

Table des matières

Résumé	iii
Liste des tableaux	v
Liste des figures.....	vi
Remerciements.....	vii
Introduction générale	1
Chapitre 1 - Estimation de la surface foliaire de l'érable à sucre et du bouleau jaune	3
1.1 Introduction	3
1.2 Méthodes	5
1.2.1 Aires d'étude	5
1.2.2 Échantillonnage.....	7
1.2.3 Surface foliaire	8
1.2.4 Estimateurs de la surface foliaire	9
1.2.5 Analyses statistiques.....	12
1.3 Résultats	13
1.3.1 Comparaison des estimateurs de surface foliaire.....	13
1.3.2 Modèle provincial	17
1.4 Discussion.....	20
1.4.1 Comparaison des estimateurs de la surface foliaire	20
1.4.2 Modèle provincial	22
1.5 Conclusion	23
Chapitre 2 - Évaluation d'un système de classification basé sur la probabilité de mortalité.....	24
2.1 Introduction	24
2.2 Méthodes	26
2.2.1 Aires d'étude	26
2.2.2 Échantillonnage.....	28
2.2.3 Système de classification de la vigueur	29
2.2.4 Indices de vigueur	30
2.2.5 Analyses statistiques.....	32
2.3 Résultats	34
2.3.1 Objectif 1	34
2.3.2 Objectif 2	35
2.3.3 Objectif 3	37
2.4 Discussion.....	39
2.4.1 Liens entre les classes de vigueur et l'efficacité de croissance.....	39
2.4.2 Éléments non pris en compte par l'indice d'efficacité de croissance.....	40
2.4.3 Estimation de l'efficacité de croissance à partir de variables d'état.....	41
2.5 Conclusion	43
Conclusion générale	44
Bibliographie.....	46

Liste des tableaux

1.1	Caractéristiques du domaine bioclimatique (Robitaille et Saucier 1998) des stations d'étude et caractéristiques des arbres études	6
1.2	Valeurs estimées des paramètres des modèles d'estimation de la surface foliaire pour l'érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.) de la station de Duchesnay	13
1.3	Valeurs estimées des paramètres des modèles d'estimation de la surface foliaire pour le bouleau jaune (<i>Betula alleghaniensis</i> Brit.) de la station de Duchesnay	15
1.4	Valeurs estimées des paramètres du modèle d'estimation de la surface foliaire pour l'érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.) à partir des trois stations.....	18
2.1	Nombre d'arbres par station selon la classe de vigueur et l'essence.....	28
2.2	Nombre d'arbres échantillonnés par classe de vigueur et par classe de DHP pour les 6 stations	29
2.3	Paramètres de l'équation de l'évaluation de la production annuelle de masse de bois (Lambert et al. 2005)	30
2.4	Présentation de l'AIC, du delta AIC (Δ_i), du poids de l'AIC (W_{ti}) et du coefficient de détermination (R^2) des modèles d'estimation de l'efficacité de croissance	35
2.5	Présentation de l'analyse de variance des modèles d'estimation des indices de croissance selon la classe de vigueur	36
2.6	Validation du modèle de prédiction de la vigueur selon la différence de l'indice d'accroissement en surface terrière sur 5 ans entre les deux évaluations	36
2.7	Présentation de l'AIC, du delta AIC (Δ_i), du poids de l'AIC (W_{ti}) et du coefficient de détermination (R^2) des modèles d'estimation de l'efficacité de croissance	38

Liste des figures

1.1	Tomogramme et disque du même érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.).....	10
1.2	Forme de la cime adaptée de Pretzsch (2009).....	11
1.3	Surface foliaire en fonction des différents estimateurs pour l'érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.) de la station de Duchesnay.....	14
1.4	Surface foliaire en fonction des différents estimateurs pour le bouleau jaune (<i>Betula alleghaniensis</i> Brit.) de la station de Duchesnay	16
1.5	Surface foliaire en fonction de la surface de la cime et du diamètre de la cime pour l'érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.)	18
1.6	Surface foliaire en fonction de la surface de cime pour l'érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.)	19
2.1	Localisation des stations	27
2.2	Distribution de l'indice d'efficacité de croissance selon la classe de vigueur pour l'érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.) et le bouleau jaune (<i>Betula alleghaniensis</i> Brit.).....	34
2.3	Vigueur quantitative observée (●) et prédite (○) selon le changement d'accroissement en surface terrière entre les deux évaluations de la vigueur	37

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord mon directeur, David Pothier, de m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce projet. Merci pour ta grande disponibilité, ta confiance et de m'avoir aidé à maintenir le cap tout au long de mon cheminement. Je veux remercier également mon co-directeur, Steve Bédard, pour ses valeureux conseils et commentaires qui m'ont aidé à définir et mener à bien ce projet.

Je remercie Sharad Baral de m'avoir généreusement fourni ces données qui m'ont permis d'augmenter grandement la portée pratique de ce projet.

Un grand merci également à Éloïse Dupuis, Alexandre Morin-Bernard, Félix Poulin, Corryne Vincent, Guillaume Moreau, Marie-Laure Lusignan et Émilie St-Jean pour votre aide sur le terrain, les nombreuses heures dans le laboratoire et votre bonne humeur implacable. Ce projet n'aurait pas été possible sans votre contribution. Un merci particulier à Guillaume pour ta motivation contagieuse.

Je veux remercier aussi Martine Lapointe pour son aide sur le terrain et au laboratoire, Pierre Racine pour son aide avec les outils géomatiques et François Rousseau pour son aide avec la programmation statistique, vos conseils et votre aide technique ont grandement facilité ma progression

Je tiens finalement à remercier ma conjointe, ma famille et mes amis pour leur support inconditionnel tout au long de mon parcours. Merci à mes filles pour les nombreuses pauses forcées.

Introduction générale

Les coupes de jardinage ont commencé à être appliquées progressivement au Québec à partir de 1983 (Majcen 1994). Ce type de coupe, permettant de maintenir la structure inéquienne des peuplements feuillus, a été instauré afin d'améliorer la vigueur des peuplements résiduels dégradés par l'exploitation passée. En effet, les coupes à diamètre limite pratiquées jusque dans les années 1980 fournissaient un approvisionnement intéressant en bois de grande qualité, mais ont produit une baisse de la qualité et de la productivité des peuplements résiduels (Guillemette et al. 2008).

En 2005, afin d'améliorer davantage la vigueur et la qualité des peuplements résiduels exploités par coupe de jardinage, un système de classification basé sur la vigueur des arbres (MSCR) a été instauré au Québec (Delisle-Boulianne et al. 2014). Ce système définit la vigueur comme étant le risque de mortalité d'un arbre avant la prochaine récolte (Havreljuk et al. 2014; Boulet et Landry 2015) et classe les arbres selon leur probabilité de mortalité. Ce système étant relativement récent, peu d'études ont tenté de le valider de façon empirique. Il a été étudié par rapport à sa capacité à prévoir la mortalité (Nolet et al. 2007; Hartmann et al. 2008; Guillemette et al. 2015), mais les classes de vigueur n'ont jamais été comparées à des indices de vigueur quantitatifs. Pourtant, plusieurs indices de vigueur sont largement utilisés et sont reconnus comme de bons indicateurs de la croissance et de la santé d'un arbre (e.g. Waring et al. 1980; Pedersen 1998; Yao et al. 2001; Duchesne et al. 2003; Bigler et Bugmann 2003; Hartmann et al. 2008). Parmi ceux-ci, l'indice fondé sur la production annuelle de bois par unité de surface foliaire (efficacité de croissance) est reconnu comme étant une mesure fiable de la vigueur globale d'un arbre (Waring et al. 1980) et a été utilisé dans plusieurs circonstances (Waring et al. 1981; Mitchell et al. 1983; Waring et Pitman 1985; Coyea et Margolis 1994; Coops et al. 2009; Boivin-Dompierre et al. 2017). Cependant, l'utilisation de l'indice d'efficacité de croissance nécessite l'évaluation de la surface foliaire des arbres. Puisque la surface foliaire d'un arbre est difficilement mesurable, elle est généralement estimée à partir de caractéristiques plus facilement mesurables comme la surface d'aubier, la surface de la cime ou le diamètre à hauteur de poitrine (DHP). Étant donné qu'aucun modèle permettant d'estimer la surface foliaire de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.) valide pour un vaste territoire et une large gamme de DHP n'existait au Québec, le premier chapitre de ce mémoire visait à mettre au point un tel modèle. Nous

avons étudié l'érable à sucre et le bouleau jaune dans ce mémoire en raison de leur importance écologique et économique dans les forêts feuillues tempérées de l'Amérique du Nord (Havreljuk et al. 2013).

L'objectif général de ce mémoire était donc d'évaluer le système de classification basé sur la vigueur à l'aide d'indices de vigueur quantitatifs. Afin de pouvoir bâtir un indice d'efficacité de croissance, l'objectif du premier chapitre de ce mémoire était de déterminer le meilleur estimateur de la surface foliaire pour l'érable à sucre et le bouleau jaune et de mettre au point un modèle d'estimation de la surface foliaire. Ce modèle d'estimation de la surface foliaire devait aussi être valide pour une grande région géographique à partir de caractéristiques facilement mesurables. L'objectif du deuxième chapitre était d'établir un lien entre le système de classification selon la vigueur et des variables de vigueur quantitatives afin de vérifier sa capacité à identifier les arbres peu vigoureux.

Chapitre 1

Estimation de la surface foliaire de l'érable à sucre et du bouleau jaune

1.1 Introduction

L'érable à sucre (*Acer saccharum* Marshall) et le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) sont parmi les essences les plus communes dans les forêts feuillues du nord-est de l'Amérique du Nord (Burns et Honkala, 1990) et sont commercialement importants pour l'industrie des produits de 2^e et de 3^e transformations (Havreljuk et al. 2013). La modélisation de leur productivité est donc essentielle pour une gestion optimale des possibilités de récolte. Au cours des dernières décennies, les progrès technologiques, jumelés à la compréhension améliorée de la biologie et de l'écologie forestière, ont permis la mise au point rapide de modèles de productivité basés sur les processus qui sont désormais un outil essentiel de la planification forestière (Johnsen et al. 2001). Le fondement de ces modèles est généralement l'acquisition de carbone par la photosynthèse (Mäkelä et al. 2000) qui est estimée à partir de la surface foliaire et de l'efficacité d'utilisation de la lumière des arbres (Waring et al. 2016).

Puisque les mesures de surface foliaire sont laborieuses et nécessitent beaucoup de temps, il est important d'être en mesure de l'estimer à partir de variables facilement mesurables. Il existe toutefois peu de modèles d'estimation de la surface foliaire pour le bouleau jaune et l'érable à sucre. Whittaker et al. (1974) ont estimé la surface foliaire du bouleau jaune et de l'érable à sucre à partir du diamètre à hauteur de poitrine (DHP), mais il est désormais reconnu que plusieurs autres caractéristiques, telle que la surface d'aubier, représentent mieux la surface foliaire (Jonckheere et al. 2004). La surface foliaire de l'érable à sucre a également été estimée localement à partir de la surface d'aubier et de la surface de la cime (Chapman et Gower 1991; Raulier et Ung 1997), mais ces modèles ne sont pas en mesure de tenir compte des variations de la taille des arbres, des conditions édaphiques et du climat entre des stations géographiquement éloignées (Coyea et Margolis 1992; Gower et

al. 1999). Il n'existe donc aucun modèle d'estimation de la surface foliaire au Québec pour l'érable à sucre et le bouleau jaune valide pour un grand territoire.

La surface foliaire d'un arbre est couramment estimée à partir d'une relation avec sa surface d'aubier à une hauteur donnée, en accord avec la théorie du modèle tubulaire (Shinozaki et al. 1964). L'utilisation des différentes méthodes pour délimiter le bois d'aubier et le bois de cœur dépend de la capacité à différencier les propriétés physiques de ces deux types de tissus (Wang et al. 2016). Parmi ces méthodes, notons la coloration de l'aubier avec une solution contrastante ou la différenciation par résistance à la pénétration d'une sonde (Rust 1999; Gebauer et al. 2008). La délimitation visuelle par la différence de coloration du bois de cœur peut également être utilisée, de même que la différenciation des tissus au binoculaire (Vertessy et al. 1995; Pfautsch et al. 2010). Tomazello et al. (2008) ont également utilisé les rayons X afin de détecter la différence de densité entre l'aubier et bois de cœur. Chez plusieurs conifères, l'aubier peut être délimité visuellement grâce à sa transparence. Ces méthodes sont cependant soit destructrices, ne permettent qu'un échantillonnage limité ou encore ne fonctionnent pas pour l'érable à sucre et le bouleau jaune.

La tomographie de l'impédance électrique (TIE) est une méthode utilisée couramment en géophysique et en médecine pour estimer la distribution de la résistivité électrique spécifique (Bieker et Rust 2010b). Elle a été utilisée pour étudier des arbres sur pied de manière non destructrice pour la première fois en 1998 (Just et al. 1998 *dans* Bieker et Rust 2010b) et a été employée depuis pour mesurer l'importance de la carie (al Hagrey 2007; Bieker et al. 2010; Brazee et al. 2010; Wunder et al. 2013; Humplík et al. 2016), du bois de cœur coloré (Weihs et al. 1999 *dans* Bieker et Rust 2010b) et de l'aubier (al Hagrey 2007). Elle permet en effet d'obtenir une distribution spatiale de la résistance électrique dans le bois de l'arbre, qui peut être influencée principalement par la teneur en eau, la structure des cellules et la concentration en ions (Göcke 2011). Elle permet de différencier le bois de cœur de l'aubier parce que la teneur en humidité plus élevée de l'aubier est associée à une résistance électrique moins grande (al Hagrey 2007). Elle a été utilisée avec succès pour délimiter l'aubier chez des espèces de conifères et des espèces feuillues à zone poreuse (Bieker et Rust 2010a; Bieker et Rust 2010b, Guyot et al. 2013; Wang et al. 2016, Humplík et al. 2016), mais n'a été utilisée que pour une seule espèce feuillue à pores diffus, le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) (Hanskötter 2004 *dans* Humplík et al. 2016). Le périmètre de l'aubier des espèces feuillues à pores diffus est irrégulier et difficile à mesurer (Rogers et

Hinckley 1979). Sur ces espèces, Vertessy et al. (1995) ont d'ailleurs suggéré de remplacer les mesures de surface d'aubier réalisées à partir de carottes dendrométriques par des caractéristiques plus facilement mesurables, comme le DHP. Compte tenu de l'irrégularité de l'aubier chez ces espèces, la TIE pourrait permettre de mesurer la surface d'aubier de manière précise et relativement rapide.

Pour cette étude, nous avons comparé différentes variables permettant d'estimer la surface foliaire de l'éérable à sucre et du bouleau jaune. Nous avons testé la surface d'aubier à 1 m au-dessus du sol déterminée à partir de trois méthodes : 1) le prélèvement de disques de bois, 2) le prélèvement de carottes dendrométriques et 3) la tomographie de l'impédance électrique. Nous avons également testé : 4) la surface d'aubier à la base de la cime vivante déterminée à partir de disques, 5) la surface de la cime et 6) le diamètre de la cime. Les objectifs de cette étude étaient 1) de déterminer le meilleur estimateur de la surface foliaire pour l'éérable à sucre et le bouleau jaune et 2) de créer un modèle d'estimation de la surface foliaire valide pour une grande région géographique à partir de caractéristiques facilement mesurables. Nous avons échantillonné des arbres provenant de trois stations dispersées sur l'ensemble de la zone des forêts feuillues du Québec.

