

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|------|
| LISTE DES FIGURES..... | v |
| LISTE DES TABLEAUX..... | vi |
| LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACCRONYMES | vii |
| RÉSUMÉ | viii |
| CHAPITRE I | |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE | 1 |
| 1.1 Contexte et problématique | 1 |
| 1.2 État des connaissances | 2 |
| 1.3 Objectifs et hypothèses de départ..... | 6 |
| 1.4 Méthodologie | 6 |
| 1.5 Références bibliographiques | 9 |
| CHAPITRE II | |
| EFFECT OF STAND AGE ON AGING ERROR AND PRODUCTIVITY ESTIMATION OF BLACK SPRUCE STANDS..... | 13 |
| 2.1 Abstract | 14 |
| 2.2 Introduction..... | 16 |
| 2.3 Methods..... | 18 |
| 2.3.1 Study Sites..... | 18 |
| 2.3.2 Field measurements and sample collection..... | 21 |
| 2.3.3 Dendrochronological analysis..... | 22 |
| 2.3.4 Data analyses..... | 22 |
| 2.4 Results and discussion | 28 |
| 2.4.1 Effect of stand age on aging error | 28 |

| | |
|---|----|
| 2.4.2 Effect of aging error on the estimation of productivity | 35 |
| 2.5 Management implications | 46 |
| 2.6 Acknowledgements | 48 |
| 2.7 Literature cited | 49 |
| CHAPITRE III | |
| CONCLUSION GÉNÉRALE | 57 |
| 3.1 Résultats majeurs | 57 |
| 3.2 Travaux futurs et implications pour l'aménagement forestier | 59 |
| 3.3 Références bibliographiques | 63 |

LISTE DES FIGURES

| Figure | Page |
|---|------|
| 2.1 Map of the studied stands..... | 19 |
| 2.2 Predicted values given by the set of candidate models (continuous line) and observed values (filled circles: trees aged with root collar; open circles: trees without root collar) of aging error as a function of stand age. | 34 |
| 2.3 Height-growth curves for each stand. For readability, stands were grouped into 5 age classes : (A) 20-50 years, (B) 51-75 years, (C) 76-100 years, (D) 101-150 years, (E) >150 years. | 36 |
| 2.4 Predicted (continuous lines) and observed values (filled circles: stands aged from trees with root collar; open circles: stands aged from trees without root collar) of SI difference (difference between SI derived from Pothier and Savard (1998) and from stem analysis curves) based on the entire set of candidate models, as a function of (A) aging error; (B) Stand age. Dashed lines represent 95% confidence intervals..... | 39 |
| 2.5 Volume-Age curves according to Pothier and Savard (1998) model. For readability, stands were grouped into 5 age classes : (A) 20-50 years, (B) 51-75 years, (C) 76-100 years, (D) 101-150 years, (E) >150 years..... | 42 |
| 2.6 Predicted (continuous lines) and observed values (filled circles: stands aged from trees with root collar; open circles: stands aged from trees without root collar) of differences between volumes derived from Pothier and Savard (1998) models (V_{theo}) and from stem analysis values (V_{obs}) based on the entire set of candidate models as a function of (A) Stand age and (B) SI difference (difference between site index from Pothier and Savard (SI_{theo}) and from stem analysis (SI_{obs})). Dashed lines represent 95% confidence intervals.. | 45 |

LISTE DES TABLEAUX

| Tableau | Page |
|--|------|
| 2.1 Stand characteristics..... | 20 |
| 2.2 Model selection based on the Akaike Information Criterion (AICc). Response variable is root-square of aging error..... | 32 |
| 2.3 Multi model inference based on AICc for models linking root square of aging error with explanatory variables..... | 33 |
| 2.4 Model selection based on the Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc)..... | 37 |
| 2.5 Multi model inference based on Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc) for models linking SI difference with explanatory variables. | 38 |
| 2.6 Model selection based on the Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc)..... | 43 |
| 2.7 Multi model inference based on Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc), for models linking the difference between V_{theo} and V_{stem} (ΔV) with explanatory variables. | 44 |

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACCRONYMES

| | |
|--------------------|---|
| DHP (<i>DBH</i>) | Diamètre à Hauteur de Poitrine (<i>Diameter at Breast Height</i>) |
| IQS (<i>SI</i>) | Indice de Qualité de Station (<i>Site Index</i>) |
| RDI | Relative Density Index |
| AAC | Annual Allowable Cut |
| OLT | Organic Layer Thickness |
| AICc | Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes |

RÉSUMÉ

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) développe continuellement ses racines adventives. Le collet de l'arbre se retrouve englobé à l'intérieur de la souche et localisé sous la surface du sol. Un âge déterminé par un décompte de cernes au niveau du sol ou à 1 m de hauteur sur la tige est donc sous-estimé. Cette sous-estimation de l'âge devrait augmenter avec l'âge du peuplement par la croissance continue des racines adventives et l'enfouissement progressif de la base de la tige sous son propre poids. Or, une sous-estimation de l'âge des arbres devrait entraîner une surestimation de leur productivité. Le but de cette étude était d'évaluer l'effet de l'âge du peuplement sur l'erreur d'estimation de l'âge et l'estimation de la productivité. Trois arbres de quinze peuplements âgés de 37 à 204 ans, non paludifiés et régénérés naturellement après feu ont été excavés et leur souche récoltée. Les sections de souche ont été interdatées jusqu'au collet et l'âge total a été comparé à un décompte de cernes à 1 m de hauteur. Les courbes de hauteur et volume obtenues par analyse de tiges ont été comparées à celles dérivées des modèles de Pothier et Savard (1998). La différence entre l'âge réel et celui à 1 m variait de 9 à 58 ans et augmentait avec l'âge du peuplement. Les indices de qualité de station (IQS ; hauteur à un âge de 50 ans) étaient significativement surestimés quand l'âge à 1 m était utilisé, et la surestimation augmentait avec l'erreur d'âge et l'âge du peuplement. L'utilisation de l'âge à 1 m a induit une mauvaise modélisation des trajectoires de croissance en hauteur et volume. La croissance juvénile réelle en hauteur et volume était plus lente que celle prédite avec l'âge à 1 m. Les années de croissance englobées dans la souche font que les semis n'accablent aucune hauteur pendant les premières années de vie. La sénescence des peuplements semblait également survenir plus tardivement. De plus, la croissance juvénile des arbres les plus vieux était plus lente que celle des arbres plus jeunes, possiblement à cause de conditions de croissance moins favorables. Bien que les valeurs prédites de volumes ne différaient pas significativement des valeurs observées par analyse de tige, les modèles de croissance devraient être ajustés en utilisant l'âge pris au collet ou le temps depuis le dernier feu, afin de considérer les premières années de croissance et obtenir une meilleure estimation de la productivité.

Mots-clés : *Picea mariana*, erreur d'estimation de l'âge, âge du peuplement, estimation de la productivité, indice de qualité de station, racines adventives.

CHAPITRE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Contexte et problématique

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) est l'espèce dominante des forêts boréales de l'Abitibi-Témiscamingue, principalement retrouvée dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses. Elle forme des massifs forestiers qui représentent près de 28 % de la superficie du Québec (Rowe 1972). Cette essence est particulièrement convoitée par les industries papetières et de sciage du fait de la très bonne qualité de sa fibre, longue, élastique et très résistante (Singh 1987, Alteyrac *et al.* 2006). Son bois dense, solide et facile à travailler, est utilisé pour la production de bois d'œuvre et d'ingénierie, et permet également de produire facilement un papier de bonne qualité (Liu *et al.* 2007). Dans un contexte où les arbres sont récoltés de plus en plus loin des usines de transformation et où leur diamètre est moindre comparativement aux récoltes passées, il paraît important de s'interroger sur la pérennité de cette ressource et sur les méthodes de gestion qui permettraient d'assurer une production continue de bois sur le long terme.

Selon Garet *et al.* (2012), l'âge des arbres et des peuplements serait un bon indicateur de l'intégrité écologique des forêts. Une matrice forestière composée de peuplements d'âges variés serait aussi garante d'une ressource forestière pérenne. L'âge habituellement utilisé pour le calcul des possibilités forestières est celui mesuré à 1 m de hauteur (Pothier et Savard 1998). Dans un contexte de coupe avec protection de la régénération et des sols, cette méthode d'évaluation de l'âge est valable, puisque les arbres résiduels auront bien souvent déjà atteint une hauteur de 1 m. Pour l'épinette noire, la régénération préétablie après coupe sera alors majoritairement issue de marcottage. Les semis établis après feu, par contre, présenteront une croissance juvénile très lente et atteindront une hauteur de 1 m plusieurs dizaines d'années après la perturbation. Or, il a été mis en évidence, chez l'épinette noire, une sous-estimation de l'âge mesuré au-dessus de la surface du sol comparativement à l'âge réel de l'arbre

(DesRochers et Gagnon 1997). Ces différences proviennent d'une mauvaise localisation du collet (interface tige/racines) qui, chez l'épinette et d'autres espèces résineuses, se retrouve enfoui dans le sol (DesRochers et Gagnon 1997, Parent *et al.* 2000). La sous-estimation de l'âge pourrait impliquer une surestimation de la productivité des forêts avec comme conséquence possible une gestion inadaptée des peuplements sur le long terme. De plus, cela pourrait fausser les interprétations de la dynamique de régénération des peuplements en laissant croire par exemple que l'établissement des arbres par graines se fait sur une longue période de temps après feu.

1.2 État des connaissances

L'épinette noire présente plusieurs adaptations au milieu boréal. Son mode de régénération par graines issues de cônes semi-sérotineux est une adaptation aux feux de forêt, perturbation majeure modelant le paysage boréal. Cette méthode de multiplication, libérant un grand nombre de graines lors du passage d'un feu, permet une régénération rapide du peuplement (Gagnon et Morin 2001). Le substrat laissé après brûlis, à dominante minérale et riche en éléments nutritifs, facilite la germination et la croissance des semis (Landhäusser et Wein 1993). Cela fait de l'épinette noire une espèce pionnière s'installant dans les cinq années suivant le feu (St-Pierre *et al.* 1992, Gagnon et Morin 2001). Une reproduction végétative par marcottage des branches basses intervient également (Krause et Morin 2005). La formation de racines adventives sur la tige est, quant à elle, une adaptation aux conditions pédologiques de la forêt boréale, caractérisées par des sols humides et froids, présentant par endroit une grande quantité de mousse (Fenton *et al.* 2005, Tarroux *et al.* 2014). Les racines adventives vont se substituer au système racinaire initial (Esau 1967, Krause et Morin 2005). Leur développement assure un bon ancrage de l'arbre au sol, et une bonne absorption des minéraux et de l'eau. De même, l'arbre bénéficiera d'une meilleure oxygénation dans les substrats gorgés d'eau puisque ces structures se développent en surface (Gewehr *et al.* 2014). Une croissance horizontale du semis sur le substrat humide est souvent observée pendant les premières années. Elle permettrait à l'arbre

de développer son système racinaire adventif. (DesRochers et Gagnon 1997, Parent *et al.* 2000). La croissance juvénile en hauteur peut alors être très lente en milieu boréal (Van Bogaert *et al.* 2015). Burns et Honkala (1990) indiquent même des taux de croissance en hauteur de 2,5 cm par an dans les environnements fortement paludifiés. Le collet peut être localisé par la différence anatomique visible entre la moelle de la tige et le cylindre vasculaire central de la racine (Esau 1967). Il est généralement admis que cette interface soit localisée au niveau du sol, avec les racines en dessous et la tige au-dessus. Cependant, puisque l'épinette noire développe un système racinaire adventif sur la tige elle-même, le collet est donc localisé sous ces racines. (DesRochers et Gagnon 1997, Parent et Morin 2002). Or, les premiers cernes de croissance apparaissent uniquement sur la section de tige la plus proche du collet et ne sont donc pas visibles sur les sections situées plus haut. Ainsi, un décompte des cernes sur les parties aériennes de la tige sous-estimera l'âge de l'arbre. DesRochers et Gagnon (1997) ont observé une différence d'une vingtaine d'années entre l'âge mesuré au niveau du sol et l'âge réel de l'arbre, soit celui trouvé le plus près du collet, correspondant à l'année de germination du semis. Des études sur d'autres essences ont donné des résultats comparables, la sous-estimation pouvant atteindre plus de 20 ans chez le sapin baumier *Abies balsamea* (Parent *et al.* 2000), 37 ans chez l'épinette blanche *Picea glauca* (Gutsell et Johnson 2002), et 26 ans chez l'épinette de Norvège *Picea abies* (Niklasson 2002). De plus, l'enfouissement de la partie basse de la tige va induire un phénomène de défilement inverse (*reversed taper*), caractérisé par un arrêt de croissance radiale dans les parties souterraines de la tige (DesRochers et Gagnon 1997, Matison et Brümelis 2008, Wilmking *et al.* 2012). Ce phénomène se traduit par une absence de formation des cernes les plus récents sur les sections de tige souterraines (Fayle 1968, Peters *et al.* 2002). Ainsi, peu importe la section considérée, il est presque impossible de déterminer l'âge exact de l'arbre sans effectuer d'interdatation jusqu'au collet (DesRochers et Gagnon 1997).

Plusieurs auteurs ont tenté de développer des corrections applicables à l'âge obtenu sur une section aérienne de tige. Tandis que Wong et Lertzman (2001) et Pothier et Savard (1998) ont estimé une moyenne d'âge nécessaire à de jeunes arbres (gaules) pour atteindre la hauteur de carottage, Henry et Swan (1974) ajoutent à l'âge trouvé un nombre d'années moyen obtenu à partir de carottes prises au niveau du sol et de la hauteur de carottage. Ces correctifs manquent de fiabilité puisque l'épinette a une croissance très hétérogène tout au long de sa vie, selon la région d'étude, et cela même à l'échelle du peuplement. De plus, les années de croissance correspondant aux cernes sous le niveau du sol ne sont pas prises en compte. D'autres auteurs ont tenté de modéliser l'âge selon différents paramètres physiques de l'arbre (Leak 1985, Wong et Lertzman 2001, Matthes *et al.* 2008, Fraver *et al.* 2011) mais se sont également heurtés à la variabilité de la croissance de l'épinette et des conditions qui l'influencent. L'inclusion, au sein des modèles, de variables caractérisant le site (climat, caractéristiques édaphiques ou hydrologiques, végétation du sous-bois) permettrait d'étendre leur aire d'application, afin de pouvoir prédire, avec un seul modèle, l'âge d'arbres poussant sur des sites aux conditions environnementales très différentes (Matthes *et al.* 2008, Rohner *et al.* 2013).

L'âge entre en compte dans le calcul de divers paramètres permettant de modéliser la productivité des forêts. L'indice de qualité de station (IQS), défini comme la hauteur atteinte par un arbre à un âge de référence (l'âge de 50 ans est souvent utilisé), fournit une mesure relative du rendement potentiel de chaque peuplement (Doucet et Côté 2009). Cette valeur sert de base à la modélisation des paramètres compilés dans les tables de production, dont la hauteur dominante et le volume marchand (Pothier et Savard 1998). Différents modèles ont été utilisés au fil du temps (Boudoux 1978, Pothier et Savard 1998), dont l'ajustement se base soit sur des données issues de placettes temporaires, de placettes permanentes, ou encore d'analyse de tiges. L'élaboration de ces modèles est sujette à controverses. Les arbres utilisés pour construire ces équations n'ont peut-être pas été dominants (ou co-dominants) toute leur vie, et auraient atteint ce statut à la suite d'une perturbation secondaire (Harper *et al.*

2003, Raulier *et al.* 2003). Une période d'oppression, en ralentissant la croissance des arbres, pourrait conduire à l'obtention de courbes qui ne représenteraient pas le plein potentiel du peuplement (Raulier *et al.* 2003). Ouzennou *et al.* (2008) proposent un indice afin de prendre en considération la diversité diamétrale au sein d'un même peuplement. Cet indice semblerait améliorer la précision des modèles notamment pour les régions où la densité de peuplements inéquiens est forte (Ouzennou *et al.* 2008, Pothier et Auger 2011). Pothier et Mailly (2006) préconisent l'utilisation d'un indice permettant de modéliser la perte de volume due à la mortalité occasionnée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. D'autres remarques concernent l'utilisation des données d'analyse de tige, ou de placettes temporaires, ne permettant pas de suivre les variabilités temporelles de croissance et de statut social. Pour cette raison, Raulier *et al.* (2003) recommandent l'utilisation de placettes-échantillons permanentes.

