

Conservation de la biodiversité dans les paysages forestiers aménagés : utilisation des seuils critiques d'habitat

par Ghislain Rompré^{1,2}, Yan Boucher³, Louis Bélanger¹, Sylvie Côté⁴ et W. Douglas Robinson⁵

RÉSUMÉ

Au Canada, comme dans les autres grandes régions forestières mondiales, les gestionnaires et le public interrogent les scientifiques sur les effets à long terme du régime d'aménagement au regard du maintien de la biodiversité. Des études récentes ont montré que les risques d'extinction locale d'espèces peuvent s'accroître fortement lorsque la proportion d'habitat franchit un certain seuil, nommé « seuil critique d'habitat ». La notion de seuil critique d'habitat peut s'appliquer soit à une population d'une espèce donnée, soit à une communauté formée de plusieurs espèces. Dans le cas d'une population, ce seuil est défini comme la proportion minimale d'habitat qu'il faut conserver dans un paysage pour maintenir une population viable. Dans le cas des communautés, le seuil critique d'habitat correspond à la proportion minimale d'habitat en deçà de laquelle on assiste à une diminution importante du nombre d'espèces au sein de la communauté d'origine. La plupart des experts sont d'avis que les espèces spécialistes et sensibles sont les premières à disparaître. Bien que des efforts doivent encore être consentis pour l'identification des seuils au sein des différents écosystèmes forestiers, les résultats de plusieurs études convergent et permettent de conclure à la pertinence de leur utilisation dans un cadre de planification forestière et de maintien de la biodiversité. Les études montrent que le seuil critique d'habitat pour des espèces à grand domaine vital (tels que les oiseaux) peut se situer entre 30 % à 40 % de la proportion de l'habitat considéré (ex : vieilles forêts) observé sous un régime de perturbations naturelles. Nous suggérons, afin de protéger les espèces sensibles et d'embrasser l'incertitude associée aux seuils, de maintenir au moins 40 % des habitats résiduels. D'après le principe de précaution, nous suggérons de considérer ces seuils comme étant le minimum acceptable en deçà duquel il deviendrait difficile d'assurer la conservation de la biodiversité. Toutefois, pour être efficace, leur utilisation doit être combinée à de bonnes connaissances du fonctionnement des écosystèmes naturels.

Mots clés : seuil écologique, aménagement écosystémique, perte d'habitat, écosystème forestier, aménagement forestier, population, communauté, biodiversité, conservation.

ABSTRACT

In Canada, as in other large forested countries of the world, managers and scientists alike question what can happen to forest biodiversity under long-term industrial forest management. Recent studies may help us understand how species react when habitat is lost past a certain threshold in the landscape. In the case of population, a “critical threshold for habitat” does exist in forested habitat, which is defined by the minimal proportion of habitat needed to be preserved to avoid drastic population declines or massive species loss. In this paper, two types of thresholds are described, the first refers to population, and the second refers to the community of species. Many ecologists agree with the assumption that the specialist, sensitive species are the first to disappear (local extirpation for specialist species). For most species with large home range (such as birds), the threshold may generally be located between 30% and 40% of the habitat still remaining, compared to the proportion observed under a natural disturbance regime. We suggest, in order to protect the most sensitive species and to deal with uncertainty associated with thresholds, to maintain at least 40% of residual habitats. Although there is still much to understand concerning these thresholds, we nevertheless recommend their use for the diagnostic analysis that must be performed in the context of forest management planning and biodiversity conservation, as these thresholds could represent the minimal proportion of habitat to preserve integrity of the forest ecosystem. However, to be effective, the application of thresholds should be based on detailed knowledge of ecosystem characteristics and dynamics.

Key words: ecological threshold, forest management, forest ecosystem, habitat loss, mature and old forests, population, community, biodiversity, conservation

¹Centre d'étude de la forêt, Faculté de foresterie et géomatique, Université Laval, Québec (Québec) G1K 7P4.

²Department of Biology and Health Sciences, 84 West South Street, Wilkes University, PA 18766, USA. Correspondance : grompre@gmail.com

³Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Direction de la recherche forestière, 2700 rue Einstein, Québec (Québec) G1P 3W8.

⁴Centre collégial de transfert de technologie en foresterie (CERFO), 2424 chemin Ste-Foy, Québec (Québec) G1V 1T2.

⁵Oak Creek Lab of Biology, Department of Fisheries and Wildlife, Oregon State University, 8840 NW Oak Creek Drive, Corvallis, OR, USA.



Ghislain Rompré



Yan Boucher



Louis Bélanger



Sylvie Côté



W. Douglas Robinson

principales caractéristiques écologiques d'un territoire à l'intérieur de leur limite de variabilité naturelle, en se référant, notamment, à la forêt préindustrielle (Landres *et al.* 1999, Gauthier *et al.* 2008). Le terme « forêt préindustrielle » désigne les forêts qui ont évolué sous une dynamique de perturbations naturelles avant l'influence marquée de l'exploitation forestière industrielle (Boucher *et al.* 2009a). Les techniques de l'écologie historique (ex : cartes et inventaires anciens, historique des feux, etc.) permettent de définir les principales caractéristiques de ces écosystèmes du passé. Les fondements de l'aménagement écosystémique s'appuient sur la prémissse selon laquelle les communautés fauniques et floristiques sont adaptées au régime des perturbations naturelles régionales, et qu'elles seront, par conséquent, relativement tolérantes aux effets de l'aménagement forestier si ce dernier réduit les écarts entre les caractéristiques des forêts préindustrielles et des forêts actuelles (Seymour et Hunter 1999, Gauthier *et al.* 2008).