1.2 Méthodes

1.2.1 Aires d'étude

Les arbres échantillons proviennent de trois stations représentant différentes régions de la forêt feuillue du Québec. La station de Mont-Laurier se trouve dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, alors que les stations de Biencourt et de Duchesnay se trouvent dans la sapinière à bouleau jaune. Les précipitations annuelles moyennes de Mont-Laurier sont de 1000 mm, celles de Biencourt entre 1000 et 1100 mm et celles de Duchesnay se situent entre 1200 et 1600 mm. La température annuelle moyenne de Biencourt et de Duchesnay est de 2,5 °C et celle de Mont-Laurier varie entre 2,5 et 5 °C. Le relief des trois stations est en général composé de collines bien drainées avec une pente moyenne de 15° (Tableau 1.1).

Tableau 1.1 Caractéristiques du domaine bioclimatique (Robitaille et Saucier 1998) des stations d'étude et caractéristiques des arbres études. Les valeurs minimales et maximales sont entre parenthèses.

Description	Sites			
	Mont-Laurier	Biencourt	Duchesnay	
Location	46,65°N, 75,64°O	48,01°N, 68,50°O	46,94°N, 71,67°O	
Altitude (m)	475	380	275	
Relief	Hautes collines, bien drainées, pente de 15°	Collines, bien drainées, pente de 15°	Collines, bien drainées, pente de 15°	
Domaine bioclimatique	Érablière à bouleau jaune	Sapinière à bouleau jaune	Sapinière à bouleau jaune	
Roche mère	Ignée ou métamorphique	Sédimentaire	Ignée ou métamorphique	
Précipitations annuelles (mm)	1000	1000-1100	1200-1600	
Température annuelle moyenne (°C)	2,5-5	2,5	2,5	
Surface terrière (m²/ha)	24,71 (±0,83)	26,73 (±1,95)	21,24 (±0,59)	
Essence	ERS	ERS	ERS	BOJ
Âge moyen (an)	132 (53-254)	92 (41-152)	-	-
Hauteur moyenne (m)	18,9 (7,3-24,1)	19,1 (7,8-23)	18,9 (7,6-25,4)	17,2 (8,5-26,7)
Diamètre à hauteur de poitrine moyen (DHP) (mm)	338 (71-550)	335 (68-546)	258 (64-519)	263 (63-496)
Hauteur de la première branche vivante moyenne (m)	8,5 (1,6-13,3)	6,3 (1,5-9,8)	9,0 (2,3-15,7)	7,2 (1,5-13,7)
Nombre d'arbre échantillons	39	40	31	20
Arbres par classe de vigueur				
M	7	8	11	5
S	8	8	3	1
C	8	8	0	1
R	8	8	0	3
A (≤ 25 cm DHP)	8	8	17	10

Note : Ce tableau a été adapté de Baral et al. (2013). ERS : Érable à sucre, BOJ : Bouleau jaune.

1.2.2 Échantillonnage

Les stations de Mont-Laurier, Biencourt et Duchesnay ont été échantillonnées en 2010, 2011 et 2016, respectivement. Nous avons sélectionné 39 arbres à Mont-Laurier, 39 arbres à Biencourt et 51 arbres à Duchesnay provenant de peuplements naturels de structure inéquienne et représentant un large spectre de DHP et de classes de vigueur, sauf dans le cas de la station de Duchesnay pour laquelle les arbres vigoureux étaient peu disponibles (Tableau 1.1).

La vigueur des arbres a été évaluée à partir du système de classification MSCR qui est basé sur l'interprétation des défauts et des anomalies des arbres. Ce système vise à identifier en priorité les arbres qui mourront ou se dégraderont avant la prochaine coupe partielle qui est généralement planifiée sur un horizon d'environ 20 ans (Boulet et Landry 2015). On s'intéresse à déterminer le premier défaut le plus grave sur un arbre, qui détermine sa classe de vigueur. Les défauts sont regroupés en huit catégories: 1) les sporophores et les stromas, 2) les nécroses du cambium, 3) les défauts du tronc, 4) les anomalies du pied et des racines, 5) les fentes et les fissures de l'écorce, 6) les vermoultures et les piqûres d'oiseaux, 7) les anomalies du houppier et 8) les défauts d'élagage et d'embranchement. Les classes se définissent comme suit : la classe M est pour les arbres voués à mourir d'ici la prochaine coupe (± 20 ans); la classe S pour les arbres qui risquent de se dégrader, mais dont la survie n'est pas menacée; la classe C pour les arbres défectueux, mais en croissance, à conserver, dont le bois marchand ne risque pas de se dégrader; et finalement la classe R pour les arbres d'avenir en réserve, sains et vigoureux.

Avant l'abattage des arbres échantillons, nous avons noté le DHP ($\pm 0,1$ cm), la hauteur totale et la hauteur de la première branche vivante ($\pm 0,1$ m). De plus, nous avons mesuré le rayon de la cime ($\pm 0,01$ m) à partir du centre du tronc jusqu'à l'extrémité de la cime dans quatre directions (N, E, S et O) selon une méthode de visée verticale (Russel et Weiskittel 2011).

1.2.3 Surface foliaire

Après l'abattage des arbres échantillons, nous avons mesuré le diamètre et la hauteur de chaque branche primaire. Une technique d'échantillonnage aléatoire de branche (randomized branch sampling, RBS) a été appliquée pour estimer la surface foliaire (Valentine et al. 1994). Après avoir divisé la cime en trois parties égales, deux branches primaires ont été sélectionnées aléatoirement dans chaque tiers selon une probabilité proportionnelle au diamètre carré de la branche. Chaque branche sélectionnée a été sous-échantillonnée selon les principes du RBS. Deux itinéraires ont été suivis pour chaque branche primaire sélectionnée de manière à avoir deux échantillons de feuilles par branche, pour un total de 12 échantillons par arbre. Chaque itinéraire était déterminé en choisissant au hasard une branche provenant de chaque nœud le long des branches primaires sélectionnées. Le commencement de chaque itinéraire était l'endroit où le diamètre de la branche primaire était mesuré. Chaque itinéraire se terminait lorsque le diamètre de la branche était inférieur à 15 mm. Le feuillage de cette branche était conservé et sa probabilité d'échantillonnage inconditionnelle était calculée. Cinq feuilles choisies aléatoirement par échantillon ont été conservées dans une presse afin d'en mesurer la surface et le rapport entre leur surface et leur masse sèche.

Au laboratoire, le feuillage frais de chaque échantillon de Duchesnay a été séché dans un four à 70 °C pendant 48 heures, puis pesé. Pour les échantillons de Biencourt et de Mont-Laurier, 20 feuilles de masse connue par échantillon ont été sélectionnées, puis séchées à 70 °C pendant 48 heures. La masse sèche de l'échantillon a ensuite été estimée selon le rapport entre la masse fraîche et la masse sèche des 20 feuilles sous-échantillonnées.

Pour connaître le rapport entre la masse et la surface de chaque échantillon, la surface des cinq feuilles pressées par échantillon a été mesurée avec le logiciel WinFolia (Regent Instruments, Québec, Canada), puis elles ont été séchées et pesées pour obtenir leur masse sèche. La surface foliaire de chaque branche échantillon a été estimée en utilisant la surface foliaire des deux échantillons foliaires à l'aide de l'équation 1.1 (Gregoire et al. 1995). Par la suite, la relation entre la surface terrière de chaque branche échantillon et la surface foliaire obtenue avec l'équation 1.1 a été utilisée pour estimer la surface foliaire totale de chaque arbre échantillon.

$$\widehat{B}_{LA} = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^2 \frac{y_i}{p_i} \quad (1.1)$$

où :

\widehat{B}_{LA} : Surface foliaire de la branche échantillon

y_i : Surface foliaire de l'échantillon i

(masse foliaire de l'échantillon i * rapport surface/masse foliaire de l'échantillon i)

p_i : Probabilité d'échantillonnage inconditionnelle de l'échantillon i .

1.2.4 Estimateurs de la surface foliaire

La surface d'aubier est une mesure couramment utilisée pour estimer la surface foliaire totale des arbres (Waring et al. 1982). Dans le but d'établir des relations allométriques visant à estimer la surface foliaire, nous avons d'abord utilisé trois mesures d'aubier provenant de : 1) disques de bois à 1 m au-dessus du sol, 2) carottes dendrométriques prélevées à 1 m au-dessus du sol et 3) disques de bois à la base de la cime vivante. Pour la station de Duchesnay, des disques de bois d'environ 2 cm d'épaisseur ont été récoltés à 1 m au-dessus du sol et à la base de la cime vivante. Nous avons aussi récolté des carottes dendrométriques orientées vers le haut de la pente pour éviter le bois de compression. La surface d'aubier, qui est une zone dans laquelle les cellules de parenchyme entreposent de l'amidon, a été identifiée en colorant le disque frais avec une solution contrastante à base d'iode et d'iodure de potassium (IKI) 2,5 % (Kutscha et Sachs 1962). Ceci a permis de tracer la limite entre le bois d'aubier et le bois de cœur. Les disques ont ensuite été photographiés, étalonnés et la surface d'aubier a été calculée à l'aide du logiciel ArcGIS (ESRI, Redlands, États-unis). Dans le cas des carottes dendrométriques, la largeur d'aubier a été déterminée en les colorant avec une solution d'IKI, puis la surface d'aubier a été calculée en considérant que la découpe des arbres à 1 m était parfaitement circulaire et que sa surface pouvait être estimée uniquement à partir du diamètre à 1 m de l'arbre. Pour les stations de Mont-Laurier et de Biencourt, des disques de bois d'environ 2 cm d'épaisseur ont été récoltés à 1,3 m au-dessus du sol et à la base de la cime vivante. Le rayon quadratique moyen de l'aubier a été calculé à partir de huit mesures de rayon tel que suggéré par Wiemann et al. (2002) pour obtenir une mesure la moins biaisée possible de la forme irrégulière de l'arbre.

À la station de Duchesnay, nous avons également utilisé une mesure d'aubier provenant d'une tomographie de l'impédance électrique prise à 1 m au-dessus du sol à l'aide de l'appareil *Picus TreeTronic*, un tomographe de l'impédance électrique multicanaux et multi-électrodes (Argus Electronic GmbH, Rostock, Allemagne). Toutes les mesures ont été prises de manière standardisée selon le manuel d'utilisation de l'instrument (Göcke 2011). Les mesures ont été prises lors de journées ensoleillées, suivant plusieurs jours sans précipitations significatives. Des clous conducteurs, espacés également autour de la circonférence de l'arbre, ont été plantés dans le tronc jusqu'à ce qu'ils touchent l'aubier. Entre 20 et 24 clous ont été utilisés par arbre, dépendamment du DHP. Un pied à coulisse a été utilisé pour mesurer la distance entre les électrodes, ce qui a permis d'établir la forme de la coupe transversale de l'arbre à l'aide du logiciel *Picus*. Pour tracer le tomogramme avec le logiciel *Picus*, nous avons utilisé un lissage par défaut de 20 et un maillage maximal de 8, ce qui s'est avéré efficace pour distinguer l'aubier du bois de cœur (Figure 1.1). La surface d'aubier des tomogrammes a été mesurée à l'aide du logiciel ArcGIS.

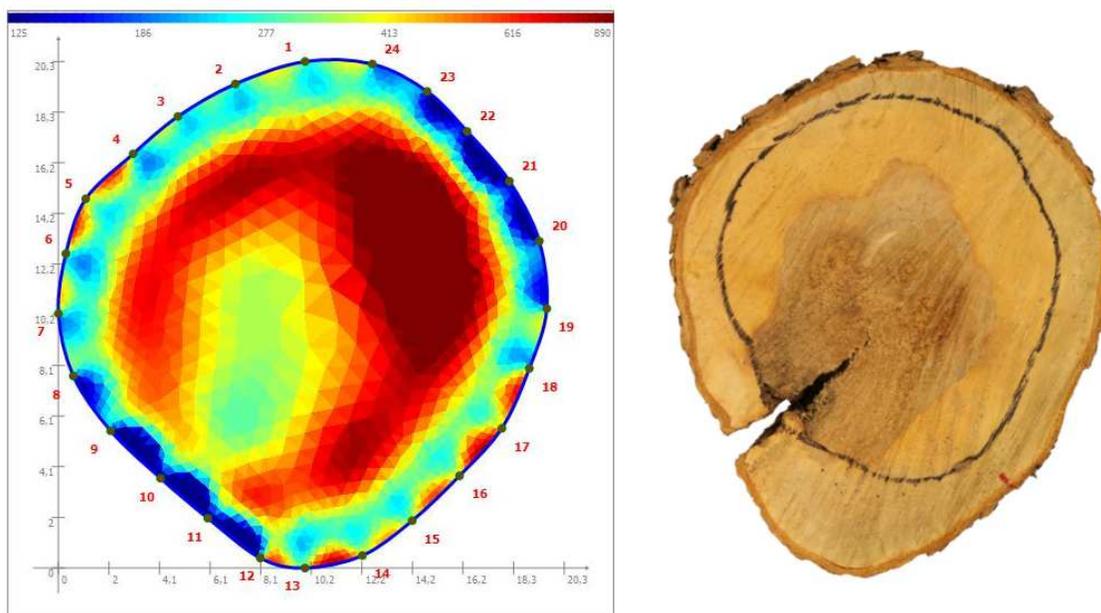


Figure 1.1 Tomogramme et disque du même érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.). La limite entre le bois de cœur et le bois d'aubier était définie par l'anneau vert entre la zone bleue et la zone rouge, correspondant à l'augmentation abrupte de résistance électrique.

Nous avons finalement utilisé la surface et le diamètre de la cime comme estimateurs de la surface foliaire. Nous avons testé plusieurs formes de cime et qui représentait le mieux la surface foliaire du l'érable à sucre et du bouleau jaune était une forme adaptée de Pretzsch (2009) (Figure 1.2, Équation 1.2). Le rayon quadratique moyen a été utilisé pour calculer la surface et le diamètre de la cime.

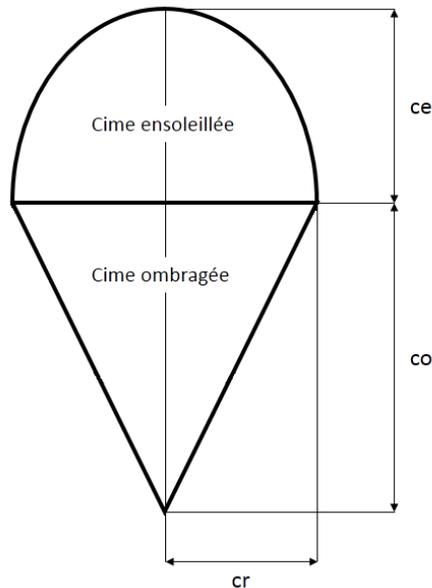


Figure 1.2 Forme de la cime adaptée de Pretzsch (2009). La portion de la cime ensoleillée (ce) et la portion de la cime ombragée (co) représentent respectivement 40 % et 60 % de la longueur totale de la cime.

$$SC = \pi cr / 6 ce^2 [(4ce^2 + cr^2)^{\frac{2}{3}} - cr^3] + \pi cr \sqrt{co^2 + cr^2} \quad (1.2)$$

où :

SC : Surface de la cime

cr : Rayon quadratique moyen de la cime

ce : Longueur de la cime ensoleillée (40 % de la longueur totale de la cime)

co : Longueur de la cime ombragée (60 % de la longueur totale de la cime)

1.2.5 Analyses statistiques

Comme les analyses préliminaires indiquaient que la surface foliaire augmentait non linéairement avec une augmentation de la taille de l'arbre, un modèle non-linéaire a été ajusté avec la fonction *nls* du module *stats* de la version 3.3.2 du logiciel R (R Development Core Team 2016). Ce modèle non linéaire (Équation 1.3) a été utilisé pour établir la relation entre la surface foliaire et chaque estimateur. Nous avons utilisé le coefficient de détermination (R^2) et l'erreur type résiduelle (ETR) pour comparer les modèles. La normalité des résidus et l'homogénéité de la variance ont été validées respectivement avec les tests de Shapiro-Wilk et de Levene, jumelés à l'analyse graphique des résidus. Les intervalles de confiance ($\alpha = 0,05$) des modèles non-linéaires ont été calculés par rééchantillonnage (bootstrap), tel que suggéré par Baty et al. (2015). La comparaison des modèles d'estimation de la surface foliaire entre les stations a été faite en comparant les valeurs F selon une méthode décrite par Potvin et al. (1990), jumelée à l'inspection visuelle des intervalles de confiance. Nous avons considéré qu'il n'y avait pas de différence significative entre les prédictions de deux modèles si leurs intervalles de confiance se superposaient.

$$SF_i = b_1 x_i^{b_2} \quad (1.3)$$

où :

SF : Surface foliaire de l'arbre échantillon i

x_i : Estimateur de l'arbre échantillon i

1.3 Résultats

1.3.1 Comparaison des estimateurs de surface foliaire

Puisque Duchesnay était la seule station pour laquelle ont été mesurées toutes les variables visant à estimer la surface foliaire, nous avons d'abord utilisé les arbres de cette station pour comparer l'efficacité des six estimateurs de la surface foliaire pour les deux essences.