L'âge à 1 m (ou celui au Diamètre à Hauteur de Poitrine [DHP]), même s'il ne correspond pas à l'âge total de l'arbre, est toujours utilisé dans certaines équations de modélisation de la croissance d'un peuplement (Pothier et Savard 1998, Carmean *et al.* 2006, Homagain 2011, Pothier et Auger 2011). La période de croissance juvénile, absente des sections à 1 m de hauteur, est ignorée ou sous-estimée. Ainsi, Pothier et Savard (1998) estiment qu'il faut au maximum 7 années à un arbre croissant en conditions difficiles pour atteindre 1 m de hauteur. Cette valeur est bien inférieure aux résultats de Van Bogaert *et al.* (2015), qui ont observé qu'il fallait en moyenne 25 ans à un arbre pour atteindre 1 m de hauteur dans un environnement boréal au nord du 49^e parallèle. Cette utilisation d'un âge sous-estimé, outre un effet sur les calculs de possibilité forestière, entraîne aussi une mauvaise interprétation de la dynamique de régénération des peuplements. Certaines études, portant sur des peuplements matures d'épinettes noires et se basant sur un âge mesuré au-dessus du sol pour étudier la période de régénération après feu, ont conclu que l'épinette mettrait entre 5 et 25 ans pour se régénérer (Sirois et Payette 1989, Lieffers 1996, Bergeron 2000). Ces résultats sont contradictoires avec ceux d'autres études portant sur des peuplements jeunes et montrant une régénération rapide et sur une courte période après feu (St-Pierre *et al.*

1992, Duchesne et Sirois 1995, Côté *et al.* 2014). Le plus grand laps de temps observé pour les peuplements matures serait dû aux erreurs d'estimation de l'âge des arbres (DesRochers et Gagnon 1997). Des études récentes, comme celle de Garet *et al.* (2012) ou encore Fourier *et al.* (2013) préconisent ainsi l'utilisation d'une variable temporelle basée sur le nombre d'années depuis le dernier feu plutôt que sur l'âge à 1 m, afin d'estimer au mieux l'âge d'un peuplement.

1.3 Objectifs et hypothèses de départ

Cette étude visait dans un premier temps à déterminer l'influence de l'âge du peuplement sur l'erreur d'âge des arbres (la différence d'âge observée entre 1 m de hauteur et le collet). Nous supposons que, plus le peuplement est vieux, plus l'erreur d'âge sera grande, car le système racinaire adventif se développe tout au long de la vie des arbres. Dans un second temps, l'effet de ces sous-estimations sur les estimations de la qualité du site (IQS) et de la productivité (volume marchand) des peuplements d'épinette noire a été étudié. Nous supposons que ces deux paramètres sont surestimés lorsque l'âge à 1 m est utilisé dans le calcul à la place de l'âge total.

1.4 Méthodologie

Les peuplements étudiés sont localisés en forêt boréale, dans les régions de l'Abitibi et du Nord du Québec, dans les domaines bioclimatiques de la pessière à mousses et de la sapinière à bouleau blanc, entre le nord de La Sarre et le nord de Senneterre. Ils ont été choisis en terrain peu paludifié (épaisseur de matière organique inférieure ou égale à 25 cm), principalement sur des sols bien drainés où l'eau ne s'accumule pas, afin d'éviter les biais liés à l'accumulation de matière organique. Ils ont également été sélectionnés de façon à être séparés d'au moins 500 m les uns des autres. Le choix s'est aussi porté sur des peuplements d'âges variés, afin d'obtenir un gradient d'âge (de moins de 50 ans à plus de 150 ans). L'âge a été estimé dans un premier temps à partir de cartes de feux et de carottes récoltées sur des peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*) et des pins gris (*Pinus banksiana*), espèces à croissance initiale rapide et

dépourvues de racines adventives. La présence de charbon de bois dans le sol, ainsi que l'absence de traces de plantation (arbres anormalement alignés, souches d'arbres coupés) ont été vérifiées afin de s'assurer de l'origine naturelle des peuplements.

Des placettes circulaires de 11,25 m de rayon (400 m²) ont été délimitées dans chacun des peuplements sélectionnés. À l'intérieur de ces placettes, l'espèce et le DHP ont été relevés pour tous les arbres ayant atteint la taille commerciale (9 cm au DHP). L'épaisseur de matière organique a été mesurée au centre et à chaque point cardinal. Trois arbres ont été sélectionnés selon la méthode traditionnelle d'échantillonnage du Ministère des Ressources Naturelles (MRNF 2011). Les arbres choisis ont été excavés en sectionnant les racines latérales à la tronçonneuse pour pouvoir en récolter la souche. Leur hauteur a été mesurée, et des sections ont été prélevées à 0 m, 0,3 m, 1 m, puis à 9 intervalles réguliers sur la longueur de tige restante (intervalles situés à des hauteurs entre 10 % et 90 % de la hauteur résiduelle, qui correspond à la hauteur totale de l'arbre à laquelle on soustrait 1 m (Chhin *et al.* 2010)). La souche a été débitée en sections de 2 cm et l'ensemble des sections (tige et souche) a été séché et préparé afin de faire apparaître les cernes de croissance. Les sections de souches ont été interdatées jusqu'au collet en suivant la méthode du *skeleton plot* de façon à obtenir l'âge réel des arbres (Swetnam *et al.* 1985). Les sections de tige ont été scannées puis les cernes y ont été mesurés sur deux rayons à l'aide du logiciel WinDendro™ (Regent Instruments Inc., QC, Canada, 2008). Une analyse de tige a été réalisée à l'aide du logiciel WinStem™ (Regent Instruments Inc., QC, Canada, 2008) de façon à obtenir la croissance en hauteur et en volume de l'arbre.

Le Chapitre 2 présente cette étude sous la forme d'un article scientifique. L'influence de l'âge du peuplement sur les différences d'âge observées entre 1 m de hauteur et le collet y est notamment discutée. Une comparaison est réalisée entre des courbes de hauteur et volume prédites selon les équations actuellement utilisées au Québec et des courbes d'analyse de tige obtenues à partir de nos arbres échantillons. Le Chapitre 3 présente les conclusions générales de l'étude, ainsi que certaines perspectives et implications sur le plan de l'aménagement forestier. Dans le cadre de cette étude, j'ai

participé, avec l'aide de Line Blackburn, à la sélection des peuplements et à la récolte des arbres, ainsi qu'à la découpe des souches. J'ai également effectué le traitement de l'ensemble des galettes (séchage et sablage). J'ai réalisé le travail de laboratoire dans son intégralité, à savoir l'interdatation des galettes de souche jusqu'au collet racinaire et la partie analyse de tige. J'ai également effectué les analyses statistiques des données, ainsi que la rédaction du manuscrit avec l'aide de ma directrice Annie DesRochers, qui l'a relu, corrigé et complété.

1.5 Références bibliographiques

- Alteyrac, J., Cloutier, A., Ung, C.H., Zhang, S.Y., 2006. Mechanical properties in relation to selected wood characteristics of black spruce. *Wood and Fiber Science* 38, 229-237.
- Bergeron, Y., 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81, 1500-1516.
- Boudoux, M., 1978. Empirical yield tables for jack pine. *The Forestry Chronicle* 54, 216-219.
- Burns, R.M., Honkala, B.H., 1990. *Silvics of North America V.1 Conifers*. Washington, DC : United States Department of Agriculture Forest Service, 675 p.
- Carmean, W., Hazenberg, G., Deschamps, K.C., 2006. Polymorphic site index curves for black spruce and trembling aspen in northwest Ontario. *The Forestry Chronicle* 82, 231-242.
- Chhin, S., Hogg, E.T., Lieffers, V.J., Huang, S., 2010. Growth-climate relationships vary with height along the stem in lodgepole pine. *Tree Physiology* 30, 335-345.
- Côté, D., Lupi, C., Gagnon, R., Lord, D., Morin, H., 2014. Growth dynamics of successive post-fire cohorts of black spruce: Is site potential reduced ? *The Forestry Chronicle* 90, 96-104.
- DesRochers, A., Gagnon, R., 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age ? *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1263-1267.
- Doucet, R., Côté, M., 2009. *Manuel de foresterie (2^e éd.)*. Québec : Éditions MultiMondes. 1544 p.
- Duchesne, S., Sirois, L., 1995. First phase of post fire regeneration of subarctic conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research* 25, 307-318.
- Esau, K., 1967. *Plant anatomy (2^e éd.)*. New York: John Wiley & Sons, 767 p.
- Fayle, D.C.F., 1968. *Radial growth in tree roots; distribution-timing-anatomy*. Toronto, Ont.: University of Toronto, Faculty of Forestry, 183 p.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., Bergeron, Y., 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213, 151-159.

- Fourrier, A., Pothier, D., Bouchard, M., 2013. A comparative study of long-term stand growth in eastern Canadian boreal forest: Fire versus clear-cut. *Forest Ecology and Management* 310, 10-18.
- Fraver, S., Bradford, J.B., Palik, J., 2011. Improving tree age estimates derived from increment cores: a case study of red pine. *Forest Science* 57, 164-170.
- Gagnon, R., Morin, H., 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. *Le Naturaliste Canadien* 125, 26-35.
- Garet, J., Raulier, F., Pothier, D., Cumming, S.G., 2012. Forest age class structures as indicators of sustainability in boreal forest: Are we measuring them correctly ? *Ecological Indicators* 23, 202-210.
- Gewehr, S., Drobyshev, I., Berninger, F., Bergeron, Y., 2014. Soil characteristics mediate the distribution and response of boreal trees to climatic variability. *Canadian Journal of Forest Research* 44, 487-498.
- Gutsell, S.L., Johnson, E.A., 2002. Accurately ageing trees and examining their height-growth rates: implications for interpreting forest dynamics. *Journal of Ecology* 90, 153-166.
- Harper, K., Boudreault, C., DeGrandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews* 11, S79-S98.
- Henry, J.D., Swan, J.M.A., 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material-An approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology* 55, 772-783.
- Homagain, K., 2011. Growth and yield comparisons for red pine, white spruce and black spruce plantations in northwestern Ontario. *The Forestry Chronicle* 87, 494-503.
- Krause, C., Morin, H., 2005. Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 2642-2654.
- Landhäuser, S.M., Wein, W.R., 1993. Postfire vegetation recovery and tree establishment at the arctic treeline: climate-change vegetation-response hypotheses. *Journal of Ecology* 81, 665-672.
- Leak, W.B., 1985. Relationships of tree age to diameter in old-growth northern hardwoods and spruce-fir. Research Note NE-329. USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, 4 p.

Lieffers, V., 1996. Semi-natural and intensive silvicultural systems for the boreal mixedwood forest. *The Forestry Chronicle* 72, 286-292.

Liu, C., Zhang, S.Y., Cloutier, A., Rycabel, T., 2007. Modeling lumber bending stiffness and strength in natural black spruce stands using stand and tree characteristics. *Forest Ecology and Management* 242, 648-655.

Matison, R., Brūmelis, G., 2008. Effect of burial by sand on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) radial growth on seacoast wooded dunes at Cape Kolka, Latvia. *Acta Universitatis Latviensis* 745, 131-144.

Matthes, U., Kelly, P.E., Larson, D.W., 2008. Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2923-2931.

MRNF, 2011. Normes d'inventaire forestier. Les placettes-échantillons temporaires. Québec : Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction des Inventaires Forestiers, 213 p.

Niklasson, M., 2002. A comparison of three age determination methods for suppressed Norway spruce: implications for age structure analysis. *Forest Ecology and Management* 161, 279-288.

Ouzennou, H., Pothier, D., Raulier, F., 2008. Adjustment of the age–height relationship for uneven-aged black spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2003-2012.

Parent, S., Morin, H., 2002. Reply : Effects of adventitious roots on age determination in balsam fir regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1296-1300.

Parent, S., Morin, H., Messier, C., 2000. Effects of adventitious roots on age determination in balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 513-518.

Peters, V.S., Macdonald, S.E., Dale, M.R., 2002. Aging discrepancies of white spruce affect the interpretation of static age structure in boreal mixedwoods. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1496-1501.

Pothier, D., Auger, I., 2011. NATURA-2009 : un modèle de prévision de la croissance à l'échelle du peuplement pour les forêts du Québec. Mémoire de recherche forestière n°. 139. Québec : Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière, 58 p.

Pothier, D., Mailly, D., 2006. Stand-level prediction of balsam fir mortality in relation to spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 1631-1640.

- Pothier, D., Savard, F., 1998. Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec. RN98-3054. Québec : Ministère des Ressources naturelles, Gouvernement du Québec, 183 p.
- Raulier, F., Lambert, M.C., Pothier, D., Ung, C.H., 2003. Impact of dominant tree dynamics on site index curves. *Forest Ecology and Management* 184, 65-78.
- Rohner, B., Bugmann, H., Bigler, C., 2013. Towards non-destructive estimation of tree age. *Forest Ecology and Management* 304, 286-295.
- Rowe, J.S., 1972. Les régions forestières du Canada. Publication n° 1300F. Ottawa : Environnement Canada, Service Canadien des Forêts, 172 p.
- Singh, T., 1987. Wood density variations in thirteen canadian tree species. *Wood and Fiber Science* 19, 362-369.
- Sirois, L., Payette, S., 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 19, 1571-1580.
- St-Pierre, H., Gagnon, R., Bellefleur, P., 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du Pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 22, 474-481.
- Swetnam, T., Thompson, M., Kennedy Sutherland, E., 1985. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. Washington D.C. : USDA Forest Service, Agriculture Handbook 639, 39 p.
- Tarroux, E., DesRochers, A., Girard, J.-P., 2014. Growth and root development of black and white spruce planted after deep planting. *Forest Ecology and Management* 318, 294-303.
- Van Bogaert, R., Gauthier, S., Raulier, F., Saucier, J.-P., Boucher, D., Robitaille, A., Bergeron, Y., 2015. Exploring forest productivity at an early age after fire: a case study at the northern limit of commercial forests in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 45, 579-593.
- Wilmking, M., Hallinger, M., Van Bogaert, R., Kyncl, T., Babst, F., Hahne, W., Juday, G.P., de Luis, M., Novak, K., Völlm, C., 2012. Continuously missing outer rings in woody plants at their distributional margins. *Dendrochronologia* 30, 213-222.
- Wong, C.M., Lertzman, K.P., 2001. Errors in estimating tree age: implications for studies of stand dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 1262-1271.

CHAPITRE II: EFFECT OF STAND AGE ON AGING ERROR AND
PRODUCTIVITY ESTIMATION OF BLACK SPRUCE STANDS*

William Marchand & Annie DesRochers

Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
341 Principale Nord, Amos (QC) J9T 2L8, Canada

William Marchand, William.Marchand@uqat.ca, (1) 819 218 3549

Annie DesRochers, Annie.Desrochers@uqat.ca, (1) 819 732-8809 poste 8327

*Article soumis à la revue Forest Ecology and Management, janvier 2016

2.1 Abstract

Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) continuously expands its adventitious rooting system, meaning that the root collar is amalgamated into the stump and located below ground. Tree age determined by ring counts at ground level or 1 m height on the stem is thus underestimated. This age underestimation would increase with stand age because of the continuous growth of adventitious roots and the sinking of the stem under its own weight. Tree age underestimation would lead to productivity overestimation. The goal of this study was to evaluate the effect of stand age on aging error of trees and productivity estimation. Three trees within each of fifteen non paludified and naturally regenerated black spruce stands aged 37-204 years were excavated to harvest the stump and locate the root collar. Stump sections were cross-dated down to the root collar to obtain trees' total age which was then compared to a ring count done at 1 m height. Height and volume growth curves obtained by stem analysis were compared with those derived from Pothier and Savard's (1998) models. Age difference between total age and age at 1 m (aging error) ranged 9-58 years and significantly increased with stand age. Site indices (SI; height of trees at 50 years of age) were significantly over-estimated by using age at 1 m, and the overestimation significantly increased with stand age and aging error. The use of age at 1 m led to poor modeling of height- and volume- growth trajectories, as early height and volume-growth obtained through stem analysis was slower than predicted and stand senescence also occurred later. Because of all the annual growth rings amalgamated within the stump of trees, seedlings don't accumulate any height during the first years. Additionally, early growth of our oldest trees was slower than early growth of our younger trees, probably because of less favorable growing conditions. Despite large differences between volume and height growth trajectories, predicted volumes from theoretical SI calculations were not significantly different from observed values using stem analysis, at the time of sampling. Predictive models should nevertheless be adjusted by using age at root collar, or time since the last fire, to consider the first years of slow growth and to obtain more accurate productivity estimations.

Key-words: *Picea mariana*, aging error, stand age, productivity estimation, site index, adventitious roots

Highlights

- Aging error of black spruce trees increases with stand age.
- Aging errors induce overestimation of site productivity.
- Trees had slower early growth and growth increased over a longer time period compared to Pothier and Savard's (1998) models.
- Early growth of older trees was slower than early growth of younger trees.