La capacité opérationnelle à déployer une telle stratégie n'est pas toujours évidente. C'est le cas, par exemple, pour les forêts de l'est du Canada ayant jadis été caractérisées par une abondance de vieilles forêts de conifères qui ont été à la base du développement de l'industrie forestière depuis plus d'un siècle (Etheridge *et al.* 2005; Bergeron *et al.* 2007; Boucher *et al.* 2009b,c). À l'inverse, dans certaines régions de la Nouvelle-Angleterre, c'est la diminution des premiers stades de la succession végétale qui est préoccupante pour certaines espèces animales (DeGraaf et Yamasaki 2003, Lorimer et White 2003).

Dans ces conditions, le défi de gestion est d'identifier les seuils sous lesquels le risque de disparition des espèces devient inacceptable dans le cadre d'un aménagement durable des forêts. Une question capitale est alors posée aux gestion-

Introduction

Le contexte

Au Canada, comme ailleurs dans le monde, les gestionnaires et les citoyens interpellent les scientifiques à propos des répercussions de l'aménagement forestier sur la diversité biologique. D'après les principes de l'aménagement écosystémique, une approche prudente pour la conservation de la biodiversité est de maintenir, sinon de rétablir, les

naires des écosystèmes forestiers : « Quelle proportion minimale des différents habitats forestiers faut-il conserver à l'échelle des paysages, afin d'éviter la disparition des espèces ? » Ensuite, la notion de la détermination des cibles d'aménagement se pose : doivent-elles correspondre à ces niveaux de seuils, ou être fixées au-dessus de ceux-ci afin d'éviter que les populations ne se retrouvent en difficulté ? Récemment, plusieurs études ont porté sur cette question et ont tenté d'évaluer le sort des espèces animales dans des écosystèmes soumis à l'aménagement forestier. Les conclusions de ces études suggèrent de conserver une proportion minimale des divers types d'habitats, afin de limiter les risques d'extinction locale des espèces. Cette proportion minimale peut être désignée sous le terme de seuil d'extinction, de seuil du paysage, de seuil de population ou encore de seuil écologique (Lande 1987; With et King 1999; Fahrig 2001, 2003; Flather et Bevers 2002; Betts *et al.* 2007; Betts et Villard 2009; Drapeau *et al.* 2009). Toutefois, nous proposons de désigner cette proportion minimale d'habitat à conserver comme étant le « seuil critique d'habitat ». Ce niveau critique, qui devrait être défini en fonction des caractéristiques (structure d'âge, composition) de la forêt préindustrielle (voir Boucher *et al.* 2009a), représente un des paramètres déterminants à considérer dans le cadre d'une approche d'aménagement écosystémique qui vise le maintien de la diversité biologique. Cet article vise la compréhension de ces seuils et doit être perçu comme applicable à n'importe quel écosystème forestier, même si les processus d'altération de l'habitat peuvent varier. Ici nous mettrons l'accent sur les écosystèmes forestiers boréaux et tempérés, sur lesquels se cristallise actuellement le débat relatif à l'aménagement des ressources forestières au Canada.

Le but de cet article est de passer en revue le concept de seuil critique d'habitat pour les espèces forestières à grands domaines vitaux (comme par exemple pour les passereaux) et de considérer la pertinence de son intégration dans la planification de l'aménagement forestier et du maintien de la biodiversité. Les oiseaux chanteurs ont été retenus dans cette étude, car ils représentent un bon indicateur de la dynamique des populations animales en réaction aux modifications des écosystèmes forestiers (Carignan et Villard 2002, Drapeau *et al.* 2003). Nous croyons aussi que les oiseaux chanteurs peuvent être utilisés efficacement comme guide du suivi des objectifs d'aménagement forestier (CEF 2008, Betts et Villard 2009, Drapeau *et al.* 2009). À partir de plusieurs publications récentes, nous passerons en revue les fondements scientifiques du concept de seuil et son importance pour la biologie de la conservation. Les hypothèses et résultats de ces travaux,

vus sous un angle pratique, permettront de bien saisir le concept proposé et de formuler des suggestions pour la conservation de la diversité biologique. Cet article ne vise pas à faire une revue exhaustive du concept des seuils, mais bien à faire en sorte que le lecteur puisse comprendre ses fondements et son application. Il existe toutefois un important débat sur l'aménagement des forêts et sur le niveau de récolte « acceptable » sur le plan environnemental. Il n'est pas du ressort du présent article de trouver une réponse à cette question. Le seuil doit plutôt être perçu comme un outil permettant de cibler une proportion minimale d'habitat à maintenir à l'échelle du paysage afin de préserver l'intégrité des écosystèmes forestiers.