Pour l'érable à sucre, la surface d'aubier à la base de la cime vivante est le meilleur estimateur avec un coefficient de détermination (R^2) de 0,7285 (Tableau 1.2). Les modèles utilisant la surface d'aubier déterminée à partir du tomogramme et de la surface de la cime ont sensiblement le même R^2 , soit 0,5940 et 0,6001, respectivement. De même, les modèles de la surface d'aubier déterminée à partir des disques et des carottes dendrométriques à 1 m ont également des R^2 semblables (0,3296 et 0,3582). Il est à noter que la surface d'aubier déterminée à partir des disques à 1 m était en moyenne 204 % celle déterminée à partir des tomogrammes (Figure 1.3).

Tableau 1.2 Valeurs estimées des paramètres des modèles d'estimation de la surface foliaire pour l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) de la station de Duchesnay (Équation 1.3) ($n = 31$).

Estimateur	Paramètre	Estimé	ETE ^a	R^2	ETR ^b
Disques – 1 m	b_1	5,0410	6,0323	0,3296	88,22
	b_2	0,6262	0,2149		
Carottes – 1 m	b_1	3,6046	4,1721	0,3582	86,32
	b_2	0,6547	0,1955		
Tomogrammes – 1 m	b_1	1,3712	1,2597	0,5940	68,66
	b_2	0,9737	0,1777		
Disques - Base cime	b_1	0,9784	0,7744	0,7285	56,14
	b_2	1,0139	0,1485		
Surface de cime	b_1	0,7532	0,7919	0,6001	68,14
	b_2	1,0592	0,1995		
Diamètre de cime	b_1	5,3145	3,6703	0,5430	72,84
	b_2	1,7310	0,3307		

a : Erreur type de l'estimé

b : Erreur type résiduelle

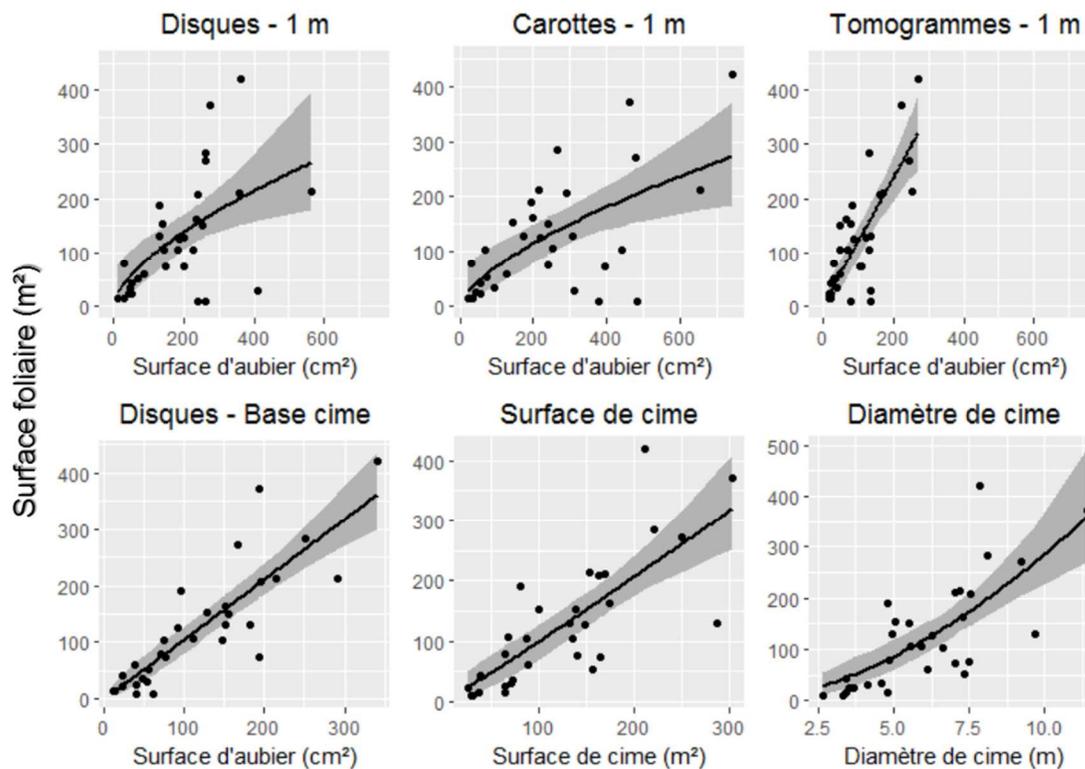


Figure 1.3 Surface foliaire en fonction des différents estimateurs pour l'érable à sucre de la station de Duchesnay (n = 31).

Dans le cas du bouleau jaune, la surface d'aubier déterminée à partir du tomogramme et le diamètre de la cime sont les deux meilleurs estimateurs de la surface foliaire avec des R^2 respectifs de 0,6463 et 0,5905, respectivement (Tableau 1.3). La surface de la cime est aussi un bon estimateur de la surface foliaire, bien que la qualité de l'ajustement soit légèrement inférieure à celles des deux précédentes variables. Les modèles utilisant la surface d'aubier déterminée à partir des disques à 1 m et des disques à la base de la cime vivante ont des R^2 plutôt faibles et semblables (Tableau 1.3), et la dispersion des points autour de la courbe de régression n'est pas régulière (Figure 1.4).

Tableau 1.3 Valeurs estimées des paramètres des modèles d'estimation de la surface foliaire pour le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Brit.) de la station de Duchesnay (Équation 1.3) (n = 20).

Estimateur	Paramètre	Estimé	ETE ^a	R ²	ETR ^b
Disques – 1 m	b_1	7,1118	11,7344	0,2577	106
	b_2	0,5918	0,3059		
Carottes – 1 m	b_1	46,1454	57,9422	0,0596	119,3
	b_2	0,2176	0,2312		
Tomogrammes – 1 m	b_1	3,7329	3,2280	0,6463	73,17
	b_2	0,7856	0,1647		
Disques - Base cime	b_1	12,6088	18,0388	0,2224	108,5
	b_2	0,5156	0,2844		
Surface de cime	b_1	1,0210	1,4929	0,5287	84,45
	b_2	1,0346	0,2836		
Diamètre de cime	b_1	6,0139	5,2037	0,5905	78,73
	b_2	1,8182	0,4349		

a : Erreur type de l'estimé

b : Erreur type résiduelle

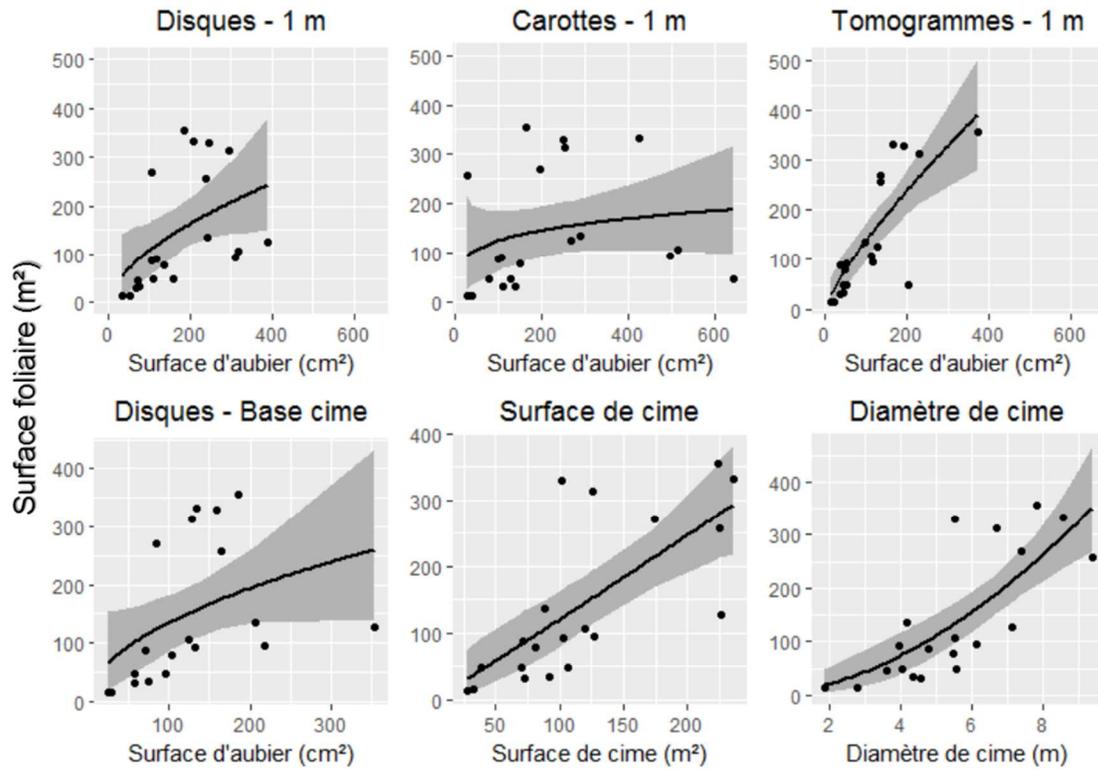


Figure 1.4 Surface foliaire en fonction des différents estimateurs pour le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Brit.) de la station de Duchesnay (n = 20).

1.3.2 Modèle provincial

Afin d'élargir à l'échelle provinciale la portée des résultats obtenus à Duchesnay, nous avons vérifié si les deux meilleurs estimateurs de la station de Duchesnay qui étaient disponibles pour les deux autres stations (surface de la cime et diamètre de la cime) permettaient d'estimer la surface foliaire avec précision. Cette analyse a été faite pour l'érable à sucre seulement puisqu'aucun bouleau jaune n'a été échantillonné à Mont-Laurier et à Biencourt.

Tout d'abord, nous avons utilisé une méthode de comparaison paramétrique des modèles ajustés par régression non linéaire, décrite par Potvin et al. (1990), pour vérifier si la classe MSCR avait un effet sur la surface foliaire, puisque la plupart des arbres de Duchesnay étaient classés « M », ce qui n'était pas le cas des deux autres stations (Tableau 1.1). Les valeurs de F de 0,33 pour la surface de la cime et de 0,48 pour le diamètre de la cime sont largement inférieures à la valeur critique ($\alpha = 0,05$) ($F_{8, 68} = 2,08$), ce qui indique qu'il n'y a pas de différence significative d'estimation de la surface foliaire entre les classes M, S, C et R. Cette analyse a été réalisée avec les arbres de plus de 24 cm de DHP seulement, puisqu'uniquement ceux-ci avaient une évaluation MSCR. L'absence de différence indique qu'il est possible d'estimer la surface foliaire à partir de la surface de cime ou du diamètre de cime indépendamment de la classe MSCR des arbres.

Nous avons ensuite utilisé de nouveau la méthode décrite par Potvin et al. (1990), mais cette fois pour vérifier s'il y avait des différences d'estimation de la surface foliaire entre les trois stations. Les valeurs de F de 0,65 pour la surface de la cime et de 1,88 pour le diamètre de la cime sont inférieures à la valeur critique ($\alpha = 0,05$) ($F_{6, 101} = 2,19$), ce qui indique qu'il n'y a aucune différence significative entre les modèles. Dans le cas du diamètre de la cime, bien que la valeur calculée de F (1,88) soit aussi inférieure à la valeur critique ($\alpha = 0,05$) ($F_{6, 101} = 2,19$), l'écart entre les deux valeurs est beaucoup plus petit que dans le cas de la surface de la cime. De plus, une analyse visuelle du chevauchement des intervalles de confiance associés aux trois stations indique qu'une légère différence d'estimation de surface foliaire existe entre les stations de Mont-Laurier et de Biencourt (Figure 1.5). Nous avons donc utilisé seulement la surface de la cime pour bâtir un modèle global valide pour l'ensemble de la région géographique représentée par les trois stations (Tableau 1.4, Figure 1.6).

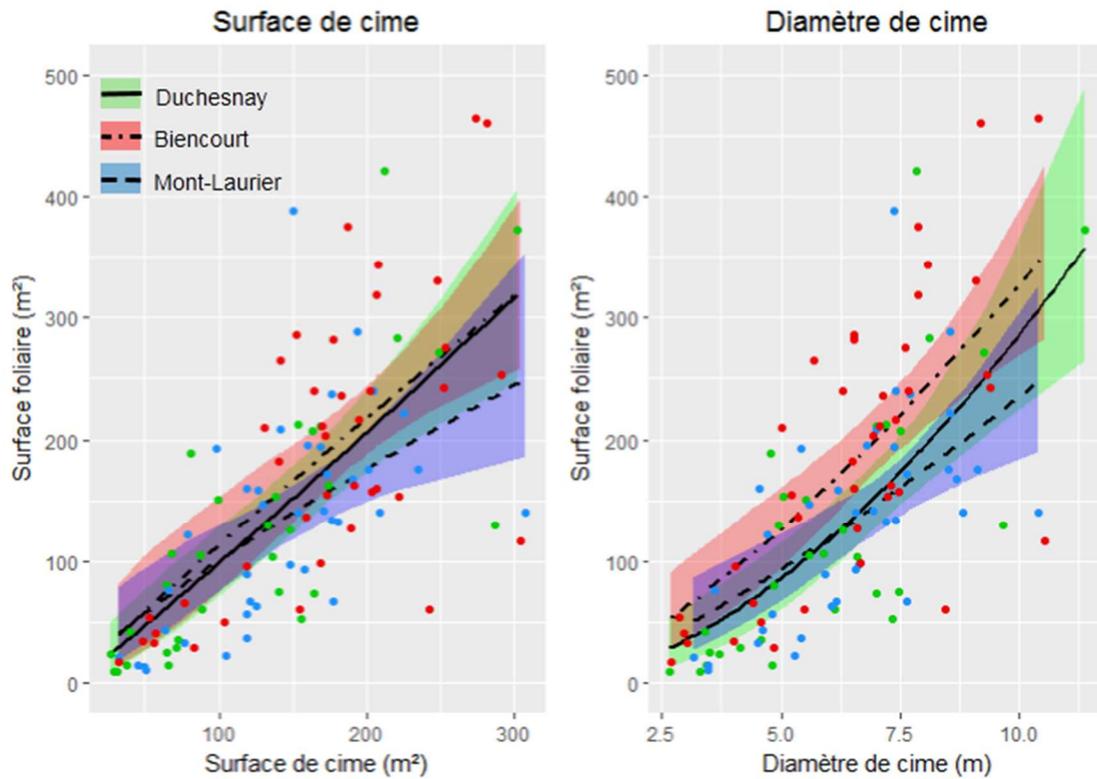


Figure 1.5 Surface foliaire en fonction de la surface de la cime et du diamètre de la cime pour l'éérable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.).

