trap and get filled rapidly with organic matter (iii) they get also filled by the soil particles that fall from the mound, (iv) they offer poor soil qualities for growing because of the lack of organic matter because they are from lower B and C soil horizon exposure, and (v) they are susceptible to repeated frost heave, soil compaction and lack of aeration (Hutnik 1952, Goodlett 1954, Denny and Goodlett 1956, Lyford and McLean 1966, Cook 1971, Stone 1975, Beatty and Stone 1986, Collins and Pickett 1982, Webb 1988, Scheatzl *et al.* 1989, Peterson *et al.* 1990, Carlton 1993, Liechty *et al.* 1997, Harrington and Bluhm 2001). Few others have shown pits as more preferable establishment sites than mounds (Beatty 1984, Peterson and Pickett 1990, Schaetzl *et al.* 1990).

However, all of them surveyed the establishment less than five years just after the windthrow event. We suspect that pits may be good early establishment sites as on the mineral site beds created by site preparation treatment (Lorenzetti *et al.* 2008), but our result suggests that subsequent survival might be jeopardized for the reasons just previously given.

It is very interesting to notice that none of the sampled logs (70!) in the 1983-windthrown stands had served as an establishment site for any sapling contrary to what many other have observed, although *Betula* spp. are well-known for growing on logs (Bormann *et al.* 1970, Forcier 1975, Peterson and Pickett 1995, McGee 2001). We did observe few small yellow birch seedlings on logs suggesting they are now acceptable receptacle for establishment after more than 20 years of decay. Indeed, seedlings established on downed woody debris few years after the windthrow may be experiencing, despite of providing higher establishment position, too low availability of moisture and nutrient for survival. This result suggests that if a yellow birch succeeds in establishing on a log after a windthrow, that log has to come from a sufficiently old and decayed blowdown to allow the seedling to germinate and survive (Webb 1988).

Conclusions et implications pour l'aménagement

Cette étude visait à mieux comprendre la dynamique de l'érablière après chablis. Nous avons aussi voulu évaluer les effets de la coupe de récupération de ces chablis sur la dynamique de cet écosystème. Nos analyses ont porté à la fois sur les lits de germination, sur la biomasse morte et sur l'établissement et la survie des gaules. Grâce à notre dispositif, nous avons pu faire ressortir quatre résultats majeurs :

- 1) Les chablis jouent un rôle déterminant sur le développement du peuplement futur par le truchement de la création de creux-et-monticules. Ceux-ci constituent un refuge pour l'établissement d'espèces à petites graines ou moins tolérantes à l'ombre tel le bouleau jaune, le bouleau blanc et les cerisiers. Ils contribuent donc à la diversité future du peuplement, ou à une échelle plus grande, du paysage.
- 2) Les chablis génèrent une grande quantité de biomasse morte qui se compose principalement de débris ligneux au sol et en moindre partie de chicots. Les chicots sont très importants car ils contribuent au recrutement en gros débris ligneux au sol pour les 20 prochaines années. De plus, comme les débris ligneux après chablis sont souvent empilés, ou demeurent encore suspendus grâce au contrepoids du monticule, leur décomposition est moins rapide que ceux qui se retrouvent directement sur le sol. Ces deux éléments permettent un étalement du cyclage de la biomasse morte et assurent la présence de ces éléments d'habitat sur une plus longue période, contribuant ainsi à long terme aussi au dynamisme du peuplement.
- 3) La coupe de récupération modifie cette dynamique puisque la récolte des arbres permet un certain redressement du monticule et l'amène à retourner à sa position initiale dans le creux (quoique parfois avec un léger déplacement). Les monticules y sont donc beaucoup moins élevés, souvent avec des angles où la marge de la motte de terre ne constitue plus une position surélevée accessible aux essences à petites graines permettant une meilleure croissance, comme celle observée dans le vieux chablis de 1983. Cependant, le débardage des bois peut, par la création en grande quantité de microsites composés de sol minéral exposé ou bien d'un mélange humus/sol minéral, favoriser l'établissement d'espèces à petites graines, et par conséquent compenser la perte d'une portion importante de microsites de qualité sur les monticules. En fait, le succès de la colonisation par les espèces intolérantes des parterres forestiers fortement perturbés dépend des aspects davantage 1) de la présence d'une bonne année semencière, 2) du potentiel de migration des graines dans le site qui tient compte à la fois de la dimension des surfaces perturbées et de la présence de semenciers en périphérie de celles-ci,