Définitions

La perte d'habitat est reconnue comme le facteur numéro un affectant la biodiversité mondiale (Pimm *et al.* 1995). La diminution de la superficie d'habitat provoque irrémédiablement une perte dans le nombre d'individus d'une ou de plusieurs espèces inféodées à ces habitats (Fahrig 2003). Divers types de réponse existent pour les espèces affectées par la perte d'habitat : certaines déclinent graduellement, alors que d'autres disparaissent rapidement. Les effectifs des populations des espèces les plus sensibles à l'altération de leur habitat, peuvent diminuer de façon draconienne ou disparaître avant même que l'habitat ne soit complètement disparu. Le « seuil critique d'habitat » peut donc se définir comme la proportion minimale d'habitat à conserver dans un paysage en deçà de laquelle on ne peut maintenir une population viable pour ces espèces sensibles (Fahrig 2003, Betts et Villard 2009). Une fois ce seuil franchi, il s'ensuit une diminution soudaine et prononcée des effectifs d'une population (ou du nombre d'espèces dans le cas des communautés, pouvant même aller jusqu'à l'extinction à l'échelle locale; Radford *et al.* 2005). Il est important de mentionner que la viabilité d'une population ne se base pas uniquement sur des données de présence – absence, mais qu'elle doit également tenir compte des données démographiques de cette espèce. Il y a plusieurs facteurs sous-jacents à la perte d'habitat qui affecteront la démographie, entre autres les taux de mortalité en général (prédatation), les taux de natalité (succès de reproduction) et le recrutement (baisse de l'immigration ou de la connectivité d'une population source). Une fois le seuil franchi, ce sont ces mécanismes qui sont altérés et qui expliquent à court ou à long terme la diminution des effectifs d'une population. Plusieurs études récentes (Betts *et al.* 2006, 2007; Rompré *et al.* 2009) ont montré qu'il existe bel et bien un tel seuil pour plusieurs espèces à grand domaine vital, ce qui confirme les prédictions faites à partir de modèles proposés dans la littérature (Lande 1987, Andrén 1994, Andrén *et al.* 1997, With et King 1999, Fahrig 2001, Fahrig 2003). En milieu forestier (quel que soit le type de forêt), la perte d'habitat est définie comme étant la diminution de la superficie occupée par un type forestier. Cette perte d'habitat perdure habituellement sur de longues périodes et est généralement accompagnée d'un isolement des parcelles résiduelles (ex : parcelle résiduelle de vieilles forêts entourée de peuplements en régénération). Cet isolement peut être considéré comme étant une forme de fragmentation, ou simplement un morcellement. Ici, nous utiliserons le terme morcellement pour définir l'isolement de parcelles résiduelles, puisque le terme fragmentation peut référer à un changement de type d'occupation du territoire (ex : disparition totale d'ha-

bitat forestier au profit de l'agriculture). Dans ces deux cas, les changements apportés ont un effet à long terme et peuvent aussi affecter les espèces jugées sensibles (Betts et Villard 2009). Enfin, la superficie d'habitat résiduel est définie à partir de la proportion d'habitat (morcélée ou non) actuellement présente dans un paysage, en comparaison avec son étendue préindustrielle.

Les fondements du concept de seuil critique d'habitat

La littérature scientifique décrit deux types de seuil : un premier type réfère à une ou plusieurs populations d'espèces affectées par la perte d'habitat (Andrén 1994, With et King 1999, Fahrig 2003) tandis que le second, décrit plus récemment, réfère au nombre d'espèces (richesse spécifique) touchées par la perte d'habitat (Radford *et al.* 2005, Rompré *et al.* 2009).

Le seuil critique d'habitat d'une population

Au début des années 1990, Andrén et ses collaborateurs (Andrén 1994, Andrén *et al.* 1997) furent parmi les premiers à décrire « l'effet de seuil », à partir d'un modèle provenant de données empiriques (méta analyse d'études déjà publiées) décrivant la réaction des populations d'espèces spécialistes et généralistes aux changements de structure des paysages. D'après ces études, le déclin sévère suggéré chez certaines espèces laisserait présager la présence d'un effet de seuil qui compromettrait la viabilité des populations. D'après leur modèle, l'effet de seuil se situerait entre 20 % et 40 % d'habitat résiduel. Ils ont suggéré que les populations d'espèces réagiraient différemment à la perte d'habitat selon leur degré de spécialisation à l'habitat (Fig. 1). Par exemple, une espèce spécialiste d'un habitat forestier particulier et dépendante de celui-ci, aurait tendance à voir ses effectifs décliner de façon plus sévère qu'une espèce généraliste, pouvant normalement s'acclimater plus facilement aux multiples conditions générées par les modifications d'habitats. Ainsi, les espèces sensibles aux changements anthropiques devraient présenter un seuil critique d'habitat plus élevé (de l'ordre de 40 %), tandis que les