Tableau 1.4 Valeurs estimées des paramètres du modèle d'estimation de la surface foliaire pour l'éérable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) à partir des trois stations (Équation 1.3) (n = 110).

Estimateur	Paramètre	Estimé	ETE ^a	R ²	ETR ^b
Surface de cime	b_1	1,1212	0,7501	0,4857	76,45
	b_2	0,9813	0,1269		

a : Erreur type de l'estimé

b : Erreur type résiduelle

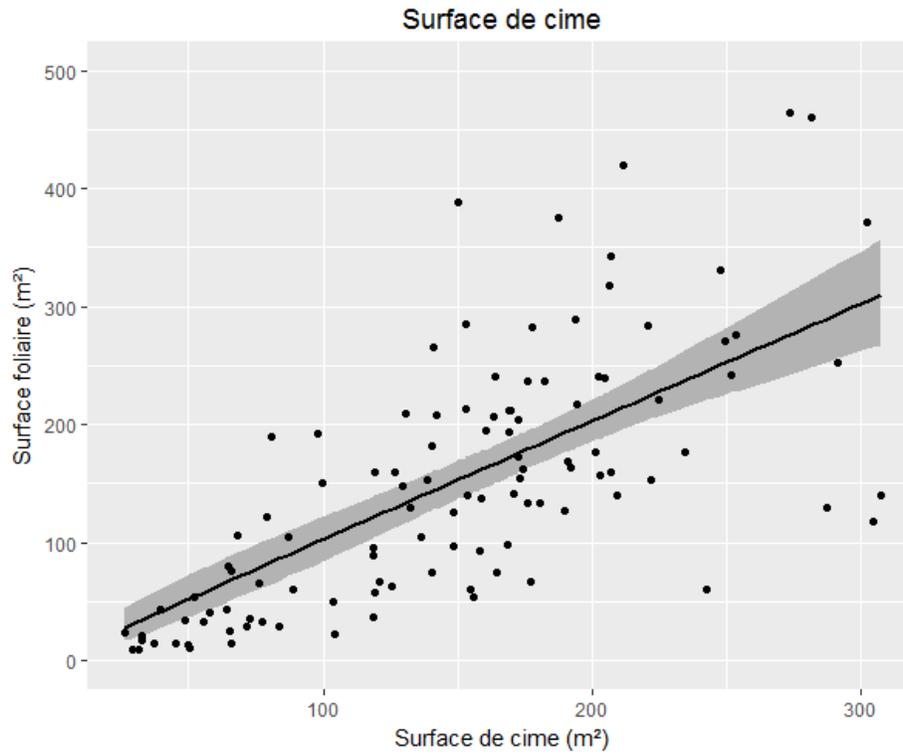


Figure 1.6 Surface foliaire en fonction de la surface de cime pour l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) (n = 110).

1.4 Discussion

1.4.1 Comparaison des estimateurs de la surface foliaire

Le premier objectif de cette étude était de déterminer le meilleur estimateur de la surface foliaire pour l'érable à sucre et le bouleau jaune.

L'aubier déterminé à partir de la TIE est le meilleur estimateur de la surface foliaire pour le bouleau jaune ($R^2 = 0,6463$) et le troisième pour l'érable à sucre ($R^2 = 0,5940$). La surface d'aubier déterminée à partir des disques avec une solution contrastante était en moyenne deux fois plus grande que celle déterminée à partir des tomogrammes pour l'érable à sucre. Ces résultats concordent partiellement avec ceux de Rust (1999), pour qui la largeur de l'aubier du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) déterminée avec une solution contrastante était 1,17 fois plus grande que celle déterminée par tomographie informatique. Bieker et Rust (2010b) ont également déterminé une largeur d'aubier 1,28 fois plus grande par solution contrastante que par la TIE pour le pin sylvestre. Le rapport entre la surface d'aubier estimée à partir des disques et des tomogrammes de la présente étude est donc beaucoup plus grand que celui constaté par Rust (1999) et Bieker et Rust (2010b). Ceci peut être attribué à l'aubier représentant une plus grande portion de la surface terrière chez l'érable à sucre et dans lequel le flux de sève diminue progressivement vers le cœur chez les espèces à pores diffus. En effet, la limite entre le bois d'aubier et le bois de cœur est progressive et irrégulière, donc difficile à délimiter chez les essences feuillues à pores diffus (Gebauer et al. 2008). On retrouve chez ces essences des cellules de parenchyme vivant dans une grande proportion de l'arbre et leur contenu en amidon diminue graduellement du cambium vers le cœur de l'arbre. Les cellules de parenchyme de l'érable à sucre peuvent vivre jusqu'à 100 ans et leur mort est graduelle et irrégulière (Good et al. 1955).

La TIE semble donc délimiter la partie de l'aubier où le flux de sève est le plus important, c'est-à-dire dans les premiers centimètres extérieurs du tronc, qui représente environ 25% de la largeur totale de l'aubier chez les espèces à pores diffus (Gebauer et al. 2008). Cette portion de l'aubier est surestimée par l'application d'une solution contrastante. La TIE a été utilisée avec succès par plusieurs auteurs pour délimiter l'aubier (Bieker et Rust 2010a; Bieker et Rust 2010b, Guyot et al. 2013; Wang et al. 2016, Humplík et al. 2016). Dans notre étude, bien que la TIE n'identifie qu'une partie de l'aubier, il s'agit de la méthode qui permet

le mieux de relier la surface d'aubier à la surface foliaire, ce qui indique que cette méthode permet de délimiter l'aubier fonctionnellement actif pour l'érable à sucre et le bouleau jaune.

Concernant l'utilisation d'une solution contrastante d'IKI, la surface d'aubier à la base de la cime vivante est l'estimateur qui permet d'estimer le mieux la surface foliaire dans le cas de l'érable à sucre ($R^2 = 0,7285$). Cependant, il est difficile de prélever un échantillon de bois de façon non destructive à la base de la cime vivante des gros arbres. Pour cette raison, l'évaluation de la surface d'aubier se fait généralement à 1 ou 1,3 m, mais les résultats obtenus à partir de disques de bois prélevés à 1 m sont beaucoup moins précis ($R^2 = 0,3296$). Ces résultats peuvent être expliqués par le fait que la largeur de l'aubier tend à augmenter avec le diamètre et l'âge d'un arbre (Cermák et Nadezhdina 1998) et on peut observer une plus grande variation de la surface d'aubier avec une augmentation du diamètre des arbres (Gebauer et al. 2008). On retrouve également une plus grande variation de la proportion de la surface d'aubier à 1 m qu'à la base de la cime (Giroud 2005). Or, nous avons effectivement observé une plus grande variation de la surface d'aubier sur les disques prélevés à 1 m, qui comportent plus de cernes annuels et ont un plus grand diamètre, comparativement aux disques récoltés à la base de la cime, ce qui explique l'écart de précision entre ces deux estimateurs.

La faiblesse de cette méthode pour délimiter l'aubier à 1 m pourrait également être attribuable au fait que la plupart des arbres utilisés pour cette relation avaient une classe de vigueur « M », qui représente des arbres non vigoureux dont une grande proportion portait des nécroses du cambium ou des blessures du tronc, sur lesquels il peut être plus difficile de distinguer l'aubier à la base de l'arbre. Notre modèle d'estimation de la surface foliaire à partir de la surface d'aubier des disques à 1 m est moins bon que celui de Chapman et Gower (1991) ($R^2 = 0,92$) pour l'érable à sucre, mais celui-ci était bâti à partir d'un échantillon d'arbres de plus petits DHP, n'ayant aucun dépérissement ou bris de cime et pour lesquels aucune évaluation de la vigueur n'est décrite.

Pour le bouleau jaune, l'utilisation d'une solution d'IKI ne nous a pas permis de délimiter l'aubier avec précision. Puisqu'aucune documentation n'existe au sujet de l'aubier pour cette essence et que nous ne pouvons donc pas comparer nos résultats à ceux de la littérature, nous pouvons conclure qu'il n'y a pas de différence de concentration d'amidon claire entre l'aubier et le bois de cœur. De plus, l'absence de lien entre la surface d'aubier établie à partir des carottes dendrométriques et la surface foliaire ($R^2 = 0,0596$) indique

qu'échantillonner un seul point autour du périmètre de l'arbre ne permet pas de prendre en compte le contour irrégulier de l'aubier et ajoute beaucoup d'erreur (Figure 1.3).

L'aubier déterminé à partir de la TIE est donc la mesure d'aubier qui permet le mieux d'estimer la surface foliaire, mais cette méthode présente certains désavantages. Premièrement, tel que démontré par Wang et al. (2016), cet appareil ne peut pas être utilisé dans des conditions d'humidité trop importantes puisqu'il tend à surestimer la surface d'aubier. Deuxièmement, cet appareil est dispendieux. Finalement, la récolte des données visant à établir un tomogramme est relativement longue par rapport au temps requis pour mesurer la cime d'un arbre.

Dans notre étude, la surface de la cime était le deuxième meilleur estimateur de la surface foliaire pour l'érable à sucre ($R^2 = 0,6001$) et le troisième pour le bouleau jaune ($R^2 = 0,5287$). Cet estimateur est le plus rapide à mesurer, ce qui permet d'obtenir de grands échantillons. La surface de la cime a été utilisée comme estimateur de la surface foliaire par plusieurs auteurs (Mäkelä et Albrektson 1992; Raulier et Ung 1997; Laubhann et al. 2010; Gsalptl et Sterba 2011) et tel qu'observé par Laubhann et al. 2010, les relations entre la surface de la cime et la surface foliaire avaient un coefficient très près de un (Tableaux 1.2, 1.3 et 1.4), ce qui indique que ces deux caractéristiques sont proportionnelles.

1.4.2 Modèle provincial

Le second objectif était de faire un modèle d'estimation de la surface foliaire pour l'érable à sucre, valide pour une grande région, et pour une large gamme de DHP et de classes de vigueur. Le modèle provincial d'estimation de la surface foliaire a été bâti à partir de la surface de la cime pour deux raisons. Premièrement, la surface de la cime était le meilleur estimateur pour lequel nous avons des données pour toutes les stations. Deuxièmement, la surface de la cime était le seul estimateur pour lequel la relation avec la surface foliaire ne différait pas entre les stations (Figure 1.5), ce qui a déjà été observé par Laubhann et al. (2010). Nous n'aurions pas pu utiliser la surface d'aubier comme estimateur pour bâtir un modèle provincial, puisque tel qu'observé par plusieurs auteurs, la relation entre la surface d'aubier et la surface foliaire varie entre des stations géographiquement éloignées, en plus d'avoir un faible pouvoir prédictif (Binkley et Reid 1984; Long et Dean 1986; Coyea et Margolis 1992; Laubhann et al. 2010). Bien qu'il n'y ait que peu de différence d'estimation

de la surface foliaire à partir du diamètre de la cime entre les stations étudiées (Figure 1.5), nous jugeons que cette différence est suffisante pour rendre cet estimateur peu intéressant à utiliser à l'échelle provinciale. La surface de la cime est donc le meilleur estimateur puisqu'il est indépendant de la station et il est facile et rapide à mesurer. Bien que notre modèle d'estimation de la surface foliaire à partir de la surface de la cime pour l'érable à sucre ait un moins bon pouvoir prédictif que celui trouvé par Raulier et Ung (1997) ($R^2 = 0,90$), il requiert moins de mesures de cime, et couvre une plus large gamme de DHP et une plus grande région géographique.

1.5 Conclusion

En fonction de nos résultats, nous recommandons d'utiliser la surface de la cime comme estimateur de la surface foliaire puisqu'elle peut être évaluée indépendamment des conditions météorologiques, est accessible, peu coûteuse et rapide à évaluer puisqu'elle ne requiert que quelques mesures de cime. C'est également le seul estimateur qui était indépendant de la station dans notre étude. Dans le cas où l'appareil est disponible, la TIE peut également donner de bons résultats, mais l'appareil est dispendieux et devrait être utilisé avec précaution puisqu'il tend à surestimer la surface d'aubier sous des conditions d'humidité trop élevées (Wang et al. 2016). Afin de bonifier la zone d'application du modèle d'estimation de la surface foliaire pour le bouleau jaune, de prochaines études devraient être menées sur d'autres stations.

Chapitre 2

Évaluation d'un système de classification basé sur la probabilité de mortalité

2.1 Introduction

Les forêts feuillues de l'Amérique du Nord ont commencé à être exploitées par coupe de jardinage au début du 20^e siècle (O'Hara 2002). Ce type de coupe a l'avantage de maintenir la structure inéquienne des peuplements tout en assurant un rendement pérenne en bois (Arbogast 1957; Nyland 1998). Au Québec, les forêts feuillues ont en général été exploitées jusqu'en 1980 par des coupes à diamètre limite priorisant la récolte des tiges de grande valeur, une pratique aujourd'hui définie comme de « l'écémage » (Laliberté et al. 2016). Ces coupes étaient associées à une récolte intéressante en bois de grande qualité, mais impliquaient une baisse de la qualité et de la productivité des peuplements résiduels (Guillemette et al. 2008).

Depuis le début des années 1980, les coupes à diamètre limite pratiquées au Québec ont progressivement été remplacées par des coupes de jardinage (e.g. Bédard et Majcen 2003). Afin d'améliorer davantage la vigueur et la qualité des peuplements résiduels, un nouveau système de classification basé sur la probabilité de mortalité des arbres a été instauré au Québec en 2005 (Boulet 2005). Visant à récolter les tiges les moins vigoureuses lors des coupes de jardinage, ce système définit la vigueur comme étant le risque de mortalité d'un arbre avant la prochaine récolte (Havreljuk et al. 2014; Boulet et Landry 2015).

Même si ce système de classification selon la « priorité de récolte » est basé sur les meilleures connaissances en pathologie forestière et que le suivi d'arbres dans provenant de plusieurs régions du Québec a suggéré son efficacité (Boulet et Landry 2015), peu d'études ont jusqu'à maintenant tenté de le valider de façon empirique. Parmi ces études, Guillemette et al. (2015) ont établi la probabilité de mortalité quinquennale de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) et du hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) à partir de parcelles dans lesquelles deux

évaluations des classes de vigueur (MSCR) ont été réalisées à cinq ans d'intervalle. Ils ont pu conclure que les arbres avec la plus basse vigueur (M) ont bel et bien un risque de mortalité plus élevé que ceux des autres classes. Toutefois, les différences de risque de mortalité entre les autres classes de vigueur (S, C et R) étaient moins grandes ou non significatives. Fortin et al. (2008) ont obtenu des résultats semblables en faisant correspondre les classes de vigueur aux classes de vigueur-qualité (1-2-3-4) (Majcen et al. 1990). Hartmann et al. (2008) ont également évalué la capacité des classes « MSCR » à prévoir la probabilité de mortalité de l'érable à sucre à partir de données rétrospectives d'accroissement radial des arbres. Ils ont observé une différence significative entre les classes « M » et « R », mais aucune différence entre les classes « S », « C » et « R ».