Résumé

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) développe continuellement ses racines adventives. Le collet de l'arbre se retrouve englobé à l'intérieur de la souche et localisé sous la surface du sol. Un âge déterminé par un décompte de cernes au niveau du sol ou à 1 m de hauteur sur la tige est donc sous-estimé. Cette sous-estimation de l'âge devrait augmenter avec l'âge du peuplement par la croissance continue des racines adventives et l'enfouissement progressif de la base de la tige sous son propre poids. Or, une sous-estimation de l'âge des arbres devrait entraîner une surestimation de leur productivité. Le but de cette étude était d'évaluer l'effet de l'âge du peuplement sur l'erreur d'estimation de l'âge et l'estimation de la productivité. Trois arbres de quinze peuplements âgés de 37 à 204 ans, non paludifiés et régénérés naturellement après feu ont été excavés et leur souche récoltée. Les sections de souche ont été inter-datées jusqu'au collet et l'âge total a été comparé à un décompte de cernes à 1 m de hauteur. Les courbes de hauteur et volume obtenues par analyse de tiges ont été comparées à celles dérivées des modèles de Pothier & Savard (1998). La différence entre l'âge réel et celui à 1 m variait de 9 à 58 ans et augmentait avec l'âge du peuplement. Les indices de qualité de station (IQS ; hauteur à un âge de 50 ans) étaient significativement surestimés quand l'âge à 1 m était utilisé, et la surestimation augmentait avec l'erreur d'âge et l'âge du peuplement. L'utilisation de l'âge à 1 m a induit une mauvaise modélisation des trajectoires de croissance en hauteur et volume. La croissance juvénile réelle en hauteur et volume était plus lente que celle prédite avec l'âge à 1 m. Les années de croissance englobées dans la souche font que les semis n'accablent aucune hauteur pendant les premières années de vie. La sénescence des peuplements semblait également survenir plus tardivement. De plus, la croissance juvénile des arbres les plus vieux était plus lente que celle des arbres plus jeunes, possiblement à cause de conditions de croissance moins favorables. Bien que les valeurs prédites de volumes ne différaient pas significativement des valeurs observées par analyse de tige, les modèles de croissance devraient être ajustés en utilisant l'âge total des arbres ou le temps depuis le dernier feu, afin de considérer les premières années de croissance et obtenir une meilleure estimation de la productivité.

Mots-clés : *Picea mariana*, erreur d'estimation de l'âge, âge du peuplement, estimation de la productivité, indice de qualité de station, racines adventives.

2.2 Introduction

Black spruce (*Picea mariana* Mill. BSP) is an important species of the boreal forests of eastern Canada because of its abundance (Rowe 1972) and fiber quality for the timber industry (Singh 1987, Burton *et al.* 2003). The ecology of black spruce is highly dependent on natural disturbances, particularly wildfires; semi-serotinous cones maintain an aerial seedbank and allow a quick re-establishment of the population after stand-replacing fires (Gagnon and Morin 2001). Accumulation of organic material on the forest floor (Fenton *et al.* 2005, Fenton and Bergeron 2007) slows tree growth, but black spruce has physiological adaptations to these conditions (Islam *et al.* 2003); trees progressively produce shallow adventitious roots that replace in time the initial root system, ensuring trees better nutrient supply and an efficient anchoring system (Krause and Morin 2005, Tarroux *et al.* 2014). These adventitious roots, the accumulation of organic matter and sinking of trees under their own weight bury the base of stems and explain why the root collar (i.e. the root / shoot interface) is located below ground level (Telewski and Lynch 1991, DesRochers and Gagnon 1997, Parent and Morin 2002). Radial growth ceases in the buried part of the stem (reversed taper; DesRochers and Gagnon 1997, Matison and Brümelis 2008, Wilmking *et al.* 2012), and outer rings are missing on stem sections below adventitious roots (Peters *et al.* 2002). At the same time, growth rings corresponding to the first years after germination are located belowground close to the root collar, and do not appear higher up the stem (DesRochers and Gagnon 1997). Thus, there are missing rings both at (or above) ground level and at the root collar: at no position on the stem do ring counts accurately represent the total age of a tree, which needs cross-dating to be determined. DesRochers and Gagnon (1997) found age differences up to 19 years between the age at ground level and the total age of trees. Similar studies, working on other species (balsam fir: Parent *et al.* (2000), white spruce: Gutsell and Johnson (2002), Peters *et al.* (2002), Norway spruce: Niklasson (2002)) found similar discrepancies.

Despite inaccurate aging of trees from a single ring count along the stem, it remains the common practice in forestry. Erroneous age determination may however cause misinterpretations of stand dynamics. For example, it appears that mature black spruce stands regenerate within a period of time occurring 5-25 years after fire (Sirois and Payette 1989, Lieffers 1996, Bergeron 2000, Côté *et al.* 2014). This is in contradiction with results from young stands, showing a regeneration period occurring within the first five years after fire (St-Pierre *et al.* 1992, Landhäusser and Wein 1993, Duchesne and Sirois 1995, Côté *et al.* 2014). Some authors (Gagnon and Morin 1992, Gagnon *et al.* 1992) suggested that the gap between fire occurrence and tree establishment observed in other studies was due to this age underestimation from ground level ring counts. Because of the continuous development of roots and forest floor, ‘regeneration lag’, or age underestimation of trees, probably increases with stand age.

Many studies have tried to build predictive models of the number of years that trees require to reach a determined height, on the basis of physical and environmental parameters. Most of these equations take into account dendrometric measures of a tree such as coring height, height and diameter at breast height (DBH) (Henry and Swan 1974, Loewenstein *et al.* 2000, Wong and Lertzman 2001, Fraver *et al.* 2011, Trotsiuk *et al.* 2012). Some models have tried to integrate environmental variables such as soil parameters, slope or elevation (Matthes *et al.* 2008, Rohner *et al.* 2013a, b). But, according to Wong and Lertzman (2001), these models are only valid at the studied stand scale and for a narrow range of environmental conditions. They do not allow, for example, an effective correction of the age at 1 m height used in the calculation of annual allowable cut (AAC) of commercial species of Quebec’s public forests (Pothier and Savard 1998). For black spruce, it is assumed that a maximum of 7 years is necessary for a tree to reach 1 m height (Pothier and Savard 1998). This value does not consider the variation in the distance between the ground surface and the root collar through time, induced by the development of adventitious roots, the sinking of trees under their own weight, or a period of horizontal growth as is often observed for black spruce (DesRochers and Gagnon 1997). Dendrochronological studies have shown that

a great number of years was missing from ground level sections compared with ring counts down to the root collar (DesRochers and Gagnon 1997, Gutsell and Johnson 2002, Niklasson 2002, Peters *et al.* 2002). According to Garet *et al.* (2012), the age of 80% of commercial forest stands is underestimated. Garet *et al.* (2012) and Fourrier *et al.* (2013) argued that time since the last fire would better represent stand age (and age of trees) than the age taken at 1 m height.

The goal of this study was to evaluate the extent of age underestimation that is made with 1 m height ring counts in relation to age of stands, and to evaluate the associated productivity overestimation of black spruce stands. Fifteen stands originating from fires that occurred 37-204 years prior were investigated. We hypothesized that age underestimation and stand productivity overestimation would increase with stand age, as correctly measured.

2.3 Methods

2.3.1 Study Sites

Study sites were located between 48°07'N 76°56'W and 49°76'N 79°30'W in the boreal forest of western Quebec (Canada), within the western balsam fir-paper birch (*Abies balsamea* – *Betula papyrifera*) / western spruce-moss bioclimatic domains (Grondin 1996) (Fig. 2.1). Pure black spruce stands of different ages were chosen to obtain an age gradient, for a total of fifteen studied stands ranging from young to mature. An initial selection was done based on ages derived from fire maps and increment cores collected from jack pine (*Pinus banksiana*) and trembling aspen (*Populus tremuloides*) trees growing at proximity, from which a count of the growth rings was performed. These species were chosen because of their fast initial growth and lack of adventitious roots (Burns and Honkala 1990, Lauzon *et al.* 2006). Fire origin was confirmed at each site by the presence of charcoal and the lack of visible

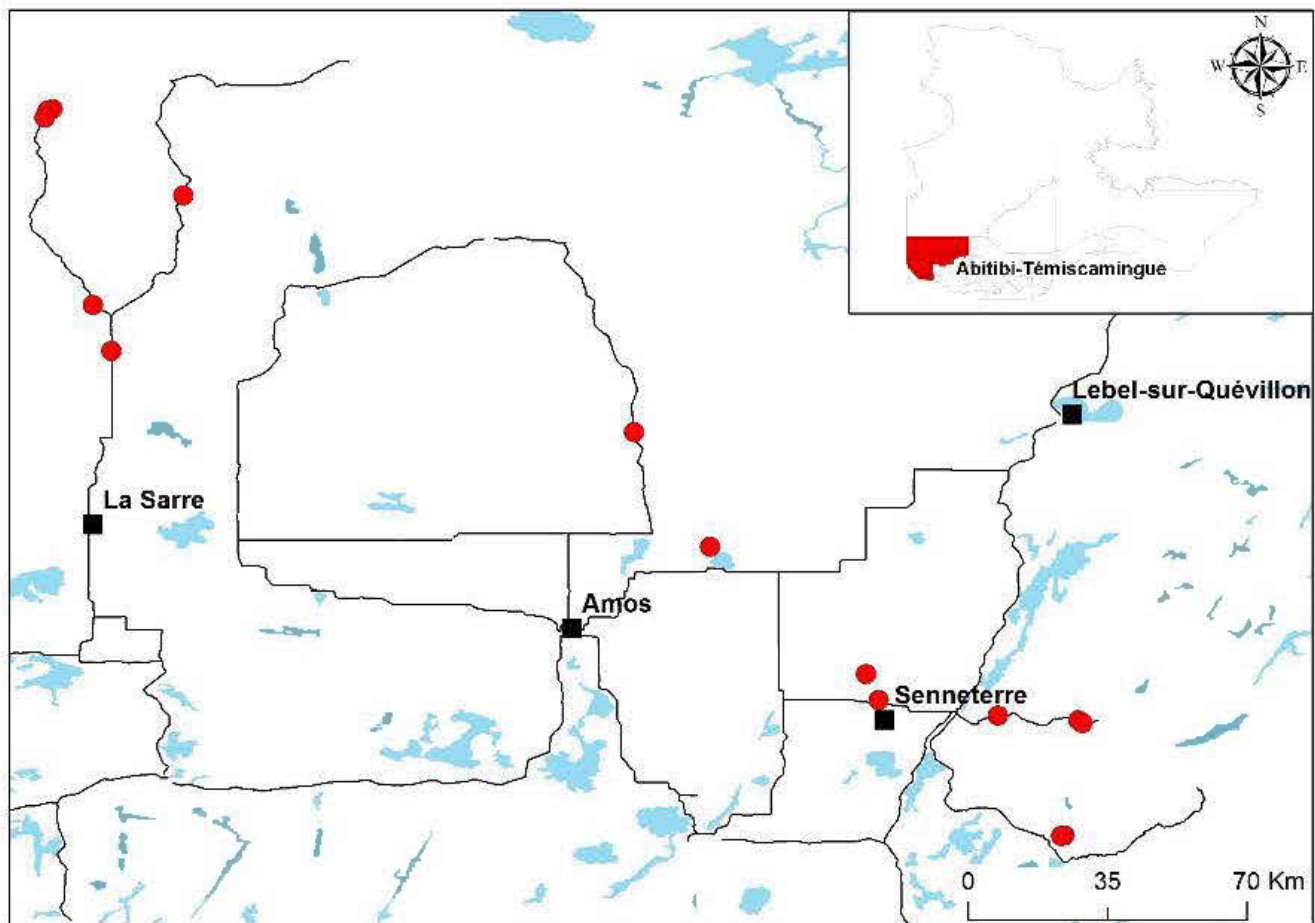


Figure 2.1 Map of the studied stands. Circles represent studied stands.

Table 2.1 Stand characteristics.

| Stand | Lat. | Long. | Stand age | % Spruce | Mean OLT (cm) | Mean Tree Height (m) | Mean DBH (cm) | Density (trees ha ⁻¹) |
|-------|--------|---------|-----------|----------|------------------|-------------------------|------------------|--------------------------------------|
| 1 | 49.748 | -79.291 | 37 | 79 | 11.6 | 6.85 | 6.91 | 3700 |
| 2 | 49.733 | -79.298 | 37 | 62 | 4.8 | 8.02 | 8.46 | 1800 |
| 3 | 49.753 | -79.280 | 38 | 79 | 11.6 | 7.41 | 7.56 | 2400 |
| 4 | 48.108 | -76.998 | 61 | 86 | 5.6 | 10.61 | 12.41 | 1100 |
| 5 | 48.109 | -76.990 | 62 | 96 | 12.4 | 10.27 | 11.69 | 2400 |
| 6 | 48.370 | -76.959 | 70 | 75 | 6.8 | 13.31 | 13.63 | 1700 |
| 7 | 48.364 | -76.950 | 87 | 100 | 14.8 | 12.34 | 13.95 | 1500 |
| 8 | 48.416 | -77.411 | 97 | 97 | 17.6 | 14.41 | 14.91 | 2200 |
| 9 | 48.381 | -77.140 | 100 | 76 | 16.0 | 15.29 | 17.75 | 1100 |
| 10 | 48.475 | -77.439 | 101 | 88 | 13.2 | 11.36 | 12.32 | 1800 |
| 11 | 49.309 | -79.189 | 104 | 94 | 14.0 | 11.31 | 12.32 | 1800 |
| 12 | 48.762 | -77.793 | 112 | 76 | 22.4 | 14.64 | 14.09 | 2600 |
| 13 | 49.205 | -79.146 | 182 | 90 | 22.8 | 12.43 | 14.94 | 1700 |
| 14 | 49.022 | -77.964 | 191 | 90 | 15.8 | 13.14 | 16.01 | 1500 |
| 15 | 49.557 | -78.985 | 204 | 94 | 25.0 | 11.47 | 13.63 | 1200 |

Note: Lat = latitude, Long = longitude, stand age is the age of the oldest of the three sampled trees of a plot, OLT = organic layer thickness of the stand, DBH = Diameter at breast height (1.3 m), density was obtained by multiplying the number of trees of a plot by 25 and was rounded to the nearest hundred.

anthropogenic clues (cut stumps). Soils were constituted of glacial deposits (till) and fine clay particles, with good to moderate drainage. In order to dissociate the effects of organic matter accumulation and age of stands, only sites with thin organic layers (≤ 25 cm) were chosen. Study sites were located close to roads (0 – 50 m), to facilitate access and transport of samples, and were separated from each other by a minimal distance of 500 m. Stands were dominated by black spruce, with a few stems of balsam fir, aspen, paper birch, tamarack (*Larix laricina*) and jack pine. Characteristics of the studied stands are compiled in Table 2.1. From 1971 to 2010, precipitation records from Amos, Berry and Val d'Or meteorological stations, the three closest stations to our study sites, averaged 917 mm annually (667 mm as rainfall, 257 mm as snowfall). Mean annual temperature was 0.9°C , maximum 6.9°C and minimum -5°C (Environnement Canada 2011).

2.3.2 Field measurements and sample collection

Sampling was done in summers of 2014 and 2015. A circular 400 m^2 sample plot was delineated within each of the studied stands. Plots were established in order to include a density of stems representative of the entire stand, and sampled according to the Quebec's Ministry of Natural Resources norms for temporary sample plots (MRNF 2011). Organic layer thickness was measured in the center of the plot and at the four cardinal points with a soil auger, and averaged for the plot. Diameter at breast height (DBH) and species were recorded for each tree of commercial size (DBH > 9 cm) or, for the younger stands, trees with DBH > 5 cm, and a number was assigned to each of them in the order of measurement. Three trees per plot were selected: i) the tree closest to the center of the plot among the three biggest trees, ii) the tree whose number corresponded to the half of the total number of trees, iii) the tree with the DBH nearest to the average DBH of the plot. Ground level height was marked on each stem before they were felled by cutting the main lateral roots with a chainsaw. Cross-sections were collected at 0 m, 0.4 m, 1 m and then at regular heights on the remaining stem,

following the method of Chhin *et al.* (2010). Tree stumps were collected and cut into 2 cm transverse sections using a portable sawmill.