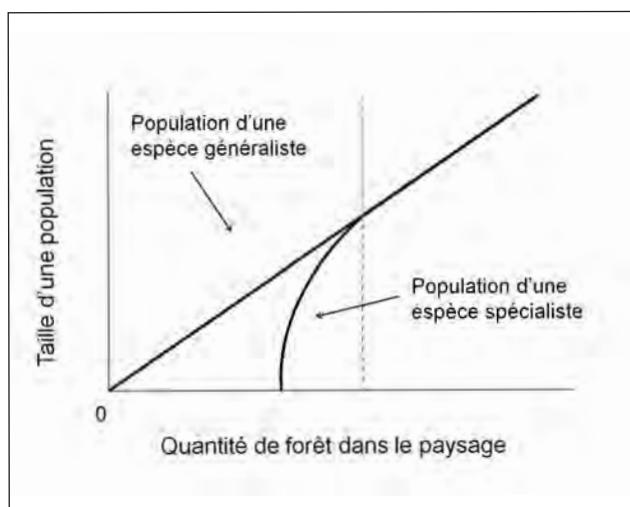


Fig. 1. Dynamique des effectifs de deux populations suivant la perte d'habitat, selon leur niche écologique. La ligne verticale hachurée représente la proportion d'habitat où survient le seuil critique d'habitat. Graphique adapté, avec permission, de la Fig. 8 de Fahrig (2003) et de la Fig. 4 de Ranius et Fahrig (2006).

espèces plus généralistes devraient présenter un seuil plus faible (de l'ordre de 10 %) (Betts *et al.* 2007, Betts et Villard 2009). Il appert cependant que ces modèles, établis à l'échelle du paysage, conviennent le plus souvent pour des espèces dont le domaine vital s'étend sur un territoire relativement grand (de l'ordre de quelques hectares), alors que dans le cas d'espèces à domaines vitaux plus restreints, les études suggèrent des réactions plus complexes (Homan *et al.* 2004).

Au cours des années 2000, Fahrig (2001, 2003), à l'instar d'Andrén *et al.* (1997), ont documenté l'existence des seuils. Ces auteurs (voir aussi Andrén 1994) mentionnaient qu'en plus de la perte d'habitat, le degré de fragmentation pouvait aussi affecter les populations d'espèces. Parallèlement, d'autres auteurs (Jansson et Angelstam 1999; Betts *et al.* 2006, 2007; Poulin *et al.* 2008) démontraient de façon empirique qu'au-delà d'un effet important de la simple perte d'habitat, apparaissait un phénomène associé : la fragmentation ou le morcellement de l'habitat résiduel. L'effet de ce morcellement deviendrait important au regard de l'extirpation des populations, lorsque cet habitat occupe moins de 30 % du paysage (Flather et Bevers 2002, voir aussi Betts *et al.* 2007). En deçà de ce niveau, le morcellement de l'habitat résiduel agit comme un catalyseur sur l'extirpation des populations; donc sous un certain seuil, l'isolement et le morcellement viennent s'ajouter aux effets de perte nette d'habitats contribuant à accentuer le taux de disparition des espèces. Dans des milieux tropicaux riches en espèces spécialistes et endémiques, le degré de fragmentation peut même être plus important que la simple perte nette d'habitat (Rompré *et al.* 2007). Les besoins spécifiques en termes de niche écologique, le manque de connectivité entre les fragments (souvent à l'origine d'un faible recrutement et d'une préddation accrue), l'impossibilité pour une espèce de s'adapter à un nouvel environnement, sont parmi les raisons évoquées pour expliquer sa disparition (Stratford et Robinson 2005, Moore *et al.* 2008).

L'effet de seuil peut être observé à divers niveaux de perte d'habitat, tout dépendant de l'espèce et de ses capacités d'adaptation aux changements occasionnés à son habitat (Guénette et Villard 2005, Betts et Villard 2009). En ce sens, les résultats publiés par Betts *et al.* (2007) concernant l'abondance de certaines espèces d'oiseaux en territoires forestiers aménagés au Nouveau-Brunswick sont révélateurs. À titre d'exemple, une espèce récemment reconnue comme étant sensible à la fragmentation des forêts, la paruline couronnée (*Seiurus aurocapilla*) présente un seuil tout près de 33 % d'habitat résiduel, tandis qu'une espèce commune et considérée moins sensible, telle que la paruline bleue (*Dendroica caerulescens*), montre un seuil aux environs de 10 % (Betts *et al.* 2007). Des résultats semblables à ceux obtenus pour la paruline couronnée ont été enregistrés pour la grive de Bicknell (*Catharus bicknelli*), espèce très sensible, nichant uniquement dans les sapinières denses situées en altitude (> 600m) dans l'est de l'Amérique du Nord. Cette espèce serait affectée lorsque les parcelles de sapinières denses se raréfient et sont de plus en plus isolées à la suite d'interventions sylvicoles ou d'autres activités anthropiques (Rimmer *et al.* 2001, Frey 2008). Dans la forêt de l'ouest du Québec, Drapeau *et al.* (2009) ont montré que la grive à dos olive (*Catharus ustulatus*) présentait un seuil critique d'habitat lorsque la proportion des vieilles forêts chutait à moins de 40 %. Par ailleurs, cette proportion de vieilles forêts correspond approximativement à l'abondance minimale de vieilles forêts estimée au sein