Ce système de classification n'a toutefois jamais été validé à l'aide d'un indice de vigueur quantitatif fondé sur la production annuelle de bois par unité de surface foliaire (efficacité de croissance) (Waring et al. 1980). Cet indice met en relation la production de bois et la capacité photosynthétique d'un arbre. Comme la croissance en diamètre représente une des dernières priorités d'allocation des ressources chez un arbre (Waring 1987), elle est considérée comme un indicateur adéquat de la capacité d'un arbre à stocker de l'amidon. L'efficacité de croissance est ainsi reconnue comme étant un bon indicateur de la vigueur des arbres (Christiansen et al. 1987) et a notamment été utilisée avec succès pour étudier la mortalité des arbres (Waring 1987) et la dynamique de croissance au sein des peuplements (Waring et al. 1981). Elle a également été employée pour quantifier la vigueur de peuplements éclaircis de pin tordu (*Pinus contorta* Dougl.) (Mitchell et al. 1983; Waring et Pitman 1985; Coops et al. 2009), la probabilité de mortalité du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) affecté par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) (Coyea et Margolis 1994) et la réaction de peuplements résineux à une éclaircie commerciale (Boivin-Dompierre et al. 2017). Elle a aussi été utilisée pour étudier la vigueur de l'érable à sucre dans la région des Grands Lacs (Reed et al. 1994).

Puisque l'indice d'efficacité de croissance requiert de connaître la surface foliaire des arbres, il ne permet pas une évaluation rétrospective de la vigueur, ce qui peut être réalisé à l'aide d'indices purement dendrométriques basés sur l'analyse des cernes de croissance (Hartmann et al. 2008). De tels indices sont largement utilisés et sont également reconnus comme de bons indicateurs de la vigueur (e.g. Pedersen 1998; Yao et al. 2001; Bigler et Bugmann 2003; Duchesne et al. 2003; Hartmann 2008).

L'objectif général de cette étude était d'établir un lien entre le système de classification selon la probabilité de mortalité et deux variables de vigueur quantitatives afin de vérifier sa capacité à identifier les arbres peu vigoureux. Cet objectif général se décline en trois objectifs spécifiques. Le premier objectif était de vérifier le lien entre les classes de vigueur des arbres et l'indice d'efficacité de croissance. Le second objectif était d'utiliser un indice de vigueur basé uniquement sur la croissance pour vérifier si les changements temporels de vigueur sont accompagnés par des changements de classe de vigueur. Le troisième objectif était d'établir une relation entre l'indice d'efficacité de croissance et des variables d'état des arbres et des peuplements pour être en mesure d'estimer la vigueur quantitative d'un arbre sur le terrain sans prélever de carotte dendrométrique. Pour atteindre ces objectifs, nous avons étudié l'érable à sucre et le bouleau jaune en raison de leur importance écologique et économique dans les forêts feuillues tempérées de l'Amérique du Nord (Havreljuk et al. 2013). Nous avons échantillonné des arbres provenant de six stations réparties sur l'ensemble de la zone des forêts feuillues du Québec.

2.2 Méthodes

2.2.1 Aires d'étude

Les arbres échantillonnés proviennent de six stations couvrant une grande partie de la zone de la forêt feuillue du Québec. Trois stations sont situées sur des terres publiques (Mont-Laurier: 46,65 °N, 75,64 °O; Duchesnay: 46,65 °N, 75,64 °O; et Biencourt: 48,01 °N, 68,50 °O), alors que les trois autres stations sont situées sur des propriétés privées appartenant à Domtar Corporation (Montréal, Québec) (45,47°- 46,47°O, 70,33°- 71,75°O) (Figure 2.1).

La station de Mont-Laurier se trouve dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, alors que les stations de Duchesnay et de Biencourt se trouvent dans la sapinière à bouleau jaune. Les stations situées sur les propriétés de Domtar se situent dans le domaine de l'érablière à bouleau jaune et de l'érablière à tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.) (Saucier et al. 2009). Le domaine de l'érablière à tilleul d'Amérique est caractérisé par une saison de croissance de 160 à 190 jours, une température annuelle moyenne entre 4 et 5 °C et des précipitations annuelles moyennes de 1000 à 1150 mm. Le domaine de l'érablière à bouleau jaune est caractérisé par une saison de croissance de 160 à 180 jours,

une température annuelle moyenne entre 2,5 et 5 °C et des précipitations annuelles moyennes de 950 à 1100 mm. Le domaine de la sapinière à bouleau jaune comporte une saison de croissance variant de 160 à 170 jours, une température annuelle moyenne entre 1,5 et 2,5 °C et des précipitations annuelles moyennes de 900 à 1100 mm. Le relief de toutes les stations est en général composé de collines bien drainées avec une pente moyenne de 15° sur un till de mince à épais (Robitaille et Saucier 1998). Toutes les stations échantillonnées étaient situées dans des peuplements naturels de structure inéquienne, composés d'érable à sucre (ERS), de bouleau jaune (BOJ) et d'érable rouge (*Acer rubrum* L.) avec une composition mineure de hêtre à grandes feuilles, de sapin baumier et d'épinette rouge (*Picea rubens* Sargent).

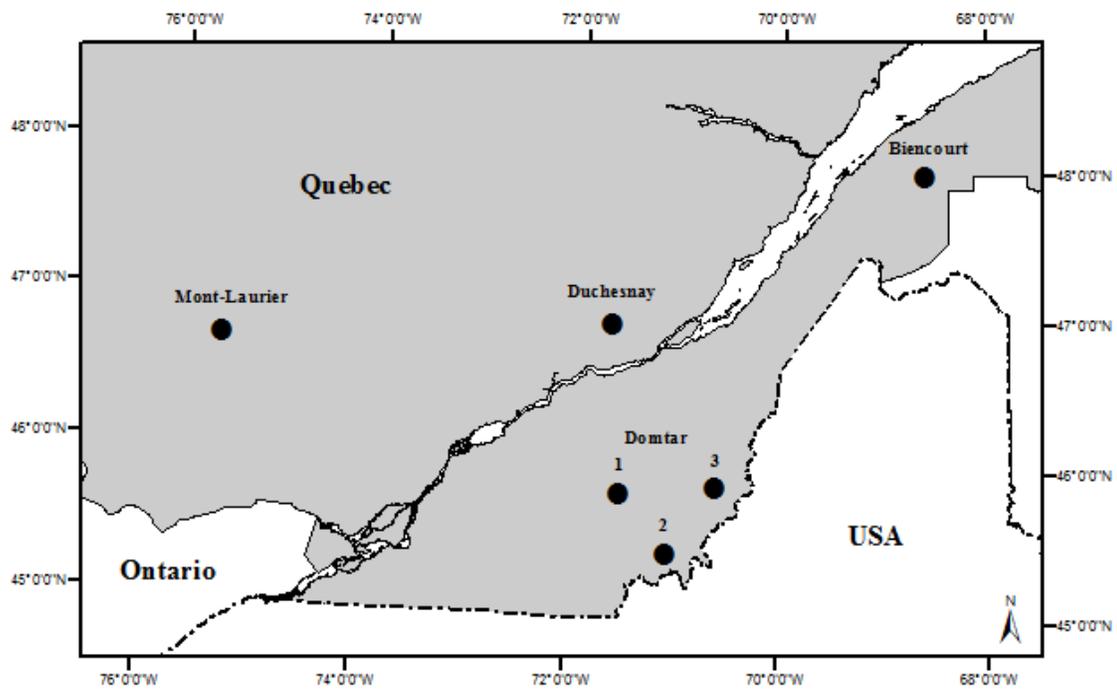


Figure 2.1 Localisation des stations.

2.2.2 Échantillonnage

Les stations de Mont-Laurier et de Biencourt ont été échantillonnées en 2010 et 2011, respectivement. À la station de Duchesnay, un premier échantillonnage a eu lieu en 2007 et 2008, puis un deuxième a été réalisé en 2016. Les arbres de ces stations ont été sélectionnés aléatoirement en respectant une distribution uniforme des diamètres à hauteur de poitrine (DHP) et des classes de vigueur (Tableau 2.1). Sur les stations appartenant à Domtar, un premier échantillonnage a eu lieu en 2006, puis un deuxième en 2016. Les arbres de ces stations proviennent de placettes échantillons permanentes, de forme circulaire (rayon de 11,28 m), qui ont été sélectionnées aléatoirement.

Tableau 2.1 Nombre d'arbres par station selon la classe de vigueur et l'essence.

Classe de vigueur	Duchesnay		Mont-Laurier		Biencourt		Domtar 1		Domtar 2		Domtar 3		Total
	ERS	BOJ	ERS	BOJ	ERS	BOJ	ERS	BOJ	ERS	BOJ	ERS	BOJ	
M	27	10	7	0	8	0	2	0	3	4	5	0	66
S	19	12	8	0	8	0	3	0	3	0	5	0	58
C	25	18	8	0	6	0	4	6	5	7	16	0	95
R	20	23	8	0	8	0	2	2	9	2	5	0	79
Total	91	63	31	0	30	0	11	8	20	13	31	0	298

Notes : - ERS, Érable à sucre; BOJ, Bouleau jaune.

- Classes de vigueur selon Boulet et Landry (2015). La description des classes est donnée à la section suivante.

Pour chaque essence, les arbres sélectionnés avaient entre 19,1 et 61,0 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et étaient distribués uniformément entre les classes de vigueur (Tableau 2.2). Lors de l'échantillonnage, le DHP ($\pm 0,1$ cm) et la classe de vigueur ont été notés pour chaque arbre. Nous avons aussi noté la hauteur totale et la hauteur de la base de la cime vivante ($\pm 0,1$ m). Le rayon de la cime ($\pm 0,01$ m) a ensuite été mesuré à partir du centre du tronc jusqu'à l'extrémité de la cime selon les quatre directions cardinales en utilisant une méthode de visée verticale (Russel et Weiskittel 2011). Une carotte dendrométrique a ensuite été prélevée à 1,3 m. Les carottes ont été séchées, collées sur des moulures de bois, puis sablées. La largeur des cernes a été mesurée avec le logiciel Windendro (Regent Instruments, Québec, Canada) et corrigée pour tenir compte du retrait radial lors du séchage.

Tableau 2.2 Nombre d'arbres échantillonnés par classe de vigueur et par classe de DHP pour les 6 stations.

DHP (cm)	M	S	C	R	Total
20 – 30	29	13	39	29	110
30 – 40	16	20	28	28	92
40 – 50	15	16	21	20	72
50 – 60	6	9	7	2	24
Total	66	58	95	78	298

2.2.3 Système de classification de la vigueur

Le système de classification de la vigueur est basé sur l'interprétation des défauts et des anomalies des arbres et vise à identifier en priorité ceux qui mourront ou se dégraderont avant la prochaine coupe, c'est-à-dire une période d'environ 20 ans (Boulet et Landry 2015). On s'intéresse à déterminer le premier défaut le plus grave sur un arbre, qui détermine sa classe de vigueur. Les défauts sont regroupés en huit catégories: 1) les sporophores et les stromas, 2) les nécroses du cambium, 3) les défauts du tronc, 4) les anomalies du pied et des racines, 5) les fentes et les fissures de l'écorce, 6) les vermoultures et les piqûres d'oiseaux, 7) les anomalies du houppier et 8) les défauts d'élagage et d'embranchement. Les classes se définissent comme suit : la classe M est pour les arbres voués à mourir d'ici la prochaine coupe (± 20 ans); la classe S pour les arbres qui risquent de se dégrader, mais dont la survie n'est pas menacée; la classe C pour les arbres défectueux, mais en croissance, à conserver, dont le bois marchand ne risque pas de se dégrader; et finalement la classe R pour les arbres d'avenir en réserve, sain et vigoureux.

2.2.4 Indices de vigueur

Nous avons utilisé l'indice d'efficacité de croissance pour sa capacité reconnue à évaluer adéquatement la vigueur des arbres. Nous avons également utilisé trois indices de vigueur basés uniquement sur la croissance afin de pouvoir évaluer la vigueur rétrospectivement à partir des carottes dendrométriques.

Indice d'efficacité de croissance

L'indice d'efficacité de croissance correspond à la production annuelle de bois par unité de surface foliaire (Waring et al. 1980). La surface foliaire a été estimée à partir de la surface de la cime à l'aide de la relation établie au chapitre 1. La production annuelle moyenne de bois a été déterminée en utilisant la largeur moyenne des cinq derniers cernes précédant l'année d'évaluation visuelle de la vigueur des arbres. La masse moyenne de bois produite annuellement par les arbres a été calculée avec l'équation 2.1, adaptée de Lambert et al. (2005) (Tableau 2.3).

$$M_b = \frac{\beta_1 * (DHP_t^{\beta_2} - DHP_{t-5}^{\beta_2})}{5} \quad (2.1)$$

où:

M_b : Production annuelle moyenne de bois (masse sèche, Kg);

β_i : Paramètres du modèle (voir tableau 2.3).

Tableau 2.3 Paramètres de l'équation de l'évaluation de la production annuelle de masse de bois (Lambert et al. 2005).

Essence	β_1	β_2
ERS	0,1315	2,3129
BOJ	0,1932	2,1569

Indices basés uniquement sur la croissance

Tous les indices basés sur la croissance ont été calculés pour les deux années auxquelles la classe de vigueur a été évaluée, et ce, pour des périodes Δt de 3, 5, 7 et 10 ans précédant l'année d'évaluation.

Le premier indice basé sur la croissance est l'accroissement en surface terrière de l'arbre pendant la période Δt considérée (Tableau 2.4). La surface terrière a été estimée à partir de la largeur des cernes de croissance. Le deuxième indice correspond au rapport entre l'accroissement en surface terrière d'une période considérée et la surface terrière au début de cette période. Le troisième indice de croissance correspond au rapport entre l'accroissement en surface terrière de la période considérée et l'accroissement en surface terrière d'une période de temps équivalente se terminant l'année précédant la période considérée. Cet indice permet de déterminer si la croissance d'un arbre est en augmentation (>1) ou en diminution (<1). Par exemple, pour une évaluation de la classe de vigueur faite en 2016, le premier indice calculé pour une période Δt de 3 ans correspond à l'accroissement en surface terrière des années 2013 à 2015. Nous n'avons pas considéré l'accroissement de l'année d'évaluation de la classe de vigueur puisque l'évaluation était faite durant la saison de croissance. Le deuxième indice calculé pour la même période correspond au rapport entre l'accroissement en surface terrière des années 2013 à 2015 et la surface terrière de l'arbre en 2012. Finalement, le troisième indice pour cette période correspond au rapport de l'accroissement en surface terrière des années 2013 à 2015 et des années 2010 à 2012.

Tableau 2.4 Équation des indices basés sur la croissance

Indice 1	$AST_{(t-\Delta t) \text{ à } (t-1)}$
Indice 2	$AST_{(t-\Delta t) \text{ à } (t-1)} / ST_{t-(\Delta t+1)}$
Indice 3	$AST_{(t-\Delta t) \text{ à } (t-1)} / AST_{(t-2\Delta t) \text{ à } (t-[\Delta t+1])}$
Notes :	<ul style="list-style-type: none">- AST: Accroissement en surface terrière.- t: Année de l'évaluation de la classe de vigueur.- Δt: Période de calcul de l'indice.

2.2.5 Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été faites avec la version 3.3.2 du logiciel R (R Development Core Team 2016). Pour tous les modèles, l'homogénéité de la variance et la normalité des résidus ont été testés pour s'assurer que les postulats de la régression linéaire étaient respectés.

Pour atteindre le premier objectif, qui était de vérifier le lien entre l'indice d'efficacité de croissance et la classe de vigueur des arbres, nous avons utilisé un modèle linéaire à effets mixtes avec la fonction *lme* du module *nlme* (Pinheiro et Bates 2017). Outre les variables mentionnées, ce modèle comportait aussi un effet fixe pour l'essence et un effet aléatoire pour la station. Nous avons utilisé le logarithme naturel de l'efficacité de croissance afin de respecter la normalité des résidus. Cette analyse a été réalisée avec l'ensemble de l'échantillon provenant des six stations.