2.3.3 Dendrochronological analysis

All cross-sections were air-dried for several weeks, then sanded with sequentially finer grades of sand paper up to 120 grit. To increase visibility of growth rings, a ray on the surface of each section was cut with a razor blade and white chalk was applied before growth rings were observed under a binocular microscope. To evaluate the total age of each tree, all stump sections were cross-dated down to locate the root collar, where the spindle-shaped vascular system of the root replaces the circular-shaped pith cells cluster of the stem (Esau 1967, DesRochers and Gagnon 1997). If the early stem grew horizontally, cross-sections were sawn again in the transversal axis. Cross-dating was performed using the skeleton plot method (Swetnam *et al.* 1985). Frost marks, compression wood, false rings, traumatic resin ducts and narrow or wide rings were used as pointer-years. Stem sections were digitalised (Epson 10000XL A3 optical scanner, resolution of 1200 dpi). Annual diameter and height increments were measured using the WinDendro™ software (Regent Instruments Inc. 2009) along two paths, avoiding sections with compression wood or unusually thin rings. Data was then analysed with Winstem stem analysis program (Regent Instruments Inc. 2009) in order to obtain tree height (m) and volume (dm³) as a function of age.

2.3.4 Data analyses

2.3.4.1 Effect of stand age on aging error

Stand age was considered as the age (at root collar) of the oldest of the three sampled trees in the plot. Aging error was calculated by subtracting the age found at 1 m height (considered as the standard method for determining the age of a tree) to the cross-dated age at root collar (total age); this was measured for each sampled trees (N=45). In order

to estimate productivity per hectare, a relative density index (RDI) was calculated based on the equation from Pothier and Savard (1998) (Eq. 1).

Eq. 1
$$\text{RDI} = N \left(\frac{D_q}{10^{b_1}} \right)^{\frac{1}{b_2}}$$

where RDI is the relative density index, N is the number of stems per hectare, D_q is the mean quadratic diameter, b_1 and b_2 are species-specific coefficients available in Pothier and Savard (1998).

Stand merchantable volume ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$) was estimated using the equation developed by Fortin *et al.* (2007), which takes into account species-specific regional effects. Since height of trees was not measured for every tree within plots, it was estimated using the equation from Fortin *et al.* (2009), which takes into account the regional variability of growing conditions by including average annual temperatures and coefficients related to ecological subdivisions and drainage conditions of the studied area.

A regression analysis was used to evaluate the effect of stand age on aging error. All statistical analyses were performed in R v. 3.1.1 (R Core Team 2014). A significance level of $\alpha=0.05$ was chosen. The response variable was root square of aging error, and explanatory variables were: age at 1 m, height and DBH of selected trees, stand age, average height and DBH of the studied plot, mean organic layer thickness (OLT), RDI and merchantable volume. Interactions between explanatory variables were included at first, and removed if not significant. We calculated pairwise correlations between all explanatory variables. We put covariates which presented a high degree of correlation into separate models. Linear mixed models were fitted using the lme function of the nlme package (Pinheiro *et al.* 2014) with plot as a random effect to account for unmeasured environmental variability and for the lack of independence in the plot level covariates (Hurlbert 1984). Normality and homogeneity of Pearson's residuals were visually checked, and aging error was root square transformed to improve homogeneity. Alternate models were compared based on Akaike's Information Criterion adjusted for small sample size (AICc) using the aictab function of the

AICcmodavg package (Mazerolle 2014). Models with the lowest $\Delta AICc$ values were considered to have the greatest predictive power. Effect of the explanatory variables was highlighted with the multi-model inference approach (Burnham and Anderson 2002) based on the values of model- average estimates and 95% unconditional confidence intervals. Predictive values of aging error were obtained from the fitted models using the modavgpred function of the AICcmodavg package (Mazerolle 2014).

2.3.4.2 Effect of aging error on the estimation of productivity

Site index (SI) is a numerical index of growth potential. It is a parameter of height-age equations used to model height of the larger trees of a stand (the dominant height, $H_d(t)$) through time. Permanent (PSP) or temporary (TSP) sample plot protocols specify how the larger trees of a stand are defined and sampled. SI is defined as the dominant height at an age of 50 years measured at 1 m height (i.e. $H_d(50)$). Pothier and Savard (1998) have defined an equation of $H_d(t)$ based on TSP measurements. Because our sample protocol followed the TSP protocol, we calculated H_d using their Eq.2, and used this value and Eq.3 to obtain theoretical values of SI (SI_{theo})

Eq. 2
$$H_d = 1.3 + \frac{D_4}{\left(\frac{D}{H-1.3}\right)^{+a(D_4-D)}}$$

where H_d is the dominant height (m), D_4 is the average DBH of the four largest trees in the plot (cm), D is the average DBH of the sampled trees (cm), H is the average height of the three selected trees (m), and a is the regression coefficient for black spruce given in Pothier and Savard (1998).

Eq.3
$$SI = aH_d^b(1 - e^{-cA})^{dH_d^e}$$

where SI is the Site Index (m at 50 years) H_d is the dominant height (m) (Eq. 2), A is the averaged actual age at 1 m of sampled trees (years), a , b , c , d , e are regression coefficients for black spruce given in Pothier and Savard (1998).

We used SI_{theo} values into Eq.4 to build height-age curves and to estimate $H_d(t)$ for later use in our volume calculations.

Eq. 4
$$H_d(t) = a + bSI^c(1 - e^{-d t})^{eSI^f}$$

where $H_d(t)$ is the dominant height (m) of a stand at age t , SI is the site index of the stand (m), t is the age at 1 m height (years) varying from 1 to 220 years, and a , b , c , d , e , f are coefficients for black spruce given in Pothier and Savard (1998).

We used the stem analysis data of the three selected trees per plot (the same trees that were used to calculate H_d) to reconstruct the observed trajectory of $H_d(t)$. Because these relationships were approximately linear in the vicinity of $t=50$, we have extrapolated $H_d(50)$ for young stands using simple linear models. We obtained $SI_{obs}(H_d(50))$ using the observed or extrapolated $H_d(t)$ curves.

SI_{theo} and SI_{obs} were compared for each plot using a paired t-test. SI difference was defined as the difference between SI_{theo} and SI_{obs} . To evaluate the effect of stand age on SI_{diff} , aging error and other explanatory variables (mean age at 1 m, RDI, mean height, mean DBH, mean OLT, merchantable volume), linear models were constructed with SI_{diff} as the response variable. Statistical approach was similar to that described for aging error, using multiple linear regression models instead of mixed models, because all variables were measured at the plot level.

Relative density index ($RDI(t)$), quadratic diameter ($Dq(t)$), basal area ($G(t)$) and volume ($V(t)$) were calculated using equations 5, 6 and 8. $V_{theo}(t)$ was obtained using SI_{theo} , in Eq.4, while V_{obs} was obtained using SI_{obs} .

Both SI_{obs} and SI_{theo} were used to build volume-age curves for each stand, using equations of Pothier and Savard (1998) (Eq. 5). We used the senescence index of Pothier and Savard (1998) which simulates stand senescence by a gradual decline in the volume values.

Eq. 5
$$RDI(t) = \exp(a + b RDI(100)) t^{-1}$$

Where $RDI(t)$ is the relative density index at an age t , $RDI(100)$ is the value of RDI for a 100-year-old stand as given in Pothier and Savard (1998), t is the age at 1 m height (years) varying from 1 to 220 years, a and b are species-specific coefficients given in Pothier and Savard (1998).

$$\text{Eq. 6} \quad D_q(t) = a b^{H_d(t)} t^c RDI(t)^d$$

Where $D_q(t)$ is the quadratic diameter (cm) of the stand at an age t , $H_d(t)$ is the dominant height (m) of a stand at an age t , $RDI(t)$ is the relative density index at an age t , t is the age at 1 m height (years) varying from 1 to 220 years, a , b , c and d , are species-specific coefficients given in Pothier and Savard (1998).

$$\text{Eq. 7} \quad G(t) = a H_d(t)^b c^{H_d(t)} t^d RDI^e \exp\left(\frac{f}{A_c}\right)$$

Where $G(t)$ is the basal area ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) of a stand at an age t , $H_d(t)$ is the dominant height (m) of a stand at an age t , $RDI(t)$ is the relative density index at an age t , t is the age at 1 m height (years) varying from 1 to 220 years, a , b , c , d , e and f , are species-specific coefficients given in Pothier and Savard (1998).

$$\text{Eq. 8} \quad V(t) = a H_d(t)^b G(t)^c D_q(t)^d$$

Where V is the merchantable volume of the stand ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$) at an age t , H_d is the dominant height (m) of a stand at an age t , G is the basal area ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) of a stand at an age t , D_q is the quadratic diameter (cm) of a stand at an age t and a , b , c and d are species specific coefficients given in Pothier and Savard (1998).

We calculated an average volume per tree V_{indiv} based on stem analysis values. For comparison purposes, this value was converted to represent a volume per hectare, using the same density as Pothier and Savard (1998) models, derived from relative density index and quadratic diameter (Eq. 9).

$$\text{Eq. 9} \quad V_{\text{stem}}(t) = V_{\text{indiv}} RDI(t) \left[\frac{D_q(t)}{10^a} \right]^{-1}$$

Where $V_{\text{stem}}(t)$ is the observed volume ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$), $V_{\text{indiv.}}$ is the average volume of a tree based on stem analysis values (m^3) corresponding to an arithmetic average of the three values of individual volumes given by each selected tree of a stand, for each year of life, $\text{RDI}(t)$ and $D_q(t)$ are relative density index and quadratic diameter (cm) of the stand for an age t and derived from Eq. 6 and SI_{theo} , a and b are coefficients for black spruce given in Pothier and Savard (1998)

V_{theo} , V_{obs} and V_{stem} were values of volumes derived from SI_{theo} , SI_{obs} and stem analysis at the current stand age. These values were compared using a paired t-test. Volume difference (ΔV) was calculated as the difference between V_{theo} and V_{obs} . To look for the effect of aging error on ΔV , stand age, SI differences and other explanatory variables (mean age at 1 m, RDI, mean height, mean DBH, mean OLT), linear models were constructed with volume difference as the response variable.

2.4 Results and discussion

2.4.1 Effect of stand age on aging error

Age at root collar ranged 33-204 years while the age at 1 m ranged 17-177 years. Ages measured at 1 m and at root collar differed from 9-58 years (mean \pm sd: 24.04 ± 12.07), while ages at ground level (0 m) and at root collar differed from 1-31 years (mean \pm sd: 11.4 ± 7.96). About 40% (27) of our trees, mostly the oldest trees, had their root collar missing from the stump wood, thus having the entire initial root system replaced by adventitious roots. Since radial growth stops in buried stem sections (Fayle 1968) if the root collar is not included within the stump wood, it is often lost to decay. One could argue that these trees could have originated from layering, or from seeds germinated after the establishment of the initial cohort. For these trees, the year corresponding to the last observed growth ring was used as the total age even though trees were most likely older. We could not find non-paludified stands aged 120-180 years (Table 2.1) within the time frame and distance constraints of this study.

Our observed aging error values are similar to what was found in DesRochers and Gagnon (1997), Parisien *et al.* (2005) and Vasiliauskas and Chen (2002). The value of 7 years considered by Pothier and Savard (1998) as the time necessary for a tree to reach 1 m in poor sites is thus much lower than what we observed for trees growing on good sites (SI_{theo} values > 15 m, Carmean *et al.* (2006)), and does not consider the significant increase of aging error with stand age. Parisien *et al.* (2005), working on trees < 1.5 m of mature fire-originating black spruce stands, also showed a difference between the number of bud scars (considered as the total age) and ring counts at ground level more marked in older stands. Working on mesic sites over a smaller range of ages (time since fire 53-85 years), Vasiliauskas and Chen (2002) also found a positive correlation between time to reach breast height and time since last fire (equivalent to stand age).

The difference between age at ground level or at 1 m height and age at root collar is due to the below ground position of the root collar hiding initial growth rings (DesRochers and Gagnon 1997). Horizontal growth of the stem, frequently observed on black spruce seedlings (DesRochers and Gagnon 1997, Parent *et al.* 2000), and difficult growing conditions in boreal environments (Van Bogaert *et al.* 2015) contribute to the slow initial height growth of seedlings. One might argue that this slow and/or horizontal initial growth is required for trees to install their adventitious root system (Tarroux *et al.* 2014); the development of adventitious roots is stimulated by a moist substrate. As a consequence, growth rings are missing even from sections taken at ground level (DesRochers and Gagnon 1997) which is often mistaken for the root collar.

Trees of the plot were on average 12.5% shorter and 11.6% thinner than sampled trees. The merchantable volume of studied stands ranged 13-265 m³ ha⁻¹ and the average relative density index (RDI) ranged 0.23-0.95. Organic layer thickness (OLT) presented slight differences between plots, ranging 4.8-25 cm, with an average of 14.29 ± 5.9 cm. Organic layer was thinner in younger stands (9.3 cm on average for stands younger than 50 years) than in older ones (17.95 cm on average for stands older than 75 years). We selected non-paludified stands in order to discriminate the effect of stand age from that of organic matter accumulation. Even if organic layer thickness was slightly greater for our older stands (above 150 years), it remained relatively low. Organic layer could contribute to hide initial growth years; in highly paludified stands, it could be expected that the maximum difference between the age at 1 m and at root collar would be greater than 58 years, the thicker OLT hiding even more growth rings under the soil level. Unpublished data from our laboratory show that aging error can reach more than 100 years for trees growing in paludified sites (OLT > 75 cm).

Aging error increased with stand age from an average of 13 ± 4.2 years for younger stands (< 50 years) to an average of 38 ± 12.8 years for stands older than 150 years (Fig. 2.2). Stand age was the best predictor of aging error. Model containing stand age as the only explanatory variable presented the lowest AICc value (AICc = 119.88, ω_i

= 0.32). This best supported model (Error Age ~ Stand age + (Site)) had $R^2 = 0.64$ (Table 2.2), even if about 35% of the variability remained unexplained. This model and the model without the random Site effect were similar (Anova; AICc values: 118.88 and 119.34 respectively; Chi-square: $p > 0.05$). This indicates that aging error varied in the same way, regardless of site. Multi-model inference showed a significant increase of aging error with stand age (estimate = 0.01; Table 2.3). None of the other covariates significantly explained aging error (Table 2.3). Predictions based on the entire set of candidate models gave a minimum difference of 15 years and a maximum difference of 40 years between age at 1 m and age at root collar (Fig. 2.2, mean \pm SE: 26.2 years \pm 7.0).

The greater difference between age at 1 m and total age of the trees in older stands could be explained by the continuous development of adventitious roots throughout their life (DesRochers and Gagnon 1997, Krause and Morin 2005), the progressive sinking of trees under their own weight, or growing conditions that were less favorable to tree growth in the past (Arseneault and Payette 1997), as our data show that it took seedlings longer to reach 1 m height in the oldest stands (Fig. 2.3). This difference between growth rates of old *vs* young trees was also observed by Fantin and Morin (2002) and Gagné (2000). Older trees germinated during the Little Ice Age (1570-1880) which was colder and drier (Scott *et al.* 1988). Lavoie and Payette (1992) linked this period with a sustained decline in spruce growth, followed by warmer temperatures during the 20th century. Increasing atmospheric CO₂ concentration, as well as increasing temperatures and precipitations (Bradley *et al.* 1987, Houghton *et al.* 1990), have favored photosynthetic rates and lengthened plants' growing seasons (Lamarche *et al.* 1984, Jacoby and D'Arrigo 1997, Bronson *et al.* 2009). Girardin *et al.* (2012) observed a positive response in mature black spruce stands with these improved growth conditions, while over-mature stands were negatively impacted. Despite the lack of studies concerning juvenile stands, it could be expected that they also respond favorably to climate warming, making recently regenerated trees reach 1 m height faster than in the past.

Because of the large difference between age at 1 m and the real age of trees, mature trees appeared to have established a long time after fire (Sirois and Payette 1989, Lieffers 1996, Côté *et al.* 2014), or to have originated from layering. This increase in aging error with time means that one has to increasingly adjust correction factors applied to ages not measured at 1 m, e.g. ages measured during the first two Quebec's national forest inventories (1970-1983 and 1981-1994) which were taken at 0.3 m or 1.3 m on the stem and had to be adjusted (Pothier and Savard 1998). Because black spruce regenerates rapidly after fire (St-Pierre *et al.* 1992), time since the last fire should be highly representative of stand age and, if available, could be used in the place of total age (Garet *et al.* 2009, 2012, Fourrier *et al.* 2013). However, for fire cycles longer than their lifespan, trees may die due to secondary disturbances, and time since the last fire could overestimate the average total age of trees growing in over-mature stands (Garet *et al.* 2009, 2012).