de la variabilité naturelle du territoire étudié d'après une étude anthracologique (Cyr *et al.* 2009). Tel que présenté par Andrén *et al.* (1997), le seuil critique d'habitat correspond au risque accru d'extinction en deçà d'un certain niveau de perte d'habitat en raison de l'effet accélérant de la fragmentation de l'habitat résiduel. Une espèce associée à un habitat d'origine, qui formait une proportion importante du paysage et qui est devenu fragmenté, peut subsister dans ce nouvel environnement mais à des niveaux de populations plus bas qu'à son niveau d'origine. Toutefois, si cette proportion d'habitat diminue à des niveaux qui dépassent le seuil critique d'habitat, il y a un risque accru d'extinction des populations à l'échelle locale. Cela signifie qu'une espèce aurait plus de chance de subsister dans un grand massif d'habitat continu, mais qu'elle risquerait davantage de disparaître s'il y a perte nette d'habitat ou si l'habitat devient morcelé. Donc, la proportion d'habitat en deçà de laquelle une population ne peut se maintenir devrait varier selon (1) l'espèce considérée (Mönkkönen et Reunanen 1999, Guénette et Villard 2004, Saint-Laurent *et al.* 2009), (2) le degré de fragmentation ou de morcellement de cet habitat d'origine (Rompré *et al.* 2007, 2009) et (3) selon la configuration spatiale des habitats résiduels (Drapeau *et al.* 2000, Fahrig 2003, Betts et Villard 2009).

Certaines études portent un regard plus approfondi sur les facteurs intrinsèques conduisant au seuil critique d'habitat. En effet, une étude récente (Poulin *et al.* 2008), décrivant le seuil à partir de la structure de l'habitat et des exigences écologiques d'une espèce, va au-delà du principe de la perte d'habitat ou de la fragmentation. Sur la base des connaissances antérieures, le grimpereau brun (*Certhia americana*) était considéré comme une espèce sensible à la perte des vieilles forêts de conifères (voir Drapeau *et al.* 2003). Toutefois, on savait très peu de choses sur les facteurs intrinsèques causant cette sensibilité, souvent liés aux exigences écologiques du grimpereau. Les auteurs ont montré, qu'après une coupe, la réduction des densités d'arbres de grandes dimensions (≥ 30 cm d.h.p.) et de chicots (≥ 10 cm d.h.p.) expliquerait le déclin de l'espèce à l'échelle du paysage. Ailleurs, Ranius et Fahrig (2006) arrivent au même constat concernant la trop faible abondance de bois mort pour les espèces saproxiliques (dépendantes du bois mort) dans les forêts aménagées et de la présence d'un seuil pour ces espèces. De façon évidente, de telles études centrées sur les attributs favorables à la persistance des populations d'espèces sensibles sont importantes pour la compréhension du seuil critique d'habitat puisqu'elles identifient et confirment, grâce à des données empiriques, les modèles théoriques développés antérieurement tout en identifiant les facteurs causaux. Ces travaux aident également à déterminer les espèces sensibles qui peuvent agir comme indicatrices de la proportion des vieilles forêts à préserver à l'échelle du paysage.

Seuil critique d'habitat pour les communautés d'espèces

L'approche basée sur les communautés d'espèces (richesse spécifique) peut aussi s'avérer pertinente compte tenu du défi que présente la variabilité du seuil en fonction des espèces considérées. Selon cette approche, le seuil critique d'habitat peut être observé non seulement au niveau d'une population, mais aussi au niveau de la richesse spécifique au sein d'une communauté écologique (Rompré 2007; Rompré *et al.* 2007, 2009). Peu d'études en font encore état et les résultats obtenus jusqu'à présent proviennent surtout d'études menées en

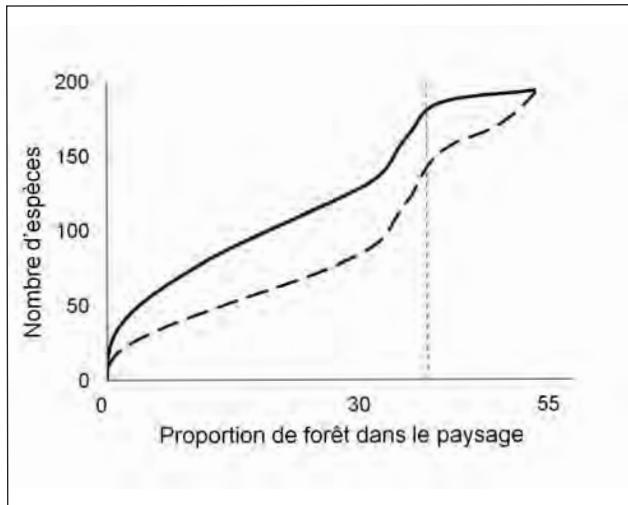


Fig. 2. Diminution de la richesse spécifique (nombre d'espèces) en fonction de la raréfaction d'habitat forestier au Panama. Les deux courbes représentent deux scénarios de perte d'habitat, une d'elle est graduelle (ligne pleine; prédition à partir de facteurs environnementaux) tandis que l'autre est plus accentuée (ligne hachurée; prédition à partir de facteurs socio-économiques) (voir texte pour plus de détails). Dans les deux cas, on observe une chute massive de la quantité d'espèces d'oiseaux forestiers à près de 40 % de la proportion historique des habitats forestiers de la région du Canal de Panama. La ligne verticale hachurée représente la proportion d'habitat où survient le seuil critique d'habitat. Modifié de Rompré *et al.* (2009).