Concernant le deuxième objectif, consistant à vérifier si un changement d'indice de vigueur d'un arbre pouvait être relié à un changement de classe de vigueur, nous avons utilisé les stations pour lesquelles il y a eu deux évaluations de la classe de vigueur, c'est-à-dire les stations de Duchesnay et celles sur les propriétés de Domtar. Nous avons d'abord déterminé l'indice de vigueur basé sur la croissance qui était le mieux relié à l'efficacité de croissance. Pour ce faire, nous avons utilisé un modèle linéaire à effets mixtes avec la fonction *lme* du module *nlme*. Les modèles ont été comparés avec le critère d'informations d'Akaike (AIC), une mesure de la perte d'informations qui résulte de l'utilisation du modèle pour expliquer une variable particulière (Burnham et Anderson 2002). Tel que suggéré par Mazerolle (2006), la différence entre les modèles et le modèle associé au plus bas AIC (ΔAIC , Δ_i) a été utilisé pour comparer les modèles. Nous avons également utilisé le poids de l'AIC (w_{t_i}), qui est la probabilité qu'un modèle soit le meilleur parmi ceux comparés (Burnham et Anderson 2002) et le coefficient de détermination (R^2). Nous avons ensuite utilisé un modèle linéaire à effets mixtes pour vérifier quel indice de vigueur basé sur la croissance était le mieux relié à la classe de vigueur avec une analyse de variance (ANOVA) des modèles. L'indice de vigueur basé sur la croissance qui était le mieux relié à la fois à l'efficacité de croissance et à la classe de vigueur a été choisi.

Une fois que le meilleur indice de vigueur quantitatif basé sur la croissance a été trouvé, nous avons utilisé la différence de cet indice entre les deux évaluations des classes de vigueur pour prédire la vigueur d'un arbre. Pour cette analyse, les classes « M » et « S »

ont été regroupées ensemble pour former la classe des arbres non vigoureux « 0 », alors que les classes « C » et « R » formaient la classe des arbres vigoureux « 1 ». L'évolution de la vigueur des arbres forme ainsi une matrice formée de quatre possibilités où «1-0» représente un arbre vigoureux à la première évaluation qui est devenu non vigoureux à la deuxième évaluation et «1-1» représente un arbre qui est demeuré vigoureux entre les deux évaluations. Puisque cette analyse visait à identifier les arbres susceptibles de devenir non vigoureux, les deux autres cas possibles, c'est-à-dire «0-1» et «0-0» n'ont pas été considérés. Pour prédire la vigueur qualitative (0 ou 1), considérée comme une variable binaire suivant une distribution de Bernoulli, nous avons utilisé un modèle de régression logistique de lien logit :

$$Pr(y = 1|x) = \frac{e^{x\beta}}{1 + e^{x\beta}} \quad (2.2)$$

où y est la vigueur qualitative de l'arbre et $x\beta$ est la matrice de coefficients. Ce modèle a été ajusté avec la fonction *glm* du module *stats*.

Nous avons utilisé une approche de point de rupture pour convertir les probabilités continues prédites par le modèle de régression logistique en résultats binaires. Un arbre était considéré non vigoureux si le modèle prédisait une probabilité inférieure au seuil établi. Le seuil a été déterminé à une valeur à laquelle la précision et les rappels sont égaux (Fawcett 2004). À ce seuil, les prédictions négatives et positives sont faites dans la même proportion que leur prévalence dans le jeu de données d'étalonnage (Laliberté et al. 2016).

Pour atteindre le troisième objectif, qui était d'estimer l'indice d'efficacité de croissance à partir de variables d'état des arbres et du peuplement, nous avons aussi utilisé un modèle linéaire à effets mixtes avec la fonction *lme* du module *nlme* (Pinheiro et Bates 2017). Les modèles ont également été comparés avec l'AIC, le ΔAIC , le Wt_i et le R^2 . Cette analyse a été réalisée avec l'ensemble de l'échantillon provenant des six stations.

2.3 Résultats

2.3.1 Objectif 1

Le premier objectif était de vérifier le lien entre l'indice d'efficacité de croissance et la classe de vigueur des arbres. Puisqu'il n'y avait aucune différence de l'indice d'efficacité de croissance entre les deux essences ($P = 0,8829$), elles ont été regroupées. Même s'il est possible d'observer une tendance à la hausse de l'efficacité de croissance avec une diminution de la classe de vigueur, il n'y avait aucun lien significatif entre ces deux variables ($P = 0,4800$) (Figure 2.2).

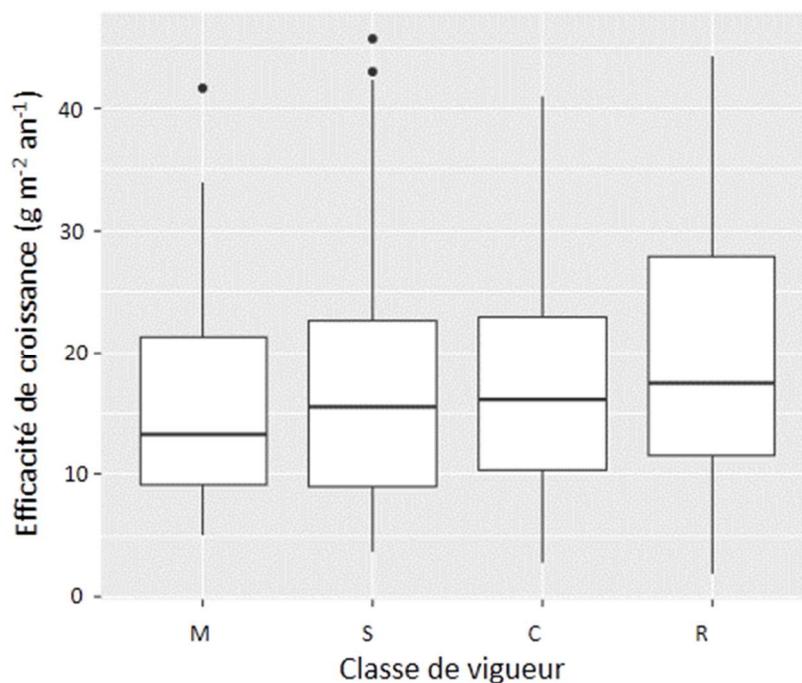


Figure 2.2 Distribution de l'indice d'efficacité de croissance selon la classe de vigueur pour l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.). Voir le tableau 2.2 pour la taille de l'échantillon. Le centre des boîtes représente la médiane et les limites des boîtes représentent la limite du 1^{er} et du 3^e quartile. L'extrémité des moustaches représentent le minimum et le maximum de 1,5 fois l'espace interquartile. Les points sont des valeurs extrêmes.

2.3.2 Objectif 2

L'accroissement en surface terrière sur cinq ans (Indice 1 – 5 ans) était l'indice basé sur la croissance le mieux relié à la fois à l'efficacité de croissance (Tableau 2.5) et à la classe de vigueur pour l'ensemble des deux périodes d'évaluations MSCR (2006-2008 et 2016) (Tableau 2.6). Cet indice a produit une différence significative d'accroissement moyen en surface terrière sur 5 ans entre les classes « M » et « R » aux deux évaluations (1^{ère} évaluation : $P = 0,0192$; 2^e évaluation : $P = 0,0009$) et une différence significative entre les classes « M » et « C » à la deuxième évaluation ($P = 0,0007$). Nous avons donc utilisé la différence de cet indice entre les deux évaluations comme variable explicative dans le modèle de régression logistique pour prédire la vigueur qualitative des arbres (Équation 2.2). Le processus de validation du modèle indique que 66 % des arbres ont été classifiés correctement (Tableau 2.7). Toutefois, comme il est important d'identifier les arbres non vigoureux, ce modèle s'avère peu efficace puisqu'il n'a classifié correctement que 16 % d'entre eux. La faible capacité du modèle à classifier correctement les arbres non vigoureux s'explique par le chevauchement important des différences d'accroissement en surface terrière entre les arbres vigoureux et non vigoureux (Figure 2.3).

Tableau 2.5 Présentation de l'AIC, du delta AIC (Δ_i), du poids de l'AIC (W_{t_i}) et du coefficient de détermination (R^2) des modèles d'estimation de l'efficacité de croissance. Tous les modèles incluent l'ordonnée à l'origine, l'essence comme variable et un effet aléatoire pour la station ($n = 298$).

Indice	AIC	Δ_i	W_{t_i}	R^2
Indice 1 - 5 ans	2232,1	0	$9,9 \times 10^{-1}$	0,35
Indice 1 - 10 ans	2251,0	19,9	$4,7 \times 10^{-5}$	0,31
Indice 2 - 5 ans	2275,6	43,5	$3,6 \times 10^{-10}$	0,26
Indice 2 - 10 ans	2295,4	63,3	$1,7 \times 10^{-14}$	0,22
Indice 3 - 5 ans	2324,8	92,7	$4,4 \times 10^{-19}$	0,08
Indice 3 - 10 ans	2316,6	84,5	$7,4 \times 10^{-21}$	0,11

Tableau 2.6 Présentation de l'analyse de variance des modèles d'estimation des indices de croissance selon la classe de vigueur. Tous les modèles incluent l'ordonnée à l'origine, l'essence comme variable et un effet aléatoire pour la station.

Indice	1 ^{re} évaluation (n = 225)		2 ^e évaluation (n = 298)	
	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P
Indice 1 - 5 ans	9,56	<0,0001	5,83	0,0007
Indice 1 - 10 ans	11,63	<0,0001	5,73	0,0008
Indice 2 - 5 ans	2,76	0,0430	5,70	0,0008
Indice 2 - 10 ans	3,72	0,0122	5,27	0,0015
Indice 3 - 5 ans	0,90	0,4430	2,14	0,0957
Indice 3 - 10 ans	0,13	0,9420	4,02	0,0079

Note : Les deux évaluations ont été réalisées à des intervalles de 8 à 10 ans sur les mêmes arbres. Voir le tableau 2.1 pour la distribution des classes de vigueur.

Tableau 2.7 Validation du modèle de prédiction de la vigueur qualitative selon la différence de l'indice d'accroissement en surface terrière sur 5 ans entre les deux évaluations.

	Prédit = 0	Prédit = 1
Observé = 0	5	27
Observé = 1	27	102

Note : Un arbre était considéré non-vigoureux (0) si le modèle prédisait une probabilité < 0,78, selon la méthode décrite par Laliberté et al. (2016). (n = 161, Station de Duchesnay et trois stations de Domtar).

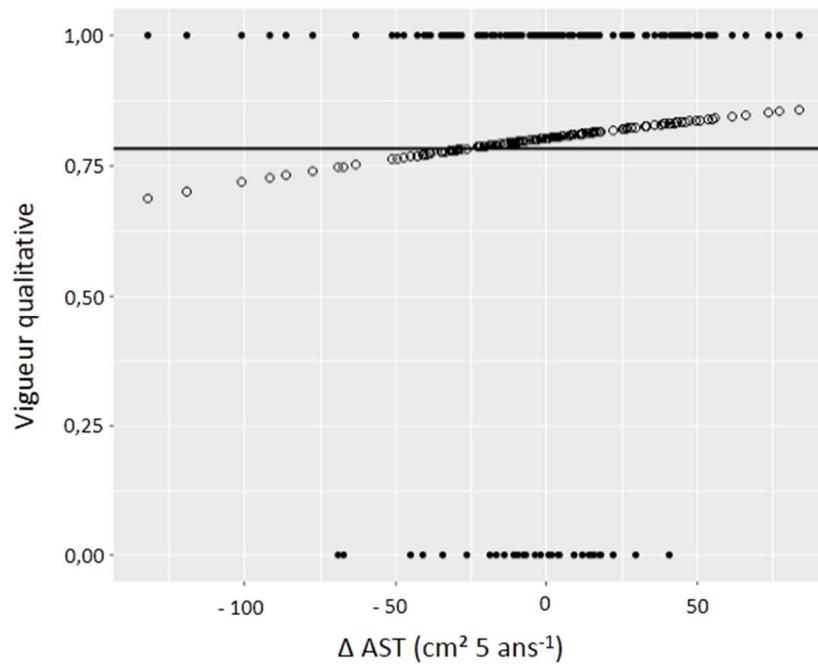


Figure 2.3 Vigueur quantitative observée (●) et prédite (○) selon le changement d'accroissement en surface terrière entre les deux évaluations de la classe de vigueur. Les classes « M » et « S » ont été regroupées ensemble pour former la classe des arbres non vigoureux « 0 », alors que les classes « C » et « R » formaient la classe des arbres vigoureux « 1 ». La ligne horizontale représente le seuil ($y = 0,78$) auquel les prédictions négatives et positives sont faites dans la même proportion que leur prévalence dans le jeu de données d'étalonnage.

2.3.3 Objectif 3

En se basant sur la valeur de l'AIC, le modèle le plus parcimonieux pour estimer l'efficacité de croissance à partir de variables d'état est celui avec la hauteur relative seulement (Tableau 2.8). Ce modèle ne permet cependant pas d'estimer l'efficacité de croissance avec précision, puisqu'il a un coefficient de détermination (R^2) de 0,05.

Tableau 2.8 Présentation de l'AIC, du delta AIC (Δ_i), du poids de l'AIC (W_{t_i}) et du coefficient de détermination (R^2) des modèles d'estimation de l'efficacité de croissance. Tous les modèles incluent l'ordonnée à l'origine, l'essence comme variable et un effet aléatoire pour la station.

Modèle	AIC	Δ_i	W_{t_i}	R^2
HR	2327,5	0,0	$9,5 \times 10^{-1}$	0,05
SC + HR	2333,2	5,7	$5,4 \times 10^{-2}$	0,11
SC	2345,5	18,0	$1,1 \times 10^{-4}$	0,09
SC + HR + DHP	2372,7	54,2	$1,5 \times 10^{-10}$	0,12
SC + HR + DHP + ST	2395,6	68,1	$1,5 \times 10^{-15}$	0,12

Note : DHP, Diamètre à hauteur de poitrine; HR, Hauteur relative; SC, Surface de cime; ST, Surface terrière du peuplement.

2.4 Discussion

2.4.1 Liens entre les classes de vigueur et l'efficacité de croissance

L'objectif principal de cette étude était d'établir un lien entre le système de classification selon la vigueur et des variables de vigueur quantitatives afin de vérifier sa capacité à identifier les arbres peu vigoureux. Nous avons tout d'abord vérifié le lien entre les classes de vigueur et un indice d'efficacité de croissance correspondant à la productivité en bois par unité de surface foliaire. Puisque l'indice d'efficacité de croissance est reconnu comme étant une mesure fiable de la vigueur globale d'un arbre (Waring et al. 1980), l'absence de lien significatif entre cet indice et les classes de vigueur indique que ce système de classification est peu relié à la vigueur des arbres. Ainsi, malgré le fait que l'indice d'efficacité de croissance ait été empiriquement relié à la probabilité de mortalité d'arbres soumis à des attaques d'insectes (Coyea et Margolis 1994) et à des infections fongiques (Mitchell et al. 1983; Waring et Pitman 1985; Coops et al. 2009), il n'a pas été en mesure de distinguer les arbres appartenant aux différentes classes de vigueur.