Table 2.2 Model selection based on the Akaike Information Criterion (AICc). Response variable is root-square of aging error. Models were fitted with the lme function. Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc), AICc scores ($\Delta AICc$) and Akaike's weight (ω_i) values are given for each candidate model.

| Explanatory variables | AICc | $\Delta AICc$ | ω_i |
|--|--------|---------------|------------|
| Stand age | 119.88 | 0.00 | 0.32 |
| Stand age + mean DBH | 121.54 | 1.66 | 0.14 |
| Stand age + mean height | 121.93 | 2.05 | 0.11 |
| Stand age + merchantable volume | 122.29 | 2.41 | 0.10 |
| Stand age + RDI | 122.36 | 2.48 | 0.09 |
| Stand age + tree height | 122.39 | 2.52 | 0.09 |
| Stand age + tree DBH | 122.40 | 2.52 | 0.09 |
| Stand age + tree DBH + merchantable volume | 124.96 | 5.08 | 0.03 |
| Stand age + tree DBH + RDI | 125.03 | 5.15 | 0.02 |
| Age 1 m | 131.54 | 11.66 | 0.00 |
| Mean OLT | 132.33 | 12.45 | 0.00 |
| Age 1 m + merchantable volume | 132.79 | 12.91 | 0.00 |
| Age 1 m + RDI | 133.24 | 13.36 | 0.00 |
| Mean OLT + merchantable volume | 134.03 | 14.15 | 0.00 |
| Age 1 m + tree DBH | 134.06 | 14.19 | 0.00 |
| Mean OLT + RDI | 134.48 | 14.60 | 0.00 |
| Age 1 m + merchantable volume + tree DBH | 135.40 | 15.52 | 0.00 |
| Age 1 m + RDI + tree DBH | 135.88 | 16.00 | 0.00 |

Note: DBH is diameter at breast height, RDI is the relative density index, OLT is the organic layer thickness.

Table 2.3 Multi model inference based on Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc) for models linking root square of aging error with explanatory variables. Model-average estimate, standard error and 95% confidence intervals are given for each explanatory variable. Values in bold are significant.

| Explanatory variable | Model-average estimate | Unconditional S.E. | 95% Confidence interval |
|----------------------|------------------------|--------------------|-------------------------|
| Merchantable volume | 0 | 0 | 0 / 0 |
| RDI | 0.18 | 0.74 | -1.27 / 1.63 |
| Tree height | 0.01 | 0.04 | -0.07 / 0.09 |
| Tree DBH | 0 | 0.03 | -0.05 / 0.06 |
| Mean OLT | 0.07 | 0.04 | -0.01 / 0.16 |
| Mean Height | 0.05 | 0.07 | -0.09 / 0.18 |
| Mean DBH | 0.01 | 0 | 0 / 0.02 |
| Age 1m | 0.01 | 0 | 0 / 0.01 |
| Stand age | 0.01 | 0 | 0.01 / 0.02 |

Note: DBH is the diameter at breast height, RDI is the relative density index, and OLT is the organic layer thickness.

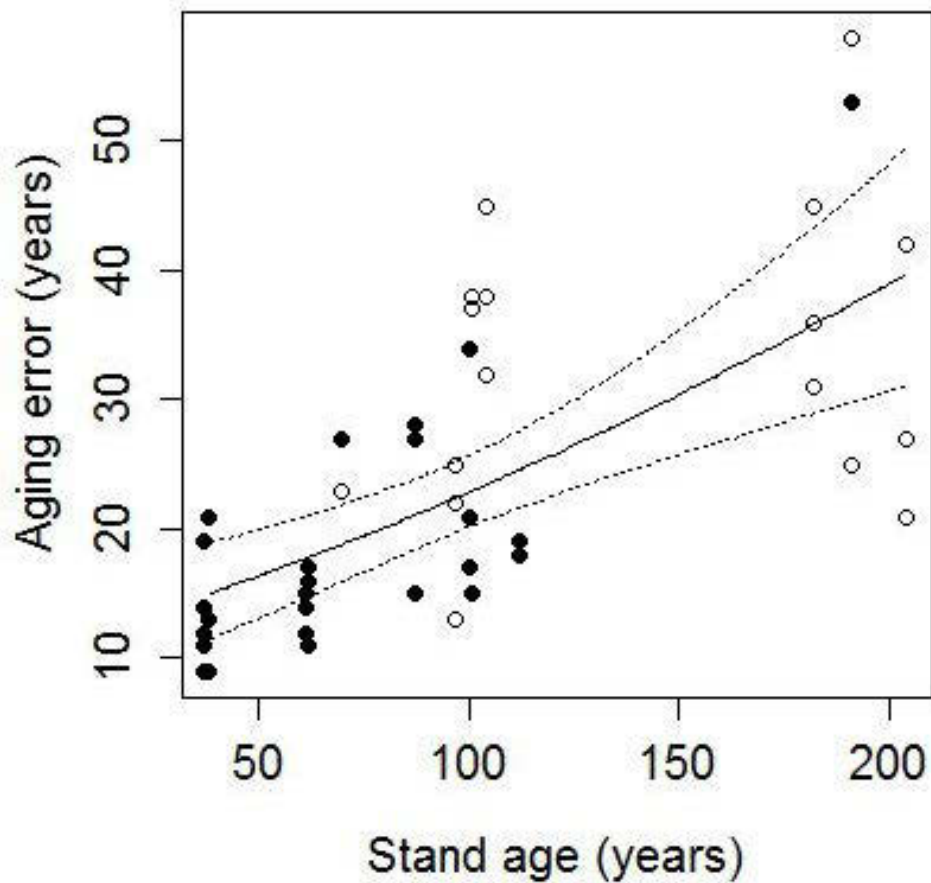


Figure 2.2 Predicted values given by the set of candidate models (continuous line) and observed values (filled circles: trees aged with root collar; open circles: trees without root collar) of aging error as a function of stand age. Dashed lines represent 95% confidence intervals.

2.4.2 Effect of aging error on the estimation of productivity

Theoretical SIs overestimated SI_{obs} by 4.0 ± 3.2 m. Our stands presented SI_{theo} values varying between 11.7 m and 18.4 m (mean \pm SE = 15.75 ± 1.87 m; Fig. 2.3). Stem analysis curves, however, gave SI_{obs} values between 4.3 m and 18.3 m (mean \pm SE = 11.7 ± 4.1 m, Fig. 2.3). Paired t-test showed significant differences between theoretical and observed SI values ($p < 0.005$).

Model selection showed that age at 1 m was the best predictor of the difference between the two SI values. Model containing only age at 1 m as explanatory variable presented the lowest AICc value (AICc = 66.27, $\omega_i = 0.26$, Table 2.4). This model had a relatively high predictive power (adjusted $R^2 = 0.68$). The model including stand age was also well supported (AICc = 66.64, $\omega_i = 0.22$, Table 2.4). Multi-model inference revealed that the difference between SI_{theo} and SI_{obs} was significantly greater when stand age, age at 1 m and aging error increased (Table 2.5, Fig. 2.4). The more missing years there were on the 1 m section, the more SI_{obs} was overestimated.

For trees in the oldest stands (Fig. 2.4 E), SI_{obs} values were very low, much lower than the minimum SI value of 7.5 used in forestry (Johnston (1977), cited in Van Bogaert *et al.* (2015)). Volume-age curves calculated from these lowest SI values gave volume values close to zero. The models were unable to correctly predict volumes with SI values far from the range of those used to fit them. By comparing growth potential of their stands to a height-time reference curve for young black spruce stands in northern Quebec and considering total age of trees (time since fire), Van Bogaert *et al.* (2015) concluded that the majority of studied stands were unproductive. We believe that if they had used underestimated ages (age at 1 m) to then calculate SI from Pothier and Savard (1998) equations, they would have classified these stands as productive.

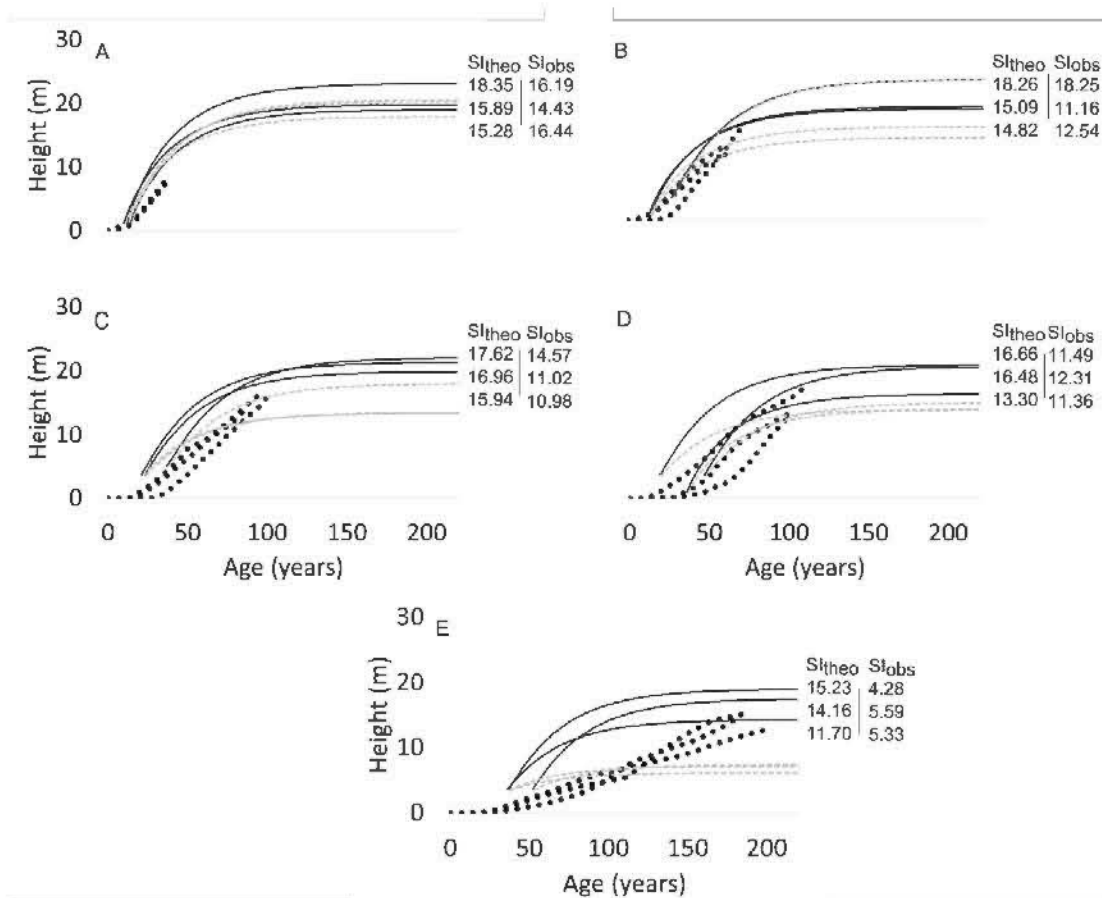


Figure 2.3 Height-growth curves for each stand. For readability, stands were grouped into 5 age classes: (A) 20-50 years, (B) 51-75 years, (C) 76-100 years, (D) 101-150 years, (E) >150 years. Dashed grey lines show height derived from SI_{obs} (value of site index from stem analysis curves) while continuous black lines show height derived from SI_{theo} (values of site index from Pothier and Savard (1998)). Dotted black lines show height derived from stem analysis. SI_{theo} and SI_{obs} values are given for each stand.

Table 2.4 Model selection based on the Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc). Response variable is the difference between site index from Pothier and Savard (1998) (SI_{theo}) and from stem analysis (SI_{obs}). Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc), AICc scores ($\Delta AICc$) and Akaike's weight (ω_i) values are given for each candidate model.

| Explanatory variables | AICc | $\Delta AICc$ | ω_i |
|---|-------|---------------|------------|
| Age 1m | 66.27 | 0.00 | 0.26 |
| Stand age | 66.64 | 0.37 | 0.22 |
| Age 1m + merchantable volume | 68.49 | 2.22 | 0.09 |
| Age 1m + RDI | 68.62 | 2.35 | 0.08 |
| Age 1m + mean DBH | 68.63 | 2.36 | 0.08 |
| Stand age + RDI | 69.15 | 2.89 | 0.06 |
| Stand age + merchantable volume | 69.25 | 2.98 | 0.06 |
| Age 1m + mean height | 69.46 | 3.19 | 0.05 |
| Stand age + mean DBH | 69.91 | 3.64 | 0.04 |
| Stand age + mean height | 70.18 | 3.91 | 0.04 |
| Age 1m + RDI + mean DBH | 73.01 | 6.74 | 0.01 |
| Age 1m + RDI + mean height | 73.15 | 6.88 | 0.01 |
| Age difference | 76.80 | 10.53 | 0.00 |
| Age difference + merchantable volume | 78.08 | 11.81 | 0.00 |
| Age difference + RDI | 78.21 | 11.94 | 0.00 |
| Age difference + mean OLT + RDI + mean OLT:Age difference | 78.71 | 12.44 | 0.00 |
| Age difference + merchantable volume + mean OLT + age difference:mean OLT | 79.07 | 12.80 | 0.00 |
| Age difference + mean DBH + mean OLT | 80.21 | 13.94 | 0.00 |
| Age difference + merchantable volume + mean OLT | 80.76 | 14.49 | 0.00 |
| Age difference + RDI + mean OLT | 80.94 | 14.67 | 0.00 |
| Age difference + mean DBH + mean OLT + age difference:mean OLT | 81.14 | 14.87 | 0.00 |
| Age difference + mean OLT + mean height | 81.19 | 14.92 | 0.00 |
| Age difference + mean OLT + mean height + age difference:mean OLT | 81.99 | 15.73 | 0.00 |

Note: DBH is the diameter at breast height, RDI is the relative density index, OLT is the organic layer thickness, Age difference is the difference between the age at 1 m and at root collar (aging error).

Table 2.5 Multi model inference based on Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc) for models linking SI difference (difference between SI derived from Pothier and Savard (1998) and from stem analysis curves) with explanatory variables. Estimate, standard error and 95% confidence intervals are given for each explanatory variable. Values in bold are significant at $p < 0.05$.

| Explanatory variable | Model-average estimate | Unconditional S.E. | 95% Confidence interval |
|-----------------------|------------------------|--------------------|-------------------------|
| Merchantable volume | 0.01 | 0.01 | -0.01 / 0.02 |
| RDI | 2.5 | 2.53 | -2.46 / 7.45 |
| Mean OLT | 0.17 | 0.13 | -0.08 / 0.42 |
| Mean Height | 0.12 | 0.26 | -0.39 / 0.62 |
| Mean DBH | 0.19 | 0.21 | -0.23 / 0.6 |
| Age 1m | 0.06 | 0.03 | 0.03 / 0.08 |
| Age difference | 0.16 | 0.07 | 0.02 / 0.31 |
| Stand age | 0.05 | 0.01 | 0.03 / 0.07 |

Note: DBH is the diameter at breast height, RDI is the relative density index, OLT is the organic layer thickness, Age difference is the difference between the age at 1 m and at root collar (aging error).

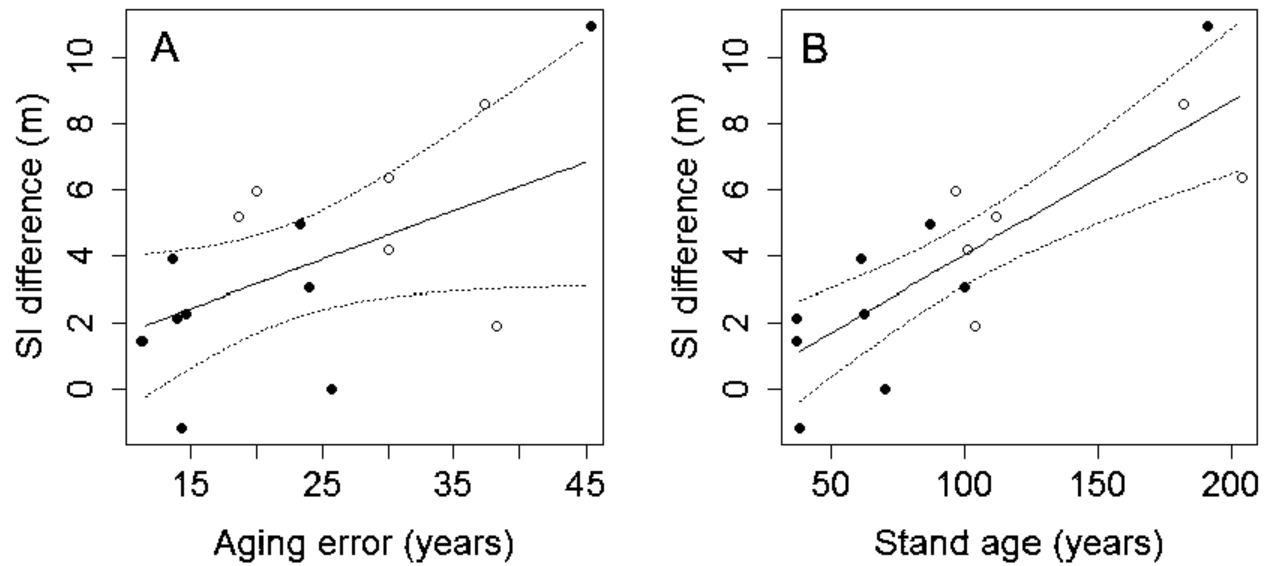


Figure 2.4 Predicted (continuous lines) and observed values (filled circles: stands aged from trees with root collar; open circles: stands aged from trees without root collar) of SI difference (difference between SI derived from Pothier and Savard (1998) and from stem analysis curves) based on the entire set of candidate models, as a function of (A) aging error; (B) Stand age. Dashed lines represent 95% confidence intervals.