milieux tropicaux, où la perte d'habitat et la fragmentation sont synonymes de disparition d'espèces (Pimm *et al.* 1995, Brooks *et al.* 1999). La fragmentation (et non seulement le morcellement) des forêts a un effet important et indépendant de la simple réduction de leur superficie, sur la répartition des espèces d'oiseaux forestiers. En effet, pour une même quantité d'habitat, le degré auquel cet habitat est fragmenté influence la richesse spécifique. Ce phénomène a été observé dans les forêts tropicales du Panama (Rompré *et al.* 2007), en Australie (Radford *et al.* 2005), mais aussi en milieux tempérés (forêt boréale mixte, Drapeau *et al.* 2000; forêt en milieu urbain, Marzluff 2005). En utilisant la relation superficie-espèce (Rosenzweig 1995, Seabloom *et al.* 2002) afin de comparer les communautés d'oiseaux à la superficie de fragments forestiers au Panama, Rompré et ses collaborateurs ont récemment publié des prédictions calculées à partir de données empiriques représentant la réduction du nombre d'espèces suivant la diminution de superficie d'habitat (Rompré *et al.* 2009). Ils ont prédit qu'il y avait une perte massive d'espèces à la suite de la perte d'habitat à un niveau d'habitat résiduel se situant entre 30 % et 40 % de sa proportion d'origine (Fig. 2; Rompré *et al.* 2009). Ces résultats proviennent de scénarios de perte d'habitat conçus à partir de données environnementales et socio-économiques de la région à l'étude (facteurs affectant la répartition des espèces et facteurs pouvant causer la perte d'habitat; voir Rompré *et al.* (2007, 2008) pour plus de détails). Une connaissance approfondie de ces facteurs et leurs effets actuels sur l'utilisation et la conversion des forêts au Panama a permis d'établir ces scénarios « réalistes » de perte d'habitat.

Implications du seuil critique d'habitat et suggestions dans le cadre d'une approche d'aménagement écosystémique

Deux types de seuil ont été décrits jusqu'à maintenant. Bien que chacun d'eux ait été mesuré suivant une méthode différente, on constate que dans les deux cas, l'effet de seuil a été observé entre 10 % à 40 % d'habitat résiduel. Plus spécifiquement, les espèces spécialistes présentent un seuil qui semble osciller entre 30 % à 40 % de l'habitat résiduel. Étant donné que le seuil est fonction de la tolérance aux changements d'habitat et du degré de spécialisation des espèces, il faut viser l'élaboration de mesures de conservation pour les espèces spécialistes (Huggett 2005). En fixant un seuil supérieur à 30 % d'habitat résiduel, fondé sur la réponse de la plupart des espèces spécialistes, ceci permettrait de conserver non seulement les espèces sensibles, mais aussi celles partageant le même habitat et qui sont moins sensibles. En considérant les espèces plus sensibles, nous suggérons par ailleurs, une stratégie de conservation encore plus prudente et le maintien d'au moins 40 % des habitats. Par contre, certaines espèces extrêmement sensibles (présentant un seuil très élevé) pourraient ne pas être protégées et commanderait des mesures spéciales de conservation selon une approche de filtre fin (Seymour et Hunter 1999, Huggett 2005). Cela pourrait être le cas d'espèces en danger ou jugées préoccupantes, comme la grive de Bicknell (Rimmer *et al.* 2001).

Une étude de cas : le projet pilote d'aménagement écosystémique (AÉ) de la réserve faunique des Laurentides (RFL)

La réflexion, présentée dans cet article, a été amorcée dans le cadre d'un projet pilote pour la mise en oeuvre de l'aménagement écosystémique dans le vaste territoire (8000 km²) de la réserve faunique des Laurentides (RFL), réalisé sous l'égide du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (Thiffault *et al.* 2007, voir Fig. 3). L'identification du seuil associé à la proportion de vieilles forêts a représenté une question particulièrement importante pour les partenaires associés à la gestion du territoire (Comité scientifique sur les enjeux de biodiversité 2007). L'analyse d'inventaires et de cartographies du début du XX^e siècle montre que la matrice du paysage forestier préindustriel était composée (60 %) de vieilles forêts (Leblanc et Bélanger 2000). Suivant l'avis scientifique qui est à la base de cet article (Rompré et Bélanger 2008), des cibles d'aménagement du territoire ont été calculées en fonction d'un seuil critique d'habitat de 33 %, soit le tiers de la proportion moyenne de vieilles forêts observées dans la forêt préindustrielle. Le seuil de 33 % a été sélectionné par les aménagistes du territoire sur la base de notre étude, en considérant la difficulté économique qu'aurait entraîné l'utilisation d'un seuil à 40 %, ainsi que d'un avis déposé en 2008 par le Centre d'étude de la forêt [CEF] qui avait proposé un minimum de 30 % (CEF 2008). L'identification du seuil de vieilles forêts a ensuite été utilisé afin d'établir des indicateurs de performance pour chacune des unités territoriales de planification de la RFL. Trois niveaux de performance ont ainsi été retenus : (1) le niveau « problématique », correspondant à moins de 20 % du territoire occupé par des vieilles forêts (un tiers de 60 %), (2) le niveau « acceptable », fixé à plus de 30 % de vieilles forêts (une moitié de 60 %) et enfin, (3) un niveau