du synchronisme entre le moment où les graines sont disponibles et le moment où l'événement perturbateur a lieu, et 4) des conditions microclimatiques et topographiques à l'intérieur du site perturbé (Mark 1974, Canham and Marks 1985, Scheatzl *et al.* 1989). Par ailleurs, le devenir à plus long terme de ces semis peut être compromis par le développement d'une végétation compétitrice sévère. Il est donc difficile à cette étape de pouvoir se prononcer sur l'effet qu'aura la récolte des zones touchées par le chablis sur la trajectoire successione de la végétation (Spurr 1956). rapidement envahi les sites récupérés (Foster et Orwig 2006).

- 4) La coupe de récupération court-circuite le cyclage de la biomasse morte en éliminant presque tous les chicots, en récoltant les gros débris ligneux au sol et en rabattant sur le parterre forestier presque l'ensemble des débris ligneux. Tous ces éléments laissent suggérer que très rapidement, les débris ligneux au sol viendront à manquer, et cela pour une période très longue puisque le recrutement prochain ne pourra s'effectuer que dans une centaine d'années, lorsque le remplacement arbre-par-arbre aura de nouveau recommencé dans le peuplement.

Ainsi, comme mentionné par Stephens (1956) et par Foster *et al.* (1997), les peuplements récupérés ressemblent beaucoup plus à des coupes totales qu'à des peuplements chablisés. De plus, il y a aura aussi probablement beaucoup d'impacts à long terme sur la faune étant donné la présence moins abondante d'habitats propices (Marks *et al.* 1999). Les monticules constituent un élément très structurant de l'habitat pour certains petits mammifères ou insectes (Schaetzl *et al.* 1989). Par ailleurs, les chicots sont très importants pour les excavateurs primaires (tels les pics) et les nicheurs secondaires et constituent également un site d'alimentation important pour un grand nombre d'oiseaux (Doyon *et al.* 1996). La coupe de jardinage aurait déjà tendance à en réduire le nombre dans le paysage de façon significative (Doyon *et al.* 2005). Ainsi, ces événements catastrophiques deviennent des sources sporadiques de création d'habitats propices pour la faune qui en dépend.

Dans une approche d'aménagement écosystémique, des mesures adaptées de rétention pourraient être proposées pour limiter les impacts de la coupe de récupération mentionnés ci-dessus. Linder Mayer et Noss (2006) proposent 8 mesures pour rendre les coupes de récupération écologiquement défendables. Parmi celles-ci, certaines sont des mesures de rétention. Dans le cas des chablis, nous suggérons donc les trois mesures suivantes de rétention :

- 1) Maintenir ou viser à reproduire des structures qui ressemblent à des monticules.

- 2) Limiter l'extraction de gros fûts afin de maintenir un minimum de 100 m³/ha soit 75% du volume observé dans le chablis non récupéré. Cela revient donc à en laisser environ 30 m³/ha de plus que ce que nous avons observé après récupération.
- 3) Viser à maintenir un nombre minimum de chicots, soit 5 m²/ha. Lorsque cela n'est pas possible pour des raisons de sécurité, des îlots de rétention qui excluent toutes opérations forestières devraient être envisagés.

Bien entendu, ces mesures adaptées sont applicables de façon plus ou moins strictes selon le pourcentage du chablis qui sera récupéré dans un grand secteur (disons une UTR ou un parcellaire). Par exemple, si seulement 10 % de la superficie chablisée d'une UTR est récupérée, et qu'il n'y a pas eu d'autres coupes totales, il ne sera probablement pas nécessaire d'appliquer de telles mesures. Cependant, dans le cas où une forte proportion de l'UTR est récupérée ou bien était assujettie à plusieurs coupes totales par le passé, il serait raisonnable d'appliquer ces mesures adaptées.

Comme nous ne suggérons pas de façons d'opérationnaliser ces mesures de rétention, il nous est difficile pour le moment d'apprécier qu'elle serait l'effort supplémentaire pour réaliser la coupe de récupération dans ces conditions. Il est fort à parier que ces mesures pourraient s'avérer plutôt onéreuses en comparaison au bénéfice d'aller chercher ces bois étant donné qu'actuellement ces coupes sont probablement non rentables pour les raisons suivantes : 1) pertes de temps découlant d'une manipulation accrue des tiges et 2) pertes en volume imputables aux bois brisés. À titre d'exemple, la rétention ou la création de structures s'apparentant aux monticules constitue un traitement qui peut nécessiter de la machinerie supplémentaire. Dans ces cas, il pourrait donc être intéressant de maintenir des îlots intacts à l'intérieur des zones de chablis.