Dans le but d'appuyer les précédents résultats, nous avons ensuite utilisé un indice de vigueur basé uniquement sur la croissance pour vérifier si les changements temporels de vigueur observés sur les mêmes arbres sont accompagnés par des changements de classe de vigueur. En se concentrant uniquement sur les changements de vigueur observés dans le temps pour les mêmes arbres, cette analyse nous a permis d'éliminer la variation de la détermination de la vigueur entre les arbres qui peut être influencée par leur position hiérarchique (Maguire et al. 1998; Ryan et al. 2006) ou leur âge (Seymour et Kenefic 2002). Il en ressort que même en éliminant cette variation inter-arbre, nous n'avons pas pu prédire avec justesse les changements de classe de vigueur. Toutefois, en conformité avec les résultats de Guillemette et al. (2015) et de Hartmann et al. (2008), qui ont trouvé une différence de probabilité de mortalité entre les arbres des classes « M » et « R » seulement, nous avons pu trouver des différences d'accroissement en surface terrière entre les classes extrêmes (M et R), mais les classes intermédiaires ne se distinguaient pas.

En considérant l'ensemble de ces résultats, on peut déduire que les règles de classification utilisées dans le système de classes de vigueur ne sont que faiblement reliées à la vigueur de l'érable à sucre et du bouleau jaune. À ce propos, Power et Havreljuk (2016) ont observé une forte relation entre les classes de vigueur et les classes de qualité des tiges, ce qui

serait expliqué par l'utilisation des mêmes types de défauts dans les deux classifications. Il semble donc que la plupart des défauts apparents sur le tronc des arbres ne soient pas de bons indicateurs de la vigueur, mais ont leur utilité pour estimer la valeur monétaire de leur tronc (Havreljuk et al. 2014). Ainsi, bien qu'il semble raisonnable de récolter les tiges de faible qualité pour concentrer la croissance sur les meilleurs sujets et améliorer la valeur du futur peuplement (Pothier et al. 2013), il est peu probable que des règles de sélection basées sur les actuelles classes « MSCR » soient accompagnées par des gains importants de vigueur du futur peuplement.

Le système de classification selon la vigueur devrait donc être utilisé avec discernement pour évaluer la vigueur des arbres avant la coupe. Par exemple, Nolet et al. (2007) ont démontré qu'à l'inverse de leurs observations, la mortalité prédite par ce système augmentait avec la qualité de la station. Ceci met en lumière que ce système de classification ne permet pas à lui seul de considérer tous les critères qui devraient être évalués lors du martelage. Parmi ces critères, notons l'aménagement antérieur du peuplement, la qualité de la station, la position hiérarchique de l'arbre, la densité du peuplement ou encore certains critères morphologiques non-inclus dans le système comme l'aspect de l'écorce (Gauthier et Guillemette 2017). Bien que l'application stricte du système constitue une force puisqu'elle limite les évaluations subjectives et possiblement biaisées, le marteleur devrait pouvoir profiter d'une certaine latitude afin d'user de son expérience et de son jugement pour permettre d'atteindre les objectifs sylvicoles ciblés.

Les résultats de cette étude apportent de nouvelles connaissances sur le système de classification visuelle selon la vigueur. L'estimation de la vigueur des arbres lors du martelage avant les coupes de jardinage est une étape déterminante pour améliorer la vigueur des peuplements résiduels et pérenniser l'approvisionnement des usines de transformation (OMNR 2004; Boulet et Landry 2015). Le martelage devrait conséquemment être considéré comme un investissement, même si la rentabilité des coupes de jardinage demeure un enjeu important. Toutefois, nos résultats et ceux d'études précédentes (Hartmann et al. 2008; Guillemette et al. 2015) indiquent que l'utilisation des classes de vigueur intermédiaires semble ambiguë en termes d'évaluation de la vigueur et de la probabilité de mortalité. Nous croyons donc qu'une simplification du système de classification éliminant les classes intermédiaires améliorerait l'efficacité du martelage, sans en affecter la qualité. En ce sens, Cecil-Cockwell et Caspersen (2015) ont suggéré un système de classification simple prenant en compte la vigueur et la qualité des tiges tout en

éliminant les classes superflues qui n'influencent pas la valeur des arbres pour l'érable à sucre.

2.4.2 Éléments non pris en compte par l'indice d'efficacité de croissance

Les classes vigueur reflètent le risque de mortalité sur un horizon d'environ 20 à 25 ans. Ce risque de mortalité est toutefois augmenté par certains défauts structuraux tels qu'une forte inclinaison de la tige principale, une blessure de pied, une fente de fourche ou une fente du tronc (Boulet et Landry 2015). Ces défauts, accompagnés de pourriture, augmentent le risque de rupture d'une tige par le vent et diminuent ainsi la classe de vigueur, mais n'affectent pas nécessairement la croissance et ne diminuent donc pas la vigueur des arbres (Hartmann et al. 2008). Ce manque de correspondance entre les risques de mortalité et la croissance pourrait donc être responsable d'une partie de la faible relation entre les classes de vigueur et les indices de vigueur.

Par ailleurs, même si l'indice d'efficacité de croissance a été employé par plusieurs auteurs pour évaluer la vigueur d'espèces feuillues (e.g. Allen et al. 2005; Binkley et al. 2010; Voelker et al. 2011; da Silva et al. 2016), certaines limitations de l'utilisation de cet indice doivent être considérées pour ces espèces. En effet, tel que démontré précédemment pour l'érable à sucre, la relation entre la production annuelle de bois et la surface foliaire semble moins bonne que chez la plupart des conifères (Reed et al. 1994). Ceci s'explique par le fait que contrairement à la plupart des conifères, les feuillus doivent former un nouveau feuillage avant de pouvoir activer le processus de photosynthèse. Ainsi, la production de bois des espèces feuillues au cours d'une saison de croissance dépend de la quantité de glucides entreposés lors des saisons précédentes, ce qui est directement influencé par les conditions climatiques antérieures (Lane et al. 1993). Ainsi, des impacts environnementaux, tels qu'une sécheresse, des températures basses ou encore une défoliation peuvent avoir un impact sur la croissance pendant plusieurs années (Reed et al. 1994), particulièrement chez les arbres moins vigoureux (Hartmann et al. 2008). Ces effets pourraient donc partiellement expliquer la faible relation observée entre les indices de vigueur quantitatifs et les classes de vigueur même si nous avons pris soin d'utiliser la croissance quinquennale, plutôt qu'annuelle, afin de caractériser le développement diamétral des arbres.

2.4.3 Estimation de l'efficacité de croissance à partir de variables d'état

Un autre objectif de cette étude était d'établir une relation entre l'indice d'efficacité de croissance et des variables d'état des arbres et des peuplements pour être en mesure d'estimer cet indice de vigueur sans avoir à prélever de carotte dendrométrique. Parmi les variables susceptibles de permettre l'estimation de l'efficacité de croissance, la densité du peuplement (Mitchell et al. 1983; Waring et Pitman 1985) et la position hiérarchique de l'arbre (Waring et al. 1980; Ryan et al. 2006) ont déjà montré un certain potentiel dans des peuplements équiennes de conifères. La taille de la cime (Zarnoch et al. 2004) et le DHP (Binkley et al. 2002) ont aussi été associés à la vigueur des arbres étant donné leur fort lien avec l'âge. L'utilisation de ces variables dendrométriques ne nous a toutefois pas permis d'estimer adéquatement l'efficacité de croissance de l'érable à sucre et du bouleau jaune dans nos peuplements feuillus de structure inéquienne. Nous avons cependant échantillonné seulement des arbres plus grands que 20 cm de DHP qui étaient tous des arbres dominants ou codominants. D'autres variables associées à la croissance, tel que l'aspect de l'écorce, pourraient possiblement améliorer la relation avec l'indice d'efficacité de croissance. Par exemple, une écorce rugueuse est souvent observée sur les arbres plus vieux (Clausen et Godman 1969), ce qui pourrait expliquer la corrélation significative entre l'aspect de l'écorce et la croissance en diamètre de l'érable à sucre et du bouleau jaune (Gauthier et Guillemette 2018). Pour des arbres de même diamètre, cette caractéristique permettrait ainsi d'identifier les arbres plus jeunes ayant une meilleure croissance en diamètre et qui seraient théoriquement plus vigoureux.

2.5 Conclusion

Cette étude démontre que les classes de vigueur ne sont pas reliées à l'indice d'efficacité de croissance. Nous n'avons également pas pu associer un changement de croissance radiale à un changement de classe de vigueur. Finalement, l'indice d'efficacité de croissance était faiblement relié aux caractéristiques dendrométriques des arbres. Le système de classification devrait continuer à être utilisé à court terme, mais une version plus simple ne contenant que deux classes faciliterait son utilisation sans en affecter la précision. D'autres études devraient être menées pour tenter de relier l'indice d'efficacité de croissance à d'autres caractéristiques dendrométriques afin d'accroître notre capacité à identifier les arbres vigoureux sur le terrain, en plus de tenter de déterminer quels types de défauts affectent réellement la vigueur et la croissance.

Conclusion générale

Un système de classification basé sur la vigueur des arbres a été implanté en 2005 au Québec afin d'établir l'ordre de priorité de récolte des arbres avant les coupes de jardinage. Ce système vise à reconnaître les arbres moins vigoureux, qui mourront ou se dégraderont avant la prochaine récolte, soit environ 20 ans. Ce système n'avait toutefois jamais été comparé à un indice de vigueur quantitatif des arbres. L'objectif général de ce mémoire était donc d'évaluer le système de classification basé sur la vigueur à l'aide d'indices de vigueur quantitatifs. Puisqu'un indice de vigueur reconnu implique l'estimation de la surface foliaire des arbres, l'objectif du premier chapitre était de déterminer le meilleur estimateur de la surface foliaire pour l'érable à sucre et le bouleau jaune. Ce modèle d'estimation de la surface foliaire devait aussi être valide pour une grande région géographique à partir de caractéristiques facilement mesurables. L'objectif du deuxième chapitre était d'établir un lien entre le système de classification basé sur la vigueur et des variables de vigueur quantitatives afin de vérifier sa capacité à identifier les arbres peu vigoureux.

Les résultats du premier chapitre indiquent que l'utilisation d'une solution contrastante pour délimiter l'aubier à partir de disques de bois ou de carottes dendrométriques ne nous a pas permis d'estimer la surface foliaire avec suffisamment de précision pour l'érable à sucre et le bouleau jaune. De plus, échantillonner un seul point autour du périmètre de l'arbre avec une carotte dendrométrique ne nous a pas permis de prendre en compte le contour irrégulier de l'aubier, ce qui ajoutait beaucoup d'erreur. Par contre, la surface d'aubier déterminée à partir de la tomographie par impédance électrique était étroitement liée à la surface foliaire des arbres. Cette étroite relation pourrait être expliquée par le fait que cette méthode semble délimiter seulement la partie extérieure de l'aubier, qui est la plus active pour le transport de l'eau entre les racines et les feuilles. La tomographie par impédance électrique s'avère donc une bonne méthode pour délimiter l'aubier, particulièrement chez les arbres dont la limite entre le bois de cœur et le bois d'aubier est irrégulière, ce qui est le cas de la plupart des arbres feuillus à pores diffus de gros diamètre. Cette méthode est cependant dispendieuse et devrait être utilisée avec discernement puisqu'elle tend à surestimer la surface d'aubier lors de conditions météo trop humides (Wang et al. 2016). Finalement, la surface de la cime nous a également permis d'estimer la surface foliaire avec exactitude. Nous avons utilisé cet estimateur pour créer un modèle d'estimation de la surface foliaire provincial pour l'érable à sucre puisqu'il peut être évalué indépendamment des conditions météorologiques,

est accessible, peu coûteux et rapide à évaluer puisqu'il ne requiert que quelques mesures de cime. Cet estimateur avait aussi l'avantage d'être indépendant de la station. Par conséquent, on devrait privilégier la surface de la cime comme estimateur de la surface foliaire pour les essences feuillues à pores diffus.

Les résultats du deuxième chapitre fournissent de nouvelles connaissances sur le système de classification selon la vigueur utilisé au Québec. Bien que les classes de vigueur tendent à diminuer avec une diminution de la vigueur des arbres, nous n'avons pas pu établir de lien clair entre ces deux variables. D'après ces résultats, on peut déduire que les règles de classification utilisées dans le système de classification de la vigueur ne sont que faiblement reliées à la vigueur réelle de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Cependant, l'utilisation de l'indice d'efficacité de croissance pendant les opérations de martelage demeure limitée puisque son estimation est très imprécise à partir de variables d'état, c'est-à-dire sans avoir recours à des données de croissance. Finalement, les résultats de cette étude et d'études précédentes ont démontré qu'il existe très peu de différence statistiquement significative de vigueur et de probabilité de mortalité entre les classes de vigueur intermédiaires (Hartmann et al. 2008; Guillemette et al. 2015). Nous croyons que le système de classification devrait continuer à être utilisé à court terme, mais devrait être simplifié pour faciliter son utilisation en éliminant, par exemple, les classes de vigueur intermédiaires. Un système simplifié ne contenant que deux classes de vigueur (e.g. Cecil-Cockwell et Caspersen 2015) faciliterait non seulement son utilisation par les marteleurs, mais augmenterait leur productivité et diminuerait les coûts du martelage sans affecter la précision de la prévision de la vigueur et des risques de mortalité des arbres.

Bibliographie

- Al Hagrey, S.A. 2007. Geophysical imaging of rootzone, trunk, and moisture heterogeneity. *Journal of Experimental Botany*, 58: 839-854.
- Allen, C.B., Will, R.E. et Jacobson, M.A. 2005. Production efficiency and radiation use efficiency of four tree species receiving irrigation and fertilization. *Forest Science*, 51: 556-569.
- Arbogast, C. 1957. Marking guides for northern hardwoods under the selection system. USDA Forest Service, Paper No. 56, 20 pp.
- Baral, S. K., Schneider, R., Pothier, P. et Berninger, F. 2013. Predicting sugar maple (*Acer saccharum*) discoloured wood characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 43: 649-657.
- Baty, F., Ritz, C., Charles, S., Brutsche, M., Flandrois, J.-P. et Delignette-Muller, M.-L. 2015. A Toolbox for Nonlinear Regression in R: The Package nlstools. *Journal of Statistical Software*, 66: 1-21.
- Bédard, S. et Majcen, Z. 2003. Growth following single-tree selection cutting in Québec northern hardwoods. *The Forestry Chronicle*, 79: 898-905.
- Bieker, D. et Rust, S. 2010a. Electric resistivity tomography shows radial variation of electrolytes in *Quercus robur*. *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 1189-1193.
- Bieker, D. et Rust, S. 2010b. Non-destructive estimation of sapwood and heartwood width in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Silva Fennica*, 44: 267-273.
- Bieker, D., Kehr, R., Weber, G. et Rust, S. 2010. Non-destructive monitoring of early stages of white rot by *Trametes versicolor* in *Fraxinus excelsior*. *Annals of Forest Science*, 67: 210-216.
- Bigler, C. et Bugmann, H. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 210-221.
- Binkley, D. et Reid, P. 1984. Long-term responses of stem growth and leaf area to thinning and fertilization in a Douglas-fir plantation. *Canadian Journal of Forest Research*, 14: 656-660.
- Binkley, D., Stape, J.L., Ryan, M.G., Barnard, H.R. et Fownes, J.H. 2002. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems*, 5: 58-67.
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W.L. et Ryan, M.G. 2010. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 259: 1695-1703.
- Boivin-Dompierre, S., Achim, A. et Pothier, D. 2017. Functional response of coniferous trees and stands to commercial thinning in eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 384: 6-16.
- Boulet, B. 2005. Défauts externes et indices de la carie des arbres. Les publications du Québec, Québec, 291 pp.
- Boulet, B. et Landry, G. 2015. La carie des arbres: Fondements, diagnostic et application, 3^e ed. Les publications du Québec, Québec, 347 pp.