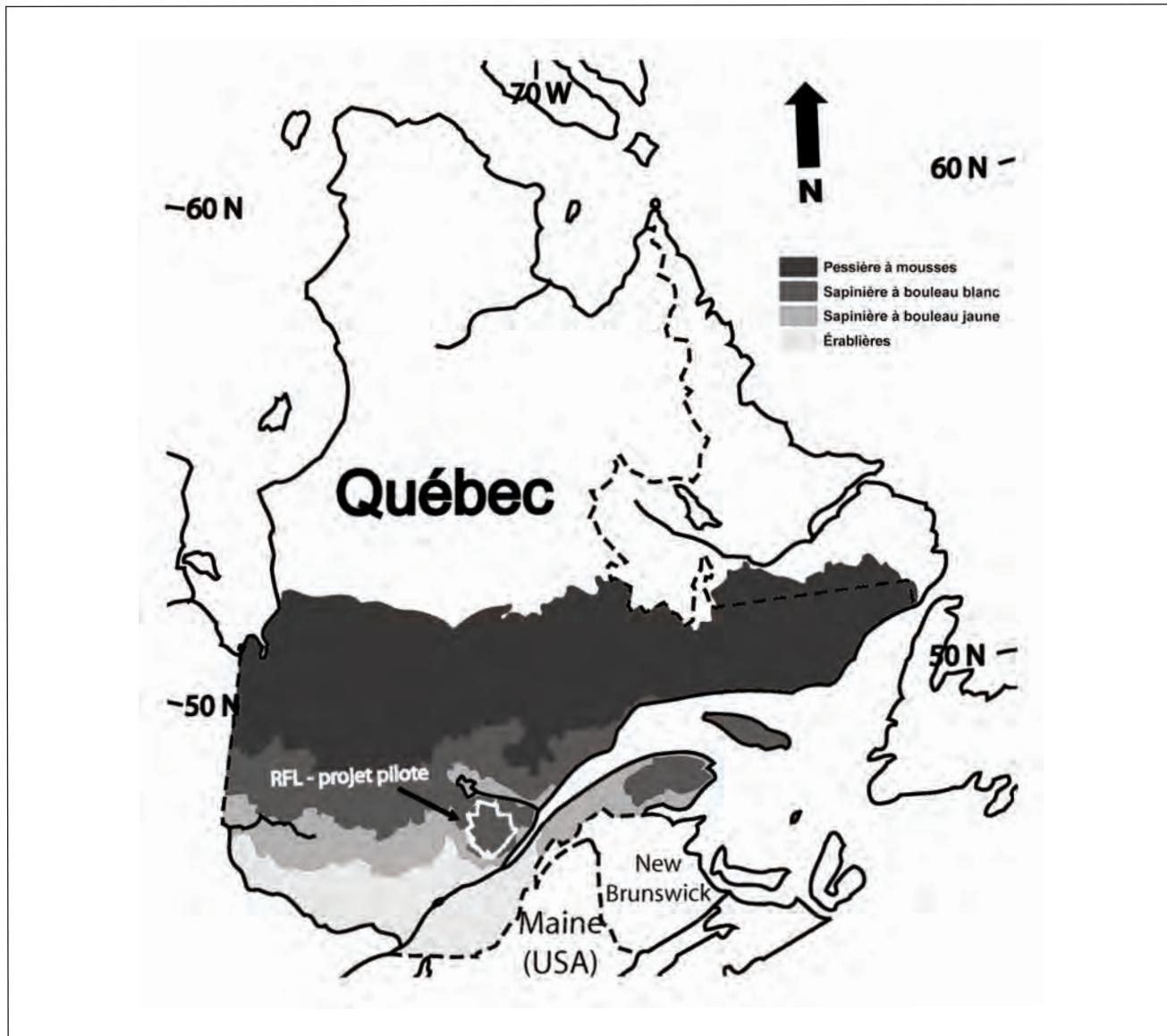


Fig. 3. Localisation du projet pilote de la réserve faunique des Laurentides (RFL), localisé dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, d'après Grondin et Leduc (2003), Québec, Canada.

de performance intermédiaire, qualifié de « passable », se situant entre 20 % et 30 % de vieilles forêts. L'ensemble du processus a fait l'objet d'une validation par le comité scientifique et d'un entérinement de la part des partenaires du projet (Table des partenaires, 2009). Actuellement, il subsiste, en moyenne, 25 % de vieilles forêts sur le territoire de la RFL. Une analyse est actuellement en cours afin d'identifier les unités territoriales de planification présentant de valeurs inférieures au seuil et de déterminer les mesures de restauration appropriées.