De plus, compte tenu des contraintes économiques et de sécurité associées à l'application de ces mesures adaptées, une approche de conservation des zones chablisées à l'échelle du paysage pourrait s'avérer plus propice. Nous suggérons qu'une autre mesure adaptée soit envisagée telle que le maintien intégral de portions importantes de forêts chablisées, limitant ainsi la récupération dans ces écosystèmes en accord avec les principes de Lindenmayer et Noss (2006).

Références

- Arévalo, J.R., DeCoster, J.K., McAlister, S.D. and M.W. Palmer. 2000.** Changes in two Minnesota forests during 14 years following catastrophic windthrow. *J. Veg. Sci.* 11: 833-840.
- Beatty, S.W. 1984.** Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecol.* 65: 1406-1419.
- Beatty, S.W. and O.D.V. Sholes. 1988.** Leaf litter effects on plant species composition of deciduous forest treefall pits. *Can. J. For. Res.* 18: 553-559.
- Beatty, S.W. and E.L. Stone. 1986.** The variety of soil microsites created by tree falls. *Can. J. For. Res.* 16: 539-548.
- Bormann, F.H., Siccama, T.G., Likens, G.E. and R.H. Whittaker. 1970.** The Hubbard Brook ecosystem study : composition and dynamics of the tree stratum. *Ecol. Mon.* 40 : 373-388.
- Burrows, C.J. 1977.** Forest vegetation. *Pp.* 233-257 *in* Burrows, C.J. (ed.), *Cass: history and science in the Cass District, Canterbury, New Zealand.* Dept. of Botany, Univ. of Canterbury.
- Canham, C.D. and O.L. Loucks. 1984.** Catastrophic windthrow in the presettlement forest of Wisconsin. *Ecol.* 65: 803-809.
- Canham, C.D. and P.L. Marks. 1985.** The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. *Pp.* 197-217. *in* Pickett, S.T.A. P.S. White, (eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Academic Press, Orlando, Fl.
- Carlton, G.C. 1993.** Effects of microsite environment on tree regeneration following disturbance. Dissertation. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Carlton, G.C. and F.A. Bazzaz. 1998.** Resource congruence and forest regeneration following an experimental hurricane blowdown. *Ecol.* 79: 1305-1319.
- Clark, D.F., Kneeshaw, D.D., Burton, P.J. and J.A. Antos. 1998.** Coarse woody debris in sub-boreal spruce forests of west-central British Columbia. *Can. J. For. Res.* 28: 284-290.
- Clinton, B.D. and C.R. Baker. 2000.** Catastrophic windthrow in the southern Appalachians: characteristics of pits and mounds and initial vegetation responses. *For. Ecol. Manage.* 126: 51-60.
- Collins, B.S. and S.T.A. Pickett. 1987.** Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwood forest. *Vegetatio*, 70: 3-10.
- Collins, B.S. and S.T.A. Pickett. 1982.** Vegetation composition and relation to environment in an Allegheny hardwoods forest. *Am. Midl. Nat.* 108: 117-123.
- Cook, B.D. 1971.** Tree-age distributions in a northern hardwood forest. M.S. thesis, McGill Univ., Montreal.
- Cooper-Ellis, S., Foster, D.R., Carlton, G.C. and A. Lezberg. 1999.** Forest response to catastrophic wind: results from an experimental hurricane. *Ecol.* 80: 2683-2696.
- Denny, C.S. and J.C. Goodlett. 1956.** Microrelief resulting from fallen trees. *Pp.* 59-66 *in* *Surficial geology and geomorphology of Potter County, Pennsylvania.* USGF Prof. Paper 288.
- Doyon, F., Gagnon, D. and J.-F. Giroux. 2005.** Effects of strip and single-tree selection cutting on birds and their habitat in a southwestern Quebec northern hardwood forest. *For. Ecol. Manage.* 209:101-106.