Height-growth curves derived from stem analysis showed a slow early growth, followed by a linear increase with no evidence of asymptotic limits over the range of the data, fitting with observations of Van Bogaert *et al.* (2015), who reported an average of 25 years for black spruce trees growing north of our study area to reach 1 m height. Several authors developed height-growth curves showing the same pattern (Ker and Bowling 1991, Morin and Gagnon 1992, Larocque *et al.* 1996, Nigh *et al.* 2002, Carmean *et al.* 2006). In contrast, curves derived from Pothier and Savard's (1998) models were sigmoidal (Fig. 2.3), and do not include the slow-growing period of time between germination and the time trees reach 1 m height. Models represent a period of exponential increase followed by a plateau simulating the decrease of growth rate through time when overall stand growth decreases due to tree senescence (Pothier and Savard 1998).

The use of SI_{obs} significantly lowered predicted stand volumes (Fig. 2.5). However, volumes calculated by stem analysis and SI_{theo} curves were similar at the time of sampling, although volume growth trajectories differed. Volumes predicted from SI_{theo} were generally higher at any given age compared to predictions from SI_{obs} (Fig. 2.5). V_{theo} ranged between 10.2 and 222.2 $m^3 ha^{-1}$, while the gap with V_{obs} ranged -0.3-174.2 $m^3 ha^{-1}$, which represents -2.9% to 99.2% of V_{theo} . On the other hand, V_{stem} ranged 8.5 -234.5 $m^3 ha^{-1}$. Paired t-test showed a significant difference between V_{theo} and V_{obs} ($p < 0.05$), and between V_{obs} and V_{stem} ($p < 0.05$), but no significant difference between V_{theo} and V_{stem} ($p > 0.05$). Additionally, at the time of sampling, V_{stem} calculated from our 3 sampled trees per plot was similar to volumes derived from the DBH measurements of all trees of the plot (paired t-test, $p > 0.05$). Model selection indicated that the model containing SI difference and RDI as explanatory variables was the best model to explain ΔV variability ($AICc=140.12$, $\omega_i=0.93$, Table 2.6). This model had a great predictive power (adjusted $R^2=0.90$). Other candidate models were less informative ($\Delta AICc > 2$, Table 2.6). Multi-model inference based on $AICc$ revealed ΔV significantly increased with stand age, SI difference, age at 1 m, mean height and RDI (Table 2.7, Fig. 2.6).

Theoretical volume-growth curves have a sigmoidal pattern followed by a plateau and a decrease, which simulate stand opening when natural regeneration cannot compensate for the death of senescent trees (Fig. 2.5; Pothier and Savard 1998). Volume growth curves obtained by stem analysis showed a longer period of slow growth followed by an exponential increase and no plateau reached even for the oldest stands (Fig. 2.5), similar to Morin and Gagnon (1992). The early plateau reached by volume growth curves from Pothier and Savard (1998) probably have this shape because trees used in modelling were in reality much older than their ages at 1 m height. Our study shows a much prolonged productive growth period in comparison. Garet *et al.* (2009), considering time since fire instead of age at 1 m, found a similar pattern with a maximum volume and a period of senescence reached later in stand development. The difference between theoretical and stem analysis-based growth curves was similar to those observed by Morin and Gagnon (1992) between post-fire seed-regenerated stands and layer-origin stands after harvesting. The use of age at 1 m height as temporal variable for predictive models is preconized by some authors in order to avoid the period of erratic growth considered to occur only in some individuals which have experienced a period of suppression before becoming dominant (Pothier and Savard 1998, Raulier *et al.* 2003). But this period of slow growth is observed for all black spruce trees, even for naturally regenerated individuals which didn't experience suppression (Van Bogaert *et al.* 2015). This pattern is typical of black spruce's juvenile growth, and can be non-negligible in light of the tree's lifespan. This period increases with stand age, and should be taken into account in order to obtain accurate productivity estimations over time. Although only dominant and codominant trees were considered for V_{stem} calculation, this value is expected to adequately represent the volume of the entire stand because even though sampled trees were slightly larger than mean tree size at the time of sampling, there was no difference between V_{stem} and volumes derived from the DBH of all trees from a plot.

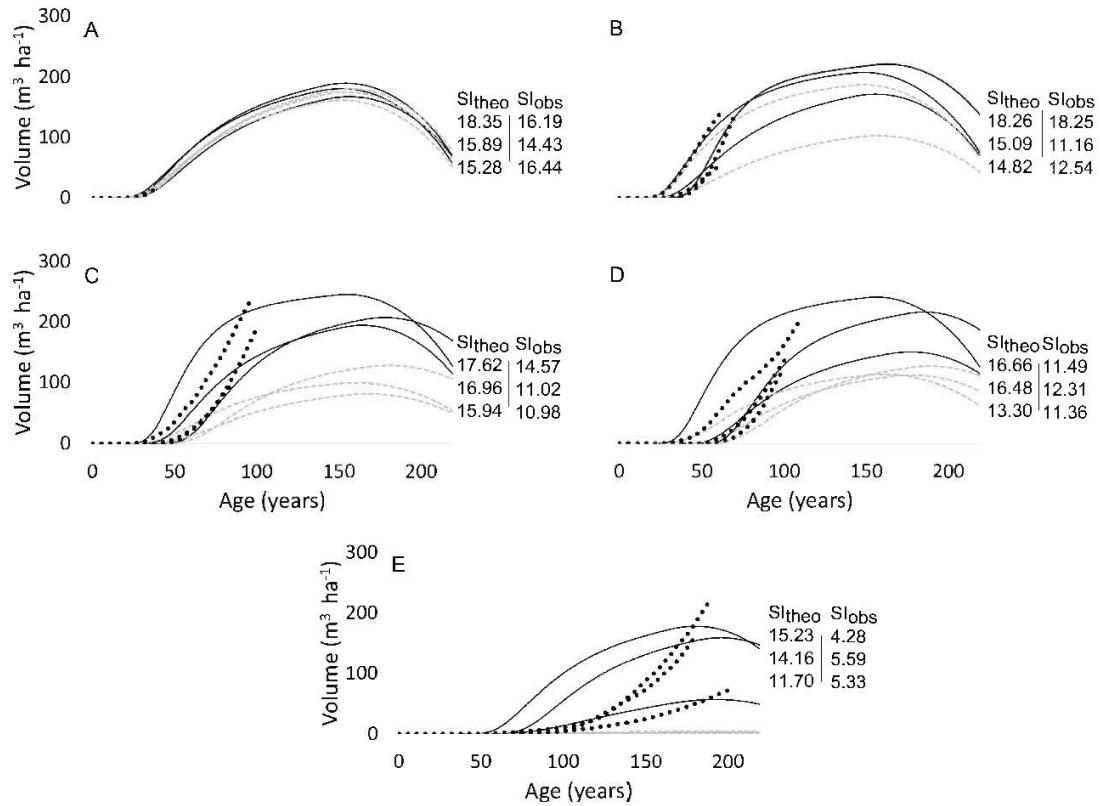


Figure 2.5 Volume-Age curves according to Pothier and Savard (1998) model. For readability, stands were grouped into 5 age classes: (A) 20-50 years, (B) 51-75 years, (C) 76-100 years, (D) 101-150 years, (E) >150 years. Dashed grey lines show volume derived from site index obtained with stem analysis (SI_{obs}), while continuous black lines show volume derived from site index calculated with Pothier and Savard (1998) models (SI_{theo}). Dotted black lines show volumes derived from stem analysis. SI_{theo} and SI_{obs} are given for each stand.

Table 2.6 Model selection based on the Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc). Response variable is the difference between volume derived from Pothier and Savard (1998) models (V_{theo}) and volume derived from stem analysis values (V_{obs}). Models were fitted with the lm function. Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc), AICc scores ($\Delta AICc$) and Akaike's weight (ω_i) values are given for each candidate model.

| Explanatory variables | AICc | $\Delta AICc$ | ω_i |
|---|--------|---------------|------------|
| SI difference + RDI | 140.12 | 0.00 | 0.93 |
| SI difference + mean height | 146.76 | 6.64 | 0.03 |
| SI difference | 148.60 | 8.48 | 0.01 |
| SI difference + RDI + mean DBH + mean OLT | 149.26 | 9.14 | 0.01 |
| SI difference + mean height + mean OLT | 150.81 | 10.69 | 0.00 |
| SI difference + mean OLT | 150.84 | 10.72 | 0.00 |
| SI difference + mean DBH + mean OLT | 154.01 | 13.89 | 0.00 |
| Stand age + RDI | 156.77 | 16.65 | 0.00 |
| Age 1m + RDI | 156.82 | 16.70 | 0.00 |
| Stand age + mean height + Stand age : mean height | 159.74 | 19.62 | 0.00 |
| Age difference + RDI | 160.79 | 20.67 | 0.00 |
| Age 1m + RDI + mean height | 161.33 | 21.21 | 0.00 |
| Age 1m + mean height | 161.47 | 21.35 | 0.00 |
| Age 1m + RDI + mean DBH | 161.48 | 21.36 | 0.00 |
| Stand age | 162.27 | 22.15 | 0.00 |
| Age 1m | 162.55 | 22.44 | 0.00 |
| Age 1m + mean DBH | 162.70 | 22.58 | 0.00 |
| Age difference + RDI + mean OLT | 163.47 | 23.36 | 0.00 |
| Age difference + RDI + mean OLT + Age difference:mean OLT | 165.50 | 25.38 | 0.00 |
| Stand age + mean DBH + Stand age:mean DBH | 165.53 | 25.41 | 0.00 |
| Age difference + mean height + mean OLT | 166.59 | 26.47 | 0.00 |
| Age difference | 166.99 | 26.87 | 0.00 |
| Age difference + mean DBH + mean OLT | 167.05 | 26.93 | 0.00 |
| Age difference + mean height + mean OLT + Age difference:mean OLT | 171.69 | 31.57 | 0.00 |
| Age difference + mean DBH + mean OLT + Age difference:mean OLT | 172.70 | 32.58 | 0.00 |

Note: DBH is the diameter at breast height, RDI is the relative density index, OLT is the organic layer thickness, age difference is the difference between age at 1 m and at root collar (aging error), SI difference is the difference between site index derived from Pothier and Savard (1998) models (SI_{theo}) and from stem analysis curves (SI_{obs}).

Table 2.7 Multi model inference based on Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc), for models linking the difference between volumes derived from Pothier and Savard (1998) models (V_{theo}) and from stem analysis values (V_{obs}) with explanatory variables. Estimate, standard error and 95% confidence intervals are given for each explanatory variable. Values in bold are significant at $p < 0.05$.

| Explanatory variable | Model-average estimate | Unconditional S.E. | 95% Confidence interval |
|----------------------|------------------------|--------------------|-------------------------|
| SI difference | 13.47 | 1.97 | 9.61 / 17.32 |
| RDI | 100.51 | 25.93 | 49.69 / 151.33 |
| Mean OLT | 0.87 | 1.48 | -2.02 / 3.76 |
| Mean Height | 6.73 | 2.95 | 0.95 / 12.51 |
| Mean DBH | -2.21 | 3.49 | -9.05 / 4.63 |
| Age 1 m | 0.69 | 0.25 | 0.20 / 1.18 |
| Age difference | 1.97 | 1.16 | -0.3 / 4.24 |
| Stand Age | 0.55 | 0.19 | 0.18 / 0.93 |

Note: DBH is the diameter at breast height, RDI is the relative density index, OLT is the organic layer thickness, Age difference is the difference between the age at 1 m and at root collar, SI difference is the difference between site indices derived from Pothier and Savard (1998) models (SI_{theo}) and from stem analysis curves (SI_{obs}).

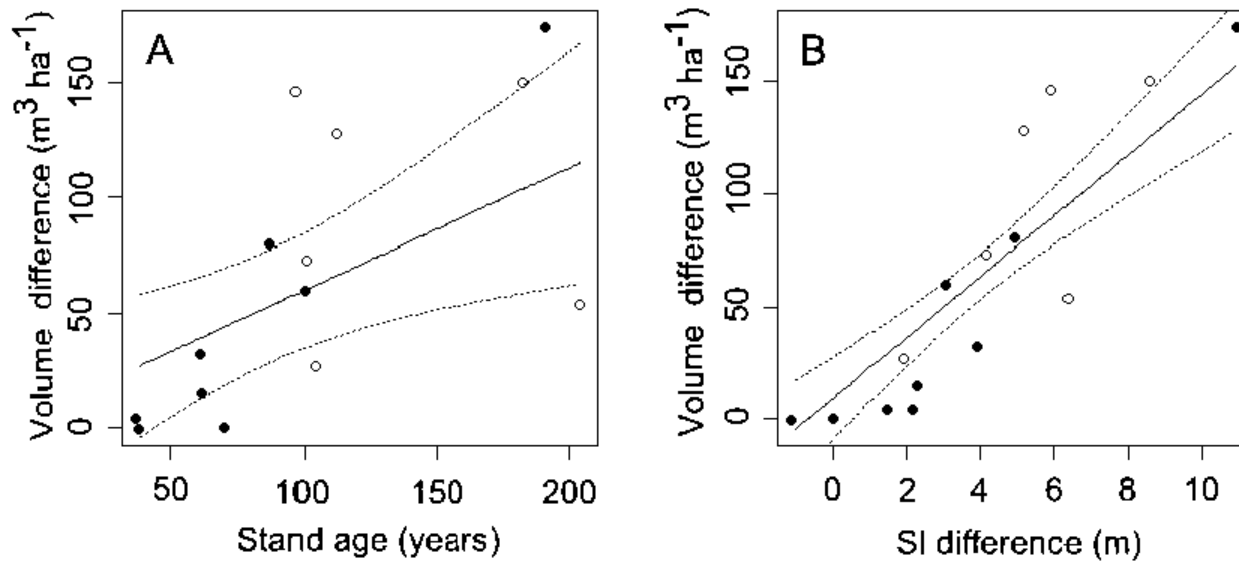


Figure 2.6 Predicted (continuous lines) and observed values (filled circles: stands aged from trees with root collar; open circles: stands aged from trees without root collar) of differences between volumes derived from Pothier and Savard (1998) models (V_{theo}) and from stem analysis values (V_{obs}) based on the entire set of candidate models as a function of (A) Stand age and (B) SI difference (difference between site index from Pothier and Savard (SI_{theo}) and from stem analysis (SI_{obs})). Dashed lines represent 95% confidence intervals.

Although precise patterns of height and volume growth can be obtained through time with stem analysis data, their use in predictive models is controversial. This source of data does not allow to follow social status changes through time (Harcombe 1987, Harper *et al.* 2003), and currently dominant trees could have been suppressed in the past, which would explain their slow initial growth pattern (Pothier *et al.* 1995, Raulier *et al.*, 2003). But, in the case of pure and naturally regenerated black spruce stands, smaller trees have the highest probability of dying because they suffer the greatest impacts during disturbances (Lussier *et al.* 2002a) and dominant or co-dominant individuals have been shown to keep their social status through time (Lussier *et al.* 1992, 2002b). Fire-originated trees generally form even-aged stands and suppression is less likely to affect them because they all start growth at the same time (Morin and Gagnon 1992, Pothier *et al.* 1995). In addition, we didn't observed dead stems which could indicate replacement of trees due to secondary disturbances, even in oldest stands.

2.5 Management implications

Because coefficients currently used for black spruce in Quebec's forestry are based on age at 1 m, its replacement by stand age or true age of trees does not improve trajectories of height- and volume- growth curves compared with stem analysis data. Even if there was no difference between observed and predicted volumes at the time of sampling, it would seem prudent to re-examine the predictive equations for black spruce, using total age or time since the last fire, to recalculate species-specific coefficients. These coefficients should be determined with data from young naturally-established stands to effectively model early growth. Because regeneration dynamics are different for stands regenerated after fire or after harvesting (Morin and Gagnon 1992), data from fire-originated stands could allow to build models more representative of natural black spruce stands of the boreal forests. In addition, these coefficients should be adjusted depending on the response of forests to climate change, which

differs in function of their age. Young and mature stands seem to have responded positively to climate warming, while growth of over-mature forests would be negatively impacted (Girardin *et al.* 2012, 2015).