Délai pour la disparition des espèces lors du franchissement du seuil

Une fois le seuil franchi, les transformations apportées à l'habitat pourraient provoquer une modification de l'état d'équilibre susceptible de rendre ces changements permanents

(*regime shift*; Zhang *et al.* 2003, Folke *et al.* 2004, Radford *et al.* 2005). Il est important de souligner que ce phénomène de disparition locale des espèces n'est pas observé immédiatement après le franchissement du seuil. Les études montrent qu'un délai pouvant s'étendre jusqu'à 30 à 50 ans peut s'écouler avant la disparition des espèces (Pimm *et al.* 1995, Brooks *et al.* 1999). Au Québec, une forêt peut prendre de 70 à 250 ans avant d'atteindre le stade de vieille forêt (Kneeshaw et Gauthier 2003), ce qui signifie que le processus de perte d'espèces est déjà amorcé lorsque la forêt commence à récupérer. Une telle situation a été démontrée pour les plantes invasives inféodées aux vieilles sapinières boréales (Desponts *et al.* 2002, 2004). Dans le cas où le seuil critique d'habitat est franchi, il y a un risque plus élevé de perte massive d'espèces à moyen terme, auquel peut éventuellement s'associer une altération des processus écologiques à plus long terme.

Conclusion

Bien que les seuils écologiques constituent une avenue intéressante pour la gestion des écosystèmes forestiers, nous reconnaissons que leur détermination peut s'avérer complexe compte tenu des réponses variables des espèces et des communautés aux modifications des habitats et ce, aux différentes échelles de temps et d'espace retenues (Grossman *et al.* 2006). Il demeure néanmoins qu'une approche de gestion par seuils combinée au maintien des paysages aménagés à l'intérieur des limites de variabilité naturelle (Landres *et al.* 1999, Gauthier *et al.* 2008, Drapeau *et al.* 2009), permettra d'éviter de plonger les espèces dans des environnements auxquels elles ne sont pas adaptées et de compromettre leur survie au sein des territoires aménagés. D'après les travaux analysés, nous suggérons d'appliquer minimalement le seuil critique d'habitat résiduel entre 30 % et 40 %. Le seuil critique d'habitat ne constitue pas la cible ultime que doit se fixer l'aménagiste. Il doit plutôt tenter de s'en éloigner le plus possible par principe de précaution et viser le maintien, à long terme, des proportions d'habitats à l'intérieur des limites de variabilité naturelle du territoire (Landres *et al.* 1999, Lindenmayer et Luck 2005, Boucher *et al.* 2009b, Drapeau *et al.* 2009). Pour ce faire nous suggérons, afin de protéger les espèces sensibles et d'embrasser l'incertitude associée aux seuils, de maintenir au moins 40 % des habitats résiduels. Le portrait actuel des habitats résiduels, permettra d'identifier les zones susceptibles de présenter des problèmes et d'établir des priorités en vue de la restauration des écosystèmes forestiers.

Remerciements

Cette synthèse émane d'un avis scientifique commandé par le ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec dans le cadre du projet pilote d'aménagement écosystémique de la RFL. Nous remercions M. Leblanc, coordonnateur du projet pilote, pour son soutien. L. Fahrig a généreusement donné sa permission pour l'adaptation de la Fig. 1. M. Betts et M.-A. Villard ont généreusement offert une copie de leur chapitre de livre avant sa publication. Y. Aubry et M.-H. Saint-Laurent ont fourni de précieux conseils lors de la rédaction. Enfin, nous remercions P. Drapeau et J.-F. Giroux qui, de part leurs commentaires pertinents et constructifs, ont contribué à améliorer la qualité du présent document.

Références

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71 : 355–366.
- Andrén, H., A. Delin et A. Seiler. 1997. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Oikos* 80 : 193–196.
- Betts, M., G.J. Forbes et A.W. Diamond. 2007. Thresholds in songbird occurrence in relation to landscape structure. *Conservation Biology* 21 : 1046–1058.
- Betts, M., G.J. Forbes, A.W. Diamond et P.D. Taylor. 2006. Independent effects of fragmentation on forest songbirds: an organism-based approach. *Ecological Applications* 16 : 1076–1089.
- Betts, M. et M.-A. Villard. 2009. Landscape thresholds in species occurrence as quantitative targets in forest management: generality in space and time? *Dans* M.-A. Villard et B.G. Jonsson (dir.). Setting conservation targets for managed forest landscapes. pp. 185–205. Cambridge University Press, UK.
- Bergeron, Y., P. Drapeau, S. Gauthier et N. Lecomte. 2007. Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern Clay belt. *The Forestry Chronicle* 83 : 326–337.
- Boucher, Y., D. Arseneault et L. Sirois. 2009b. Logging history (1820–2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: Insights from sunken logs and forestry maps. *Forest Ecology and Management* 258 : 1359–1368.
- Boucher, Y., D. Arseneault, L. Sirois et L. Blais. 2009c. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology* 24 : 171–184.
- Boucher, Y., P. Grondin et M. Barrette. 2009a. Les forêts préindustrielles : un état de référence pour l'aménagement durable des forêts. *