- Doyon, F., Savard, J.-P., Gagnon, D. and J.-F. Giroux, 1999.** Snag characteristics and their use as woodpecker drilling sites in harvested and non-harvested northern hardwoods forests. Pp. 103-114 in *Biology and conservation of forest birds*. Proceedings of the Society of Canadian Ornithologists, Special Science Symposium, Fredericton, New Brunswick, August 23-25, 1996. Society of Canadian Ornithologists. Special Publication No. 1.
- Erdmann, G.G. 1990.** *Betula alleghaniensis* Britton. Yellow birch. Pp. 133-147 in Burns, R.M. and B.H. Honkala, editors. *Silvics of North America*. Vol. 2. Hardwoods. USDA, Forest Service Agriculture Handbook 654, Washington, D.C.
- Everham III, E.M. and N.V.L. Brokaw. 1996.** Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Bot. Rev.* 62: 113-185.
- Facelli, J.M. and S.T.A. Pickett. 1991.** Plant litter: dynamics and effects on plant community structure and dynamics. *Bot. Rev.* 57: 1-32.
- Falinski, J.B. 1978.** Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, 38: 175-183.
- Fernandez, D.S. and N. Fetcher. 1991.** Changes in light availability following Hurricane Hugo in a subtropical montane forest in Puerto Rico. *Biotropica*, 23: 393-399.
- Forcier, L.K. 1975.** Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Sci.* 189: 808-809.
- Foster, D.R. 1988.** Species and stand response to catastrophic wind in central New England, U.S.A. *J. Ecol.* 76: 135-151.
- Foster, D.R. and E.R. Boose. 1992.** Patterns of forest damage resulting from a catastrophic wind in central New England, USA. *J. Ecol.* 80: 79-98.
- Foster, D.R. and D.A. Orwig. 2006.** Preemptive and salvage harvesting of New England forests: when doing nothing is a viable alternative. *Conser. Biol.* 20: 959-970.
- Foster, D.R., Aber, J.D., Melillo, J.M., Bowden, R. and F. Bazzaz. 1997.** Forest response to disturbance and anthropogenic stress. Rethinking the 1938 Hurricane and the impact of physical disturbance vs. chemical and climate stress on forest ecosystems. *Biosc.* 47: 437-445.
- Goodburn, J.M. and C.G. Lorimer. 1998.** Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Can. J. For. Res.* 28: 427-438.
- Goodlett, J.C. 1954.** Vegetation adjacent to the border of the Wisconsin drift in Potter County, Pennsylvania. *Harvard For. Bull.* 25: 1-93.
- Grennberg, C.H. and W.H. McNab. 1998.** Forest disturbance in hurricane-related downbursts in the Appalachian mountain of North Carolina. *For. Ecol. Manage.* 104: 179-191.
- Harrington, T.B. and A.A. Bluhm. 2001.** Tree regeneration responses to microsite characteristics following a severe tornado in the Georgia Piedmont, USA. *For. Ecol. Manage.* 140: 265-275.
- Hutnik, R.J. 1952.** Reproduction on windfalls in a northern hardwood stand. *J. For.* 50: 693-694.
- Liechty, H.O., Jurgensen, M.F., Mroz, G.D. and R.G. Margaret. 1997.** Pit and mound topography and its influence on storage of carbon, nitrogen, and organic matter within an old-growth forest. *Can. J. For. Res.* 27: 1992-1997.
- Lindenmayer, D.B. and R.F. Noss. 2006.** Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conser. Biol.* 20: 949-958.
- Long, Z.T., Carson, W.P. and C.J. Peterson. 1998.** Can disturbance create refugia from herbivores: an example with hemlock regeneration on treefall mounds. *J. Torr. Bot. Club* 125: 165-168.