The actual method of calculating site indices could lead to an overestimation of growth potential of sites. Rating site indices at an age older than 50 years (e.g. at an age of 100 years, Hägglund and Lundmark (2002)) could improve the estimation of site potential by evaluating growth after the period of early slow growth. The assumption that site index of a given stand does not vary with time appears not to be respected because of temporal changes in environmental parameters. In addition to long-term climate changes, time elapsed since the last fire can generate modifications of the forest floor properties and nutrient availability (Brais *et al.* 1995) as well as changes in the diametrical composition through time (Ouzennou *et al.* 2008) which could influence growth potential. A regression tree approach based on abiotic variables like organic layer thickness, average annual temperature or annual precipitations (McKenney and Pedlar 2003), could give better predictions of potential growth because it would overcome inaccuracies due to age estimation. Because observed growth of boreal black spruce forests is slower than modeled, it implies that, with the use of a rotation time of about 90 years, currently harvested volumes should be lower than calculated with wrong age estimates. A re-evaluation of the predictive models could help to accurately extend the forest rotation period by visualizing the time necessary for black spruce stands to reach their maximum volume.

2.6 Acknowledgements

We are thankful to Line Blackburn and Émilie Desjardins for field assistance, to Marc Mazerolle (Laval University) for help and advices concerning the statistical analyses. We thank Steve Cumming (Laval University), Brian Harvey (UQAT), Igor Drobyshv (UQAT), Ahmed Laamrani (UQAT) and Alain Leduc (UQAM) for advices and comments on an earlier version of the paper. This project was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the NSERC-UQAT-UQAM Chair in Sustainable Forest Management, Fonds de recherche du Québec – Nature et Technologies (FRQNT) and Tembec Incorporated represented by Geneviève Labrecque and Louis Dumas.

2.7 Literature cited

Arseneault, D., Payette, S., 1997. Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in a subarctic tree line peatland. *Ecology* 78, 1873-1883.

Bergeron, Y., 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81, 1500-1516.

Bradley, R.S., Diaz, H.F., Eischeid, P.D., Kelly, P.M., Goodess, C.M., 1987. Precipitation fluctuations over northern hemisphere land areas since the mid-19th century. *Science* 237, 171-175.

Brais, S., Camiré, C., Bergeron, Y., Paré, D., 1995. Changes in nutrient availability and forest floor characteristics in relation to stand age and forest composition in the southern part of the boreal forest of northwestern Quebec. *Forest Ecology and Management* 76, 181-189.

Bronson, D.R., Gower, S.T., Tanner, M., Van Herk, I., 2009. Effect of ecosystem warming on boreal black spruce burst and shoot growth. *Global Change Biology* 15, 1534-1543.

Brydges, T.G., 1998. Nitrogen deposition in Canada's Boreal Shield: implications for the Kyoto Protocol. *Environmental Pollution* 102, 365-370.

Burnham, K., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. New York: Springer, 488 p.

Burns, R.M., Honkala, B.H., 1990. *Silvics of North America V.1 Conifers*. Washington, DC: United States Department of Agriculture Forest Service, 675 p.

Burton, P.J., Messier, C., Smith, D.W., Adamowicz, W.L., 2003. *Towards sustainable management of the boreal forest*. Ottawa, Ontario: NRC Research Press, 1039 p.

Carmean, W., Hazenberg, G., Deschamps, K.C., 2006. Polymorphic site index curves for black spruce and trembling aspen in northwest Ontario. *The Forestry Chronicle* 82, 231-242.

Chhin, S., Hogg, E.T., Lieffers, V.J., Huang, S., 2010. Growth-climate relationships vary with height along the stem in lodgepole pine. *Tree Physiology* 30, 335-345.

Côté, D., Lupi, C., Gagnon, R., Lord, D., Morin, H., 2014. Growth dynamics of successive post-fire cohorts of black spruce: Is site potential reduced ? *The Forestry Chronicle* 90, 96-104.

- DesRochers, A., Gagnon, R., 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age ? Canadian Journal of Forest Research 27, 1263-1267.
- Duchesne, S., Sirois, L., 1995. First phase of post fire regeneration of subarctic conifer stands. Canadian Journal of Forest Research 25, 307-318.
- Environnement Canada, 2011. National climate archives. <https://www.ec.gc.ca/>.
- Esau, K., 1967. Plant anatomy (2nd ed.) New York: John Wiley & Sons, 767 p.
- Fantin, N., Morin, H., 2002. Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale, Québec. Canadian Journal of Forest Research 32, 1478-1490.
- Fayle, D.C.F., 1968. Radial growth in tree roots: distribution-timing-anatomy. Toronto, Ontario: University of Toronto, Faculty of Forestry, 183 p.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., Bergeron, Y., 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications. Forest Ecology and Management 213, 151-159.
- Fenton, N., Bergeron, Y., 2007. *Sphagnum* community change after partial harvest in black spruce boreal forests. Forest Ecology and Management 242, 24-33.
- Fortin, M., Bernier, S., Saucier, J.-P., Labbé, F., 2009. Une relation hauteur-diamètre tenant compte de l'influence de la station et du climat pour 20 espèces commerciales du Québec. Mémoire de recherche forestière n° 153. Québec : Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de recherche forestière, 22p.
- Fortin, M., DeBlois, J., Bernier, S., Blais, G., 2007. Mise au point d'un tarif de cubage général pour les forêts québécoises: une approche pour mieux évaluer l'incertitude associée aux prévisions. The Forestry Chronicle 83, 754-765.
- Fourrier, A., Pothier, D., Bouchard, M., 2013. A comparative study of long-term stand growth in eastern Canadian boreal forest: fire versus clear-cut. Forest Ecology and Management 310, 10-18.
- Fraver, S., Bradford, J.B., Palik, J., 2011. Improving tree age estimates derived from increment cores: a case study of red pine. Forest Science 57, 164-170.
- Gagné, C., 2000. Tendence à long terme de la croissance de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) en forêt boréale québécoise. M.Sc. thesis, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 96 p.

Gagnon, R., Morin, H., 1992. Establishment period of black spruce (*Picea mariana*) after fire. In: T.S. Bartholin, B.E.B., D. Eckstein, and F.H. Schweingruber (Ed.), LUNDQUA Report 34. Lund : Lund University, pp. 112-114.

Gagnon, R., Morin, H., 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. *Le Naturaliste Canadien* 125, 26-35.

Gagnon, R., Morin, H., St-Pierre, H., Fillion, J., Villeneuve, G., 1992. La régénération naturelle de l'épinette noire par graines: point de départ d'une méthode efficace d'ensemencement. In: Service de l'amélioration des arbres et Service du transfert de technologie (Ed.), *Compte-rendu du Colloque sur les semences forestières, division de la recherche sur les semences, les boutures et les plants* (pp. 171-180). Sainte-Foy, Québec : Ministère des forêts.

Gamache, I., Payette, S., 2004. Height-growth response of tree line black spruce to recent climate warming across the forest-tundra of eastern Canada. *Journal of Ecology* 92, 835-845.

Garet, J., Pothier, D., Bouchard, M., 2009. Predicting the long-term yield trajectory of black spruce stands using time since fire. *Forest Ecology and Management* 257, 2189-2197.

Garet, J., Raulier, F., Pothier, D., Cumming, S.G., 2012. Forest age class structures as indicators of sustainability in boreal forest: Are we measuring them correctly ? *Ecological Indicators* 23, 202-210.

Girardin, M.P., Guo, X.J., Bernier, P.Y., Raulier, F., Gauthier, S., 2012. Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. *Biogeosciences* 9, 2523-2536.

Girardin, M.P., Hogg, E.H., Bernier, P.Y., Kurz, W.A., Guo, X.J., Cyr, G., 2015. Negative impacts of high temperatures on growth of black spruce forests intensify with the anticipated climate warming, *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.13072.

Grondin, P., 1996. Écologie forestière. In: Bédard, J., Côté, M. (Eds.), *Manuel de foresterie* (pp. 133-279). Sainte-Foy, Québec : Presse de l'Université Laval.

Gutsell, S.L., Johnson, E.A., 2002. Accurately ageing trees and examining their height-growth rates: implications for interpreting forest dynamics. *Journal of Ecology* 90, 153-166.

Hägglund, B., Lundmark, J.E., 2002. Site index estimation by means of site properties - Scots pine and Norway spruce in Sweden. In: *Studia Forestalia Sueica* 138, 1-38.

- Harcombe, P.A., 1987. Tree Life Tables. *BioScience* 37, 557-568.
- Harper, K., Boudreault, C., De Grandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews* 11, S79-S98.
- Henry, J.D., Swan, J.M.A., 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material-An approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology* 55, 772-783.
- Houghton, J.T., Jenkins, G.J., Ephraums, J.J., 1990. Climate change, The IPCC Scientific Assessment. Cambridge: Cambridge University Press, 364 p.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54, 187-211.
- Islam, M.A., MacDonald, S.E., Zwiazek, J.J., 2003. Responses of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) to flooding and ethylene. *Tree Physiology* 23, 545-552.
- Jacoby, G.C., D'Arrigo, R.D., 1997. Tree rings, carbon dioxide, and climatic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 8350-8353.
- Johnsen, K.H., Major, J.E., 1998. Black spruce family growth performance under ambient and elevated atmospheric CO₂. *New Forests* 15, 271-281.
- Johnston, W.F., 1977. Manager's handbook for black spruce in the north-central states. In: USDA Forest Service (Ed.). St Paul, Minnesota: North Central Forest Experiment Station, 18 p.
- Ker, M.F., Bowling, C., 1991. Polymorphic site index equations for four New Brunswick softwood species. *Canadian Journal of Forest Research* 21, 728-732.
- Krause, C., 1997. The use of dendrochronological material from buildings to get information about past spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 69-75.
- Krause, C., Morin, H., 2005. Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 2642-2654.
- Lamarche, V.C., Graybill, D.A., Fritts, H.C., Rose, M.R., 1984. Increasing atmospheric carbon dioxide: tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science* 225, 1019-1021.

Landhäuser, S.M., Wein, W.R., 1993. Postfire vegetation recovery and tree establishment at the arctic treeline: climate-change vegetation-response hypotheses. *Journal of Ecology* 81, 665-672.

Larocque, G.R., Parton, W.J., Archibald, D.J., 1996. Polymorphic site productivity functions for black spruce in relation to different ecological types in Northern Ontario. Sainte-Foy, Quebec: Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, 19 p.

Lauzon, E., Bergeron, Y., Gauthier, S., Kneeshaw, D., 2006. Fire cycles and forest management: an alternative approach for management of the canadian boreal forest. Edmonton, Alberta: Sustainable forest management network, 16 p.

Lavoie, C., Payette, S., 1992. Black spruce growth forms as a record of a changing winter environment at treeline, Quebec, Canada. *Arctic and Alpine Research* 24, 40-49.

Lieffers, V.J., Stadt, K.J., Navratil, S., 1996. Age structure and growth of understory white spruce under aspen. *Canadian Journal of Forest Research* 26, 1002-1007.

Loewenstein, E.F., Johnson, P.S., Garrett, H.E., 2000. Age and diameter structure of a managed uneven-aged oak forest. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 1060-1070.

Lussier, J.M., Morin, H., Gagnon, R., 1992. Comparaison de la croissance des marcottes d'épinette noire (*Picea mariana*) adultes après coupe à celle d'individus issus de graines après feu. *Canadian Journal of Forest Research* 22, 1524-1535.

Lussier, J.-M., Morin, H., Gagnon, R., 2002a. Mortality in black spruce stands of fire or clear-cut origin. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 539-547.

Lussier, J.M., Morin, H., Gagnon, R., 2002b. Évolution de la structure diamétrale et production ligneuse des pessières noires issues de coupe et de feu. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 526-538.

Matison, R., Brūmelis, G., 2008. Effect of burial by sand on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) radial growth on seacoast wooded dunes at Cape Kolka, Latvia. *Acta Universitatis Latviensis* 745, 131-144.

Matthes, U., Kelly, P.E., Larson, D.W., 2008. Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2923-2931.

Marc J. Mazerolle (2015) AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.0-3. <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>.

- McKenney, D.W., Pedlar, J.H., 2003. Spatial models of site index based on climate and soil properties for two boreal tree species in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 175, 497-507.
- Messaoud, Y., Chen, H.Y.H., 2011. The influence of recent climate change on tree height growth differs with species and spatial environment. *PLoS ONE* 6, e14691.
- Morin, H., Gagnon, R., 1992. Comparative growth and yield of layer- and seed-origin black spruce (*Picea mariana*) stands in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 22, 465-473.
- MRNF, 2011. Normes d'inventaire forestier. Les placettes-échantillons temporaires. Québec : Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction des Inventaires Forestiers, 213 p.
- Nigh, G., Krestov, P., Klinka, K., 2002. Height growth of black spruce in British Columbia. *The Forestry Chronicle* 78, 306-313.
- Niklasson, M., 2002. A comparison of three age determination methods for suppressed Norway spruce: implications for age structure analysis. *Forest Ecology and Management* 161, 279-288.
- Ouzennou, H., Pothier, D., Raulier, F., 2008. Adjustment of the age–height relationship for uneven-aged black spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2003-2012.
- Parent, S., Morin, H., 2002. Reply: Effects of adventitious roots on age determination in balsam fir regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1296-1300.
- Parent, S., Morin, H., Messier, C., 2000. Effects of adventitious roots on age determination in balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 513-518.
- Parisien, M.A., Sirois, L., Parent, S., 2005. Landscape-level variability in the age underestimation of understory black spruce in the northern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 633-642.
- Peters, V.S., Macdonald, S.E., Dale, M.R.T., 2002. Aging discrepancies of white spruce affect the interpretation of static age structure in boreal mixedwoods. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1496-1501.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D and R Core Team (2015). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-122, <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

- Pothier, D., Doucet, R., Boily, J., 1995. The effect of advance regeneration height on future yield of black spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research* 25, 536-544.
- Pothier, D., Savard, F., 1998. Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec. RN98-3054. Québec : Ministère des Ressources naturelles, Gouvernement du Québec, 183 p.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
- Raulier, F., Lambert, M.C., Pothier, D., Ung, C.H., 2003. Impact of dominant tree dynamics on site index curves. *Forest Ecology and Management* 184, 65-78.
- Regent Instruments Inc., 2009. WinDendro Reference Manual, Version 2009, March 12, 2008. Régent Instruments. Québec.
- Rohner, B., Bugmann, H., Bigler, C., 2013a. Estimating the age–diameter relationship of oak species in Switzerland using nonlinear mixed-effects models. *European Journal of Forest Research* 132, 751-764.
- Rohner, B., Bugmann, H., Bigler, C., 2013b. Towards non-destructive estimation of tree age. *Forest Ecology and Management* 304, 286-295.
- Rowe, J.S., 1972. Les régions forestières du Canada. Publication n° 1300F. Ottawa : Environnement Canada, Service canadien des forêts, 172 p.
- Scott, P.A., David, C.F.F., Bentley, C.V., Roger, I.C.H., 1988. Large-scale changes in atmospheric circulation interpreted from patterns of tree growth at Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic and Alpine Research* 20, 199-211.
- Singh, T., 1987. Wood density variations in thirteen canadian tree species. *Wood and Fiber Science* 19, 362-369.
- Sirois, L., Payette, S., 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 19, 1571-1580.
- St-Pierre, H., Gagnon, R., Bellefleur, P., 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du Pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 22, 474-481.
- Swetnam, T., Thompson, M., Kennedy Sutherland, E., 1985. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. Washington D.C. : USDA Forest Service, Agriculture Handbook 639, 39 p.

Tarroux, E., DesRochers, A., Girard, J.-P., 2014. Growth and root development of black and white spruce planted after deep planting. *Forest Ecology and Management* 318, 294-303.

Telewski, F.W., Lynch, A.M., 1991. Measuring growth and development of stems. In: Lassoie, J.P., Hinckley, T.M. (Eds.), *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology* (pp. 503-555), Boston: CRC Press.

Tjoelker, M.G., Oleksyn, J., Reich, P.B., 1998. Temperature and ontogeny mediate growth response to elevated CO₂ in seedlings of five boreal tree species. *New Phytologist* 140, 197-210.

Trotsiuk, V., Hobi, M.L., Commarmot, B., 2012. Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *Forest Ecology and Management* 265, 181-190.

Van Bogaert, R., Gauthier, S., Raulier, F., Saucier, J.-P., Boucher, D., Robitaille, A., Bergeron, Y., 2015. Exploring forest productivity at an early age after fire: a case study at the northern limit of commercial forests in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 45, 579-593.

Vasiliauskas, S., Chen, H., 2002. How long do trees take to reach breast height after fire in northeastern Ontario ? *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1889-1892.