- Brazee, N., Marra, R., Goecke, L. et Wassenaar, P. V. 2010. Non-destructive assessment of internal decay in three hardwood species of northeastern North America using sonic and electrical impedance tomography. *Forestry*, 84: 33-39.
- Burnham, K.P. et Anderson, D.R. 2002 *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*. 2e ed. Springer, 488 pp.
- Burns, R. M. et Honkala, B. H. 1990. *Silvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods*. Agriculture Handbook 654. USDA Forest Service, Washington, DC. vol. 2, 877 pp.
- Cecil-Cockwell, M.J.L. et Caspersen, J.P. 2015. A simple system for classifying sugar maple vigour and quality. *Canadian Journal of Forest Research*. 45: 900-909.
- Cermák, J. et Nadezhdina, N. 1998. Sapwood as the scaling parameter: defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? *Annals of Forest Science*, 55: 509-521.
- Chapman, J.W. et Gower, S.T. 1991. Aboveground production and canopy dynamics in sugar maple and red oak trees in southwestern Wisconsin. *Canadian Journal of Forest Research*, 21: 1533-1543.
- Christiansen, E., Waring, R.H. et Berryman, A.A. 1987. Resistance of conifers to bark beetle attack: Searching for general relationships. *Forest Ecology and Management*, 22: 89-106.
- Clausen, K.E. et Godman, R.M. 1969. Bark characteristics indicate age and growth rate of yellow birch. USDA Forest Service, North central forest experimental station, Res. Note NC-75, 3 pp.
- Coops, N.C., Waring, R.H., Wulder, M.A. et White, J.C. 2009. Prediction and assessment of bark beetle-induced mortality of lodgepole pine using estimates of stand vigor derived from remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 113: 1058-1066.
- Coyea, M.R. et Margolis, H.A. 1992. Factors affecting the relationship between sapwood area and leaf area of balsam fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1684-1693.
- Coyea, M.R. et Margolis, H.A. 1994. The historical reconstruction of growth efficiency and its relationship to tree mortality in balsam fir ecosystems affected by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 2208-2221.
- da Silva, R.M.L., Hakamada, R.E., Bazani, J.H., Otto, M.S.G. et Stape, J.L. 2016. Fertilization response, light use, and growth efficiency in Eucalyptus plantations across soil and climate gradients in Brazil. *Forests*, 7: article No 117.
- Delisle-Boulianne, S., Fortin, M., Achim, A. et Pothier, D. 2014. Modelling stem selection in northern hardwood stands: assessing the effects of tree vigour and spatial correlations with a copula approach. *Forestry*, 87: 607-617.
- Duchesne, L., Ouimet, R. et Morneau, C. 2003. Assessment of sugar maple health based on basal area growth pattern. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 2074-2080.
- Fawcett, T. 2004. *ROC Graphs: Notes and practical considerations for researchers*. Technical report HPL-2003-4. HP Laboratories.
- Fortin, M., Bédard, S. et Guillemette, F. 2008. Estimation par simulation Monte Carlo de la probabilité de mortalité quinquennale de l'érable à sucre, du bouleau jaune et du hêtre à grandes feuilles en peuplements de feuillus en fonction de la classification MSCR. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière, Avis technique. 11 pp.

- Gauthier, M.-M. et Guillemette, F. 2017. Bark type reflects growth potential of yellow birch and sugar maple at the northern limit of their range. Soumis à Plant Ecology (novembre 2017).
- Gebauer, T., Horna, V. et Leuschner, C. 2008. Variability in radial sap flux density patterns and sapwood area among seven co-occurring temperate broad-leaved tree species. *Tree Physiology*, 28: 1821-1830.
- Giroud, G. 2005. Caractérisation de la proportion de bois d'aubier et de duramen chez le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.). Mémoire de Maîtrise. Université Laval, Québec. 151 pp.
- Göcke, L. 2011. PiCUs: treetric electrical impedance tomograph for trees. Argus electronic gmbh. Rostock, Germany. 35 pp.
- Good, H.M., Murray P.M. et Dale, H.M. 1955. Studies on heartwood and staining in sugar maple, *Acer saccharum* Marsh. *Canadian Journal of Botany*, 33: 31-41.
- Gower, S.T., Kucharik, C. et Norman, J.M. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, fAPAR, and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing Environment*, 70: 29-51.
- Gregoire, T.G., Valentine, H.T. et Furnival, G.M. 1995. Sampling methods to estimate foliage and other characteristics of individual trees. *Ecology*, 76: 1181-1194.
- Gsalptl, M. et Sterba, H. 2011. An approach to generalized non-destructive leaf area allometry for Norway spruce and European beech. *Austrian Journal of Forest Science*, 128: 219-250.
- Guillemette, F., Bédard, S. et Fortin, M. 2008. Evaluation of a tree classification system in relation to mortality risk in Québec northern hardwoods. *The Forestry Chronicle*, 84: 886-899.
- Guillemette, F., Bédard, S. et Havreljuk, F. 2015. Probabilités de mortalité des feuillus selon le classement de la priorité de récolte. Gouvernement du Québec, Ministère de la Forêt, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière, Avis technique SSRF-5. 11 pp.
- Guyot, A., Ostergaard, K.T., Lenkopane, M., Fan, J. et Lockington, D. A. 2013. Using electrical resistivity tomography to differentiate sapwood from heartwood: application to conifers. *Tree Physiology*, 33: 187-194.
- Hartmann, H., Beaudet, M. et Messier, C. 2008. Using longitudinal survival probabilities to test field vigour estimates in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). *Forest Ecology and Management*, 256: 1771-1779.
- Havreljuk, F., Achim, A. et Pothier, D. 2013. Regional variation in the proportion of red heartwood in sugar maple and yellow birch. *Canadian Journal of Forest Research*, 43: 278-287.
- Havreljuk, F., Achim, A., Auty, D., Bédard, S. et Pothier, D. 2014. Integrating standing value estimations into tree marking guidelines to meet wood supply objectives. *Canadian Journal of Forest Research*, 44: 750-759.
- Humplík, P., Čermák, P. et Žid, T. 2016. Electrical impedance tomography for decay diagnostics of Norway spruce (*Picea abies*): possibilities and opportunities. *Silva Fennica*, 50: article No 1341.

- Johnsen, K., Samuelson, L., Teskey, R., McNulty, S. et Fox, T. 2001. Process Models as Tools in Forestry Research and Management. *Forest Science*, 47: 2-8.
- Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B. Coppin, P., Weiss, M. et Baret, F. 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121: 19-35.
- Kutscha, N.P. et Sachs, I.B. 1962. Color test for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species. USDA Forest Service. Report No. 2246, 13 pp.
- Laliberté, J., Pothier, D. et Achim, A. 2016. Adjusting harvest rules for red oak in selection cuts of Canadian northern hardwood forests. *Forestry*, 89: 402-411.
- Lambert, M.-C., Ung, C.-H. et Raulier, F. 2005. Canadian national tree aboveground biomass equations. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 1996-2018.
- Lane, C.J., Reed, D.D., Mroz, G.D. et Liechty, H.O. 1993. Width of sugar maple (*Acer saccharum*) tree rings as affected by climate. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 2370-2375.
- Laubhann, D., Eckmüllner, O. et Sterba, H. 2010. Applicability of non-destructive substitutes for leaf area in different stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) focusing on traditional forest crown measures. *Forest Ecology and Management*, 260: 1498-1506.
- Long, J.N. et Dean, T.H.J. 1986. Sapwood area of *Pinus contorta* stands as a function of mean size and density. *Oecologia*, 68: 410-412.
- Maguire, D.A., Brissette, J.C. et Gu, L.H. 1998. Crown structure and growth efficiency of red spruce in uneven-aged, mixed-species stands in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 1233-1240.
- Majcen Z., Richard, Y., Ménard, M., Grenier, Y. 1990. Choix des tiges à marquer pour le jardinage d'érablières inéquiennes, Guide technique. Gouvernement du Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec, Direction de la recherche forestière, Mémoire No. 96. 96pp.
- Majcen, Z. 1994. Histoire des coupes de jardinage dans les forêts inéquiennes au Québec. *Revue Forestière Française*, XLVI: 375-384.
- Mäkelä, A. et Albrektson, A. 1992. An analysis of the relationship between foliage biomass and crown surface area in *Pinus sylvestris* in Sweden, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 7: 297-307.
- Mäkelä, A., Landsberg, J., Ek, A.R., Burk, T.E., Ter-Mikaelian, M., Ågren, G.I., Oliver, C. D. et Puttonen, P. 2000. Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiology*, 20: 289-298.
- Mazerolle, M.J. 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's information criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*, 27: 169-180.
- Mitchell, R.G., Waring, R.H. et Pitman, G.B. 1983. Thinning lodgepole pine increases tree vigor and resistance to mountain pine beetle. *Forest Science*, 29: 204-211.
- Nolet, P., Hartmann, H., Bouffard, D. et Doyon, F. 2007. Predicted and Observed sugar maple mortality in relation to site quality indicators. *Northern Journal of Applied Forestry*, 24: 258-264.

- Nyland, R.D. 1998. Selection system in northern hardwoods. *Journal of Forestry*, 96: 18-21.
- O'Hara, K.L. 2002. The historical development of uneven-aged silviculture in North America. *Forestry*, 75: 339-346.
- Ontario Ministry of Natural Resources (OMNR). 2004. Ontario tree marking guide, Ver. 1.1. Ontario Ministry of Natural Resources, Queen's Printer for Ontario, Toronto, Ontario, Canada. 252 pp.
- Pedersen, B.S. 1998. Modeling tree mortality in response to short and long-term environmental stresses. *Ecological Modelling*, 105: 347-351.
- Pfautsch, S., Bleby, T. M., Rennenberg, H. et Adams, M. A. 2010. Sap flow measurements reveal influence of temperature and stand structure on water use of Eucalyptus regnans forests. *Forest Ecology and Management*, 259: 1190-1199.
- Pinheiro, J. et Bates, D. 2017. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3,1 - 131. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pothier, D., Fortin, M., Auty, D., Delisle-Boulianne, S., Gagne, L.-V. et Achim, A. 2013. Improving tree selection for partial cutting through joint probability modeling of tree vigor and quality. *Canadian Journal of Forest Research*, 43: 288-298.
- Potvin, C., Lechowicz, M.J. et Tardif, S. 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curve obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology*, 71: 1389-1400.
- Power, H., et Havreljuk, P. 2016. Predicting hardwood quality and its evolution over time in Quebec's forests. *Forestry*, doi: 10.1093.
- Pretzsch, H. 2009. Forest dynamics, growth and yield: From measurement to model. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Allemagne, 664 pp.
- R Development Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienne, Autriche. <http://www.R-project.org/>
- Raulier, F. et Ung, C.-H. 1997. Influence of shading on the relationship between leaf area and crown surface area in sugar maple stands. *Ecological Modelling*, 104: 51-69.
- Reed, D., Pregitzer, H., Liechty, A.O., Burton, A.J. et Mroz, G.D. 1994. Productivity and growth efficiency in sugar maple forests. *Forest Ecology and Management*, 70: 319-327.
- Robitaille, A. et Saucier, J.-P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Publications du Québec, Ste-Foy, 213 pp.
- Rogers, R. et Hinckley, T.M. 1979. Foliar Weight and Area Related to Current Sapwood Area in Oak. *Forest Science*, 25: 298-303.
- Russel, M. B. et Weiskittel, A. R. 2011. Maximum and largest crown width equations for 15 tree species in Maine. *Northern Journal of Applied Forestry*, 28: 84-91.
- Rust, S. 1999. Comparison of three methods for determining the conductive xylem area of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Forestry*, 72: 103-108.
- Ryan, M.G., Phillips, N. et Bond, B.J. 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell and Environment*, 29: 367-381.

- Saucier, J.-P., Grondin, P., Robitaille, A., Gosselin, J., Morneau, C., Richard, P.J.H., Brisson, J., Sirois, L., Leduc, A., Morin, H., Thiffault, É., Gauthier, S., Lavoie, C. et Payette, S. 2009. Chapitre 4 : Écologie forestière, dans Manuel de foresterie, nouvelle édition entièrement revue et augmentée, Éditions MultiMondes, p. 165-316.
- Seymour, R.S. et Kenefic, L.S. 2002. Influence of age on growth efficiency of *Tsuga canadensis* and *Picea rubens* trees in mixed-species, multiaged northern conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 2032-2042.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. et Kira, T. 1964. A quantitative analysis of plant form: The pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14: 97-105.
- Tomazello, M., Brazolin, S., Chagas, M.P., Oliveira, J.T.S., Ballarin, A.W. et Benjamin, C.A. 2008. Application of X-Ray technique in nondestructive evaluation of eucalypt wood. *Maderas. Ciencia y Tecnología*, 10: 139-149.
- Valentine, H.T., Baldwin, V.C., Gregoire, T.G. et Burkhart, H.E. 1994. Surrogates for foliar dry matter in loblolly pine. *Forest Science*, 40: 576-585.
- Vertessy, R., Benyon, R.G., O'Sullivan, S.K. et Gribben, P.R. 1995. Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiology*, 15: 559-567.
- Voelker, S.L., Lachenbruch, B., Meinzer, F.C., Kitin, P. et Strauss, S.H. 2011. Transgenic poplars with reduced lignin show impaired xylem conductivity, growth efficiency and survival. *Plant, cell and environment*, 34: 655-668.
- Wang, H., Guan, H., Guyot, A., Simmons, C.T. et Lockington, D.A. 2016. Quantifying sapwood width for three Australian native species using electrical resistivity tomography. *Ecohydrology*, 9: 83-92.
- Waring, R.H., Thies, W.G. et Muscato, D. 1980. Stem growth per unit of leaf area: a measure of tree vigor. *Forest Science*, 26: 112-117.
- Waring, R.H., Newman, K. et Bell, J. 1981. Efficiency of tree crowns and stemwood production at different canopy leaf densities. *Forestry*, 54: 129-137.
- Waring, R.H., Schroeder, P.E. et Oran, N. 1982. Application of the pipe model to predict canopy leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 12: 556-560.
- Waring, R.H. et Pitman, G.B. 1985. Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. *Ecological Society of America*, 66: 889-897.
- Waring, R.H. 1987. Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience*, 37: 569-574.
- Waring, R.H., Landsberg, J. et Linder, S. 2016. Tamm Review: Insights gained from light use and leaf growth efficiency indices. *Forest Ecology and Management*, 379: 232-242.
- Whittaker, R.H., Bormann, F.H., Likens, G.E. et Siccama, T.G. 1974. The Hubbard Brook Ecosystem Study: Forest Biomass and Production. *Ecological Monographs*, 44: 233-252.
- Wiemann, M.C., Brown, J.P. et Bennett, N.D. 2002. Comparison of methods to determine disk and heartwood areas. USDA Forest Service, Northeastern Research Station, Newtown Square, Pennsylvania, Res. Pap. NE-720, 15 pp.

- Wunder, J., Manusch, C., Queloz, V., Brang, P., Ringwald, V. et Bugman, H. 2013. Does increment coring enhance tree decay? New insights from tomography assessments. *Canadian Journal of Forest Research*, 43: 711-718.
- Yao, X., Titus, S.J. et MacDonald, S.E. 2001. A generalized logistic model of individual tree mortality for aspen, white spruce, and lodgepole pine in Alberta mixedwood forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 283-291.
- Zarnoch, S.J., Bechtold, W.A. et Stolte, K.W. 2004. Using crown condition variables as indicators of forest health. *Canadian Journal of Forest Research*. 34: 1057-1070.