- Lorenzetti, F., Delagrangé, S., Bouffard, D. and P. Nolet. 2008.** Establishment, survivorship, and growth of yellow birch seedlings after site preparation treatments in large gaps. *For. Ecol. Manage.* 254: 350-361.
- Lorimer, C.G. 1980.** Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecol.* 61: 1169-1184.
- Lyford, W.H. and D.W. MacLean. 1966.** Mound and pit microrelief in relation to soil disturbance and tree distribution in New Brunswick, Canada. *Harvard For. Bull.* 15: 1-18.
- McAlister, S.D., Palmer, M.W., Arvalo, J.R. and J.K. DeCoster. 2000.** Species composition on tipup mounds and pits created by catastrophic windthrow in a Minnesota forest. *Pp.* 104-107 *in* Proceedings IAVS Symposium, Opulus Press Uppsala. Sweden.
- Marks, P.L. 1974.** The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.* 44: 73-88.
- Marks, P.L., Gardescu, S. and G.E. Hitzhusen. 1999.** Windstorm damage and age structure in an old growth forest in central New York. *Northeastern Nat.* 6: 165-176.
- Matlack, G.R., Gleeson, S.K. and R.E. Good. 1993.** Treefall in a mixed oak-pine coastal plain forest: immediate and historical causation. *Ecol.* 74: 1559-1566.
- McGee, G.G. 2001.** Stand-level effects on the role of decaying logs as vascular plant habitat in Adirondack northern hardwood forests. *J. Torr. Bot. Club* 128: 370-380.
- Oliver, C.D. and E.P. Stephens. 1977.** Reconstruction of a mixed-species forest in central New England. *Ecol.* 58: 562-572.
- Palmer, M.W., McAlister, S.D., Arévalo, J.R. and J.K. DeCoster. 2000.** Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. *J. Veg. Sci.* 11: 841-854.
- Papaik, M.J. and C.D. Canham. 2006.** Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests. *J. Ecol.* 94: 1011-1026.
- Oheimb, G. von, Friedel, A., Bertsch, A. and W. Härdtle. 2006.** The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest. *Plant Ecol.* 191: 47-65.
- Peterson, C.J. 2000.** Damage and recovery of tree species after two different tornadoes in the same old growth forest: a comparison of infrequent wind disturbances. *For. Ecol. Manage.* 135: 237-252.
- Peterson, C.J. and J.E. Campbell. 1993.** Microsite differences and temporal change in plant communities of treefall pits and mounds in an old-growth forest. *J. Torr. Bot. Club* 120: 451-460.
- Peterson, C.J. and S.T.A. Pickett. 1995.** Forest reorganization – A case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecol.* 76: 763-774.
- Peterson, C.J. and S.T.A. Pickett. 1991.** Treefall and resprouting following catastrophic windthrow in an old-growth hemlock-hardwoods forest. *For. Ecol. Manage.* 42 : 205-217.
- Peterson, C.J. and S.T.A. Pickett. 1990.** Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. *J. Veg. Sci.* 1: 657-662.
- Peterson, C.J. and A.J. Rebertus. 1997.** Tornado damage and initial recovery in three adjacent, lowland temperate forests in Missouri. *J. Veg. Sci.* 8: 559-564.
- Peterson, C.J., Carson, C.J., McCarthy, B.C. and S.T.A. Pickett. 1990.** Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. *Oikos*, 58: 39-46.
- Putz, F.E. 1983.** Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of disturbed soil to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol.* 64: 1069-1074.

- Reiners, N.M. and W.A. Reiners 1965.** Natural harvesting of trees. William L. Hutcheson Memorial For. Bull. 2: 9-17.
- Robitaille, A. and J.-P. Saucier. 1998.** Paysages régionaux du Québec méridional. Publications du Québec, Sainte-Foy, Québec. 246 p.
- Saucier, J.-P., Bergeron, J.F., Grondin, P. and P. Robitaille. 1998.** Les régions écologiques du Québec méridional (3e version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. L'Aubelle 124: 1-12.
- Schaetzl, R.J., Burns, S.F., Johnson, D.L. and T.W. Small. 1989.** Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio*, 79: 165-176.
- Schaetzl, R.J., Burns, S.F., Small, T.W. and D.L. Johnson. 1990.** Tree uprooting: review of types and patterns of soil disturbance. *Phys. Geo.* 11: 277-291.
- Sousa, W.P. 1984.** The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- Spurr, S.H. 1956.** Natural restocking of forests following the 1938 hurricane in central New England. *Ecol.* 37: 443-451.
- Stephens, E.P. 1956.** The uprooting of trees: a forest process. *Soil Sci. Soc. Am. Proceeding* 20: 113-116.
- Stone, E.L. 1975.** Windthrow influence on spatial heterogeneity in a forest soil. *Sonderdr. Mitt.* 51: 77-87.
- Thompson, J.N. 1980.** Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs. *Am. Midl. Natur.* 104: 176-184.
- Van Wagner, C.E. 1982.** Practical aspects of the line intersect method. *Can. For. Serv. Inf. Rep.* PI-X-12.
- Vitousek, P.M. and J.S. Denslow. 1986.** Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *J. Ecol.* 74: 1167-1178.
- Webb, S.L. 1988.** Windstorm damage and microsite colonization in two Minnesota forests. *Can. J. For. Res.* 18: 1186-1195.
- White, P.S. 1979.** Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-299.
- Zeide, B. 1981.** Method of mound dating. *For. Sci.* 27: 39-41.