Wilmking, M., Hallinger, M., Van Bogaert, R., Kyncl, T., Babst, F., Hahne, W., Juday, G.P., de Luis, M., Novak, K., Völlm, C., 2012. Continuously missing outer rings in woody plants at their distributional margins. *Dendrochronologia* 30, 213-222.

Wong, C.M., Lertzman, K.P., 2001. Errors in estimating tree age: implications for studies of stand dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 1262-1271.

CHAPITRE III : CONCLUSION GÉNÉRALE

Il a été montré lors d'études antérieures que, suite notamment à la croissance de la plupart des semis d'épinette noire sur un plan plus ou moins horizontal et au développement du système racinaire adventif tout au long de sa vie, le collet de l'arbre se retrouve sous la surface du sol, englobé dans une matrice de racines adventives (DesRochers et Gagnon 1997). Les cernes les plus anciens sont donc absents sur toutes les sections aériennes de tige. Ainsi, un âge déterminé par un simple décompte de cernes à 1 m de hauteur, comme celui utilisé dans les modèles prédictifs de hauteur et de volume actuellement en vigueur au Québec (Pothier et Savard 1998), est sous-estimé. Cependant, très peu d'études se sont intéressées aux facteurs qui influenceraient cette sous-estimation. Puisque le réseau racinaire adventif se développe tout le long de la vie des arbres, la différence d'âge entre 1 m et le collet devrait être d'autant plus importante que le peuplement est âgé. D'autre part, l'effet de l'utilisation d'un âge à 1 m plutôt que de l'âge total dans les modèles d'estimation de la productivité forestière n'avait pas encore été évalué avec précision. Puisque l'âge à 1 m est sous-estimé comparativement à l'âge total, la croissance et la productivité des peuplements d'épinette noire seraient surestimées.

3.1 Résultats majeurs

En mesurant la différence entre l'âge total déterminé au collet des arbres et un âge issu d'un décompte de cernes sur une section à 1 m de hauteur, il a pu être mis en évidence que cette différence variait de 9 à 58 ans et qu'elle était significativement corrélée avec l'âge du peuplement. Ces valeurs sont semblables à celles observées dans d'autres études (DesRochers et Gagnon 1997, Vasiliauskas et Chen 2002, Parisien *et al.* 2005), mais sont plus hautes que les valeurs considérées par Pothier et Savard (1998) comme nécessaires à un arbre pour atteindre une hauteur de 1 m. Le développement de plus en plus important du système racinaire adventif de l'arbre au cours du temps (Krause et Morin 2005), ainsi que l'évolution des conditions climatiques, pourraient expliquer que

les différences soient les plus importantes dans les peuplements les plus âgés. Un climat plus sec et plus froid lors du petit âge glaciaire (Scott *et al.* 1988), puis un réchauffement, accéléré par les émissions de gaz à effet de serre et couplé à des concentrations de CO₂ atmosphérique et des dépôts d'azote plus importants aujourd'hui que par le passé (Bradley *et al.* 1987, Houghton *et al.* 1990), pourraient notamment expliquer pourquoi les arbres les plus jeunes auraient une meilleure croissance juvénile et atteindraient plus rapidement une hauteur de 1 m. Le fait que l'on n'ait pas retrouvé le collet pour la majorité des vieux arbres laisse planer le doute quant à leur origine. Ils pourraient provenir de marcottage ou de graines ayant germé longtemps après l'établissement du couvert forestier, et s'être développés en position opprimée. Cela pourrait également permettre d'expliquer pourquoi une croissance plus lente a été observée chez ces individus.

Une comparaison entre les indices de qualité de station obtenus à partir de courbes d'analyse de tige et ceux calculés selon les équations de Pothier et Savard (1998) a montré que ces derniers surestimaient les valeurs réelles de la hauteur atteinte par les arbres à un âge de 50 ans. De plus, cette surestimation augmentait significativement avec l'âge des peuplements, variant ainsi dans le même sens que la différence d'âge entre 1 m et le collet. D'autre part, bien qu'à la date de mesure les volumes prédits par les modèles de Pothier et Savard (1998) et ceux réellement atteints par les peuplements étudiés étaient semblables, l'allure des courbes était différente. Il a pu être observé, sur les courbes d'analyse de tige, une croissance juvénile plus lente, mais qui s'accélérait par la suite et ne présentait pas de plateau comme cela a pu être observé sur les courbes théoriques. D'autres auteurs, dont Morin et Gagnon (1992) et Carmean *et al.* (2006) en travaillant également à partir d'analyses de tige, avaient déjà observé des courbes présentant une allure semblable. L'absence, sur les sections à 1 m, des cernes correspondant à la croissance juvénile pourrait expliquer pourquoi cette période de la vie des arbres est mal modélisée. L'utilisation de sections à 1 m est habituellement préconisée afin de ne pas tenir compte de cette croissance erratique souvent observée chez l'épinette noire (Pothier et Savard 1998). Ce choix est justifié, selon certains

auteurs, par le fait que cette croissance très lente serait le résultat d'une période d'oppression juvénile subie par les arbres avant qu'ils ne deviennent dominants (Raulier *et al.* 2003). Or, chez l'épinette noire, elle serait plutôt inhérente à l'espèce. Tous les individus d'épinette noire, qu'ils aient passé ou non leur période juvénile en position opprimée, présenteraient une croissance horizontale pendant les premières années, qui leur permettrait de mettre en place leur système racinaire adventif, mais qui retarderait et ralentirait la croissance verticale de la tige. Puisque la durée de cette période n'est pas constante et qu'elle est plus longue pour les peuplements les plus vieux, il serait judicieux d'en tenir compte dans l'évaluation de la productivité des peuplements. D'autre part, le potentiel de croissance serait actuellement mal modélisé. Les arbres utilisés pour la mise en place des modèles par Pothier et Savard (1998) sont probablement beaucoup plus vieux que ce que laisse paraître une section prise à 1 m même après ajout des 7 années généralement admises pour atteindre cette hauteur. Ces arbres auraient donc pu présenter une croissance déjà affaiblie par l'âge (épuisement des réserves de carbone ; Sala *et al.* (2010)), d'où la modélisation d'un plateau relativement tôt dans la vie du peuplement. Nos arbres, plus jeunes, n'ont probablement pas encore atteint cette phase de sénescence.

3.2 Travaux futurs et implications pour l'aménagement forestier

Même si l'âge du peuplement explique une part importante de la variation de la différence d'âge entre 1 m et le collet, d'autres facteurs non considérés dans cette étude pourraient également avoir une influence. Par exemple, l'épaisseur de matière organique, en s'accumulant à la base de la tige, implique une plus grande distance entre le collet et une hauteur de carottage de 1 m prise à partir du niveau du sol. Ainsi, les arbres issus de peuplements très paludifiés présenteraient plus de cernes manquants sur les sections prises à 1 m de hauteur comparativement à ceux poussant sur des sols exempts de mousse. Il a notamment pu être observé, par une autre équipe de notre laboratoire, des différences d'âge de plus de 100 ans entre 1 m et le collet pour des arbres issus de peuplements très paludifiés (OLT > 75 cm). L'épaisseur de matière

organique a également tendance à augmenter avec le temps depuis le dernier feu (Simard *et al.* 2007, 2009). L'effet de l'âge s'additionnerait donc à celui de la paludification, et les différences entre un âge évalué à 1 m de hauteur et l'âge total pourraient être bien plus importantes que le maximum de 58 ans relevé au cours de cette étude.

Nous avons pu avancer l'hypothèse que les variations du climat permettraient d'expliquer une croissance plus rapide des arbres aujourd'hui que par le passé. L'intensité de feu pourrait également avoir un impact sur la croissance d'un peuplement régénéré naturellement. En effet, les feux de forte intensité entraînent la combustion d'une part plus importante de matière organique, rendant le sol d'autant plus fertile pour les semis. Les peuplements issus de feux de forte intensité conserveraient une bonne croissance sur une plus longue période, même si la disponibilité en nutriments et la qualité du site ont tendance à décroître avec le temps (Simard *et al.* 2007). D'autres facteurs ayant un impact sur la croissance des arbres présentent des variations temporelles. C'est le cas de la composition diamétrale du peuplement, et de la végétation du couvert forestier qui auront une influence à travers la compétition inter- et intraspécifique. La croissance des arbres peut aussi être impactée sporadiquement par des perturbations secondaires comme les chablis ou les épidémies de tordeuse. Cela viendrait donc contredire l'hypothèse, à la base des calculs d'IQS actuels, selon laquelle ces valeurs seraient stables dans le temps pour un même site (Pothier et Savard 1998). La prise en considération d'un plus grand nombre de paramètres environnementaux ou climatiques, ainsi que de la végétation potentielle et du type écologique, pourrait aboutir à une prédiction plus fiable de la qualité des sites. Une version révisée des modèles actuels inclut notamment un indicateur de diversité diamétrale (indice de régularité de Shannon) ainsi qu'une variable prenant en considération les épidémies de tordeuses (Pothier et Mailly 2006, Ouzennou *et al.* 2008). Une détermination des IQS basée uniquement sur des variables abiotiques, par exemple à travers une approche par arbre de régression, avec des valeurs seuil pour chaque variable utilisée, comme la température annuelle moyenne, la température

maximale, l'épaisseur de matière organique ou l'intensité des précipitations (McKenney et Pedlar 2003), paraît particulièrement intéressante. Cette méthode est plus facile d'utilisation que les modèles actuellement en vigueur au Québec et permet de s'affranchir de l'âge des arbres, elle gagnerait donc à être approfondie. Une détermination plus précise du potentiel de chaque peuplement aiderait à sélectionner les sites ayant les plus forts potentiels d'accroissement afin d'y prioriser les méthodes sylvicoles intensives. Les sites les moins productifs pourraient être transformés en aires protégées, avec pour objectifs la conservation de la biodiversité en vue d'un aménagement écosystémique durable.

Nous avons pu voir au cours de cette étude que la croissance des peuplements était plus lente que ce que montraient les modèles. Avec les périodes de rotation de 90 ans actuellement en vigueur au Québec, il est possible que les volumes de bois réellement récoltés soient inférieurs aux volumes attendus. Ainsi, cette mauvaise modélisation de la hauteur et du volume des peuplements permettrait peut-être d'expliquer la récolte d'arbres de plus faible diamètre qui est observée ces dernières années. Même si un peuplement reste productif car les arbres conservent un potentiel d'accroissement plus longtemps que prévu, il lui faut beaucoup plus de temps pour atteindre son volume maximal. Ainsi, il pourrait être envisagé un allongement des périodes de rotation forestière, pour que les peuplements soient récoltés au moment le plus propice. Le calcul de nouveaux coefficients, et/ou la construction de nouveaux modèles prédictifs basés non pas sur l'âge à 1 m, mais sur un âge total pourraient permettre de définir à quel moment le peuplement atteint réellement son plein potentiel, et donc permettre d'ajuster au mieux la durée des rotations.

Il serait alors nécessaire de se demander comment estimer au mieux l'âge total d'un arbre. Lors de cette étude, il a pu être observé des différences entre un âge mesuré au niveau du sol et l'âge total qui variaient de 1 à 31 ans. Bien que ces différences soient moindres comparativement à celles observées entre 1 m et le collet, un décompte de cernes au niveau du sol ne permet pas non plus d'obtenir une estimation fiable de l'âge total. Puisque l'épinette noire se régénère rapidement après feu (St-Pierre *et al.* 1992),

le temps écoulé depuis le dernier feu pourrait être utilisé en remplacement de l'âge total. Un outil de correction, qui ajouterait un certain nombre d'années à un âge mesuré à 1 m de hauteur (qui est facilement accessible), pourrait également être développé. L'ampleur de la correction dépendrait alors de l'âge du peuplement et d'autres paramètres influençant l'erreur d'âge, dont l'épaisseur de matière organique.

Enfin, puisque les changements globaux influencent la croissance des arbres, il serait important d'étudier plus en détail leurs impacts à long terme sur la productivité des peuplements d'épinette noire. Puisque la photosynthèse est favorisée avec de plus grandes concentrations en CO₂ atmosphérique et des températures plus élevées (Jacoby et D'Arrigo 1997, Bronson *et al.* 2009), à court terme, la croissance des arbres pourrait être accélérée, induisant ainsi une augmentation de la productivité forestière. Sur le long terme, il est attendu une augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse et des épidémies d'insectes (Christensen *et al.* 2007). Ainsi, la croissance des arbres pourrait être négativement impactée lors de périodes de stress hydrique. Il est également prédit un raccourcissement des cycles de feux, qui entraînerait un rajeunissement des forêts d'épinette noire et, à l'échelle du paysage, une hausse de la productivité des peuplements (Flannigan *et al.* 2005, Régnière 2005). Il pourrait être aussi observé, consécutivement à une mortalité plus élevée des arbres, un recul de l'aire de répartition de l'épinette noire, qui serait remplacée par d'autres essences dont l'aire de répartition actuelle est située plus au sud (Hamann et Wang 2006).

3.3 Références bibliographiques

Bradley, R.S., Diaz, H.F., Eischeid, P.D., Kelly, P.M., Goodess, C.M., 1987. Precipitation fluctuations over northern hemisphere land areas since the mid-19th century. *Science* 237, 171-175.

Bronson, D.R., Gower, S.T., Tanner, M., Van Herk, I., 2009. Effect of ecosystem warming on boreal black spruce burst and shoot growth. *Global Change Biology* 15, 1534-1543.

Carmean, W., Hazenberg, G., Deschamps, K.C., 2006. Polymorphic site index curves for black spruce and trembling aspen in northwest Ontario. *The Forestry Chronicle* 82, 231-242.

Christensen, J.H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R.K. Kolli, W.-T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña Rueda, L. Mearns, C.G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Sarr and P. Whetton, 2007: Regional Climate Projections. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA : Cambridge University Press.
https://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg1/en/ch11.html

DesRochers, A., Gagnon, R., 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age ? *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1263-1267.

Flannigan, M. D., Logan, K. A., Amiro, B. D., Skinner, W. R. and Stocks, B. J. 2005. Future area burned in Canada. *Climatic Change*. 72 (1-2), 1-16 .

Hamann, A., Wang, T., 2006. Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in British Columbia. *Ecology* 87, 2773-2786.

Houghton, J.T., Jenkins, G.J., Ephraums, J.J., 1990. *Climate change, The IPCC Scientific Assessment*. Cambridge: Cambridge University Press, 364 p.

Jacoby, G.C., D'Arrigo, R.D., 1997. Tree rings, carbon dioxide, and climatic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 8350-8353.

Krause, C., Morin, H., 2005. Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 2642-2654.

- McKenney, D.W., Pedlar, J.H., 2003. Spatial models of site index based on climate and soil properties for two boreal tree species in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 175, 497-507.
- Morin, H., Gagnon, R., 1992. Comparative growth and yield of layer- and seed-origin black spruce (*Picea mariana*) stands in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 22, 465-473.
- Ouzennou, H., Pothier, D., Raulier, F., 2008. Adjustment of the age–height relationship for uneven-aged black spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2003-2012.
- Parisien, M.A., Sirois, L., Parent, S., 2005. Landscape-level variability in the age underestimation of understory black spruce in the northern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 633-642.
- Pothier, D., Mailly, D., 2006. Stand-level prediction of balsam fir mortality in relation to spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 1631-1640.
- Pothier, D., Savard, F., 1998. Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec. RN98-3054. Québec : Ministère des Ressources naturelles, Gouvernement du Québec, 183 p.
- Régnière, Jacques. 2005. Les changements climatiques et les ravageurs indigènes et exotiques : une nouvelle réalité. Actes du colloque : Changements climatiques et foresterie. Impacts et Adaptation. 20 et 21 avril 2005. Baie-Comeau, Québec : Ouranos.
- Raulier, F., Lambert, M.C., Pothier, D., Ung, C.H., 2003. Impact of dominant tree dynamics on site index curves. *Forest Ecology and Management* 184, 65-78.
- Sala, A., Woodruff, D.R., Meinzer, F.C., 2010. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology* 32, 764-775.
- Scott, P.A., David, C.F.F., Bentley, C.V., Roger, I.C.H., 1988. Large-scale changes in atmospheric circulation interpreted from patterns of tree growth at Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic and Alpine Research* 20, 199-211.
- Simard, M., Bernier, P.Y., Bergeron, Y., Paré, D., Guérine, L., 2009. Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 546-552.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y., Paré, D., 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17, 1619-1637.

St-Pierre, H., Gagnon, R., Bellefleur, P., 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du Pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. Canadian Journal of Forest Research 22, 474-481.

Vasiliauskas, S., Chen, H., 2002. How long do trees take to reach breast height after fire in northeastern Ontario ? Canadian Journal of Forest Research 32, 1889-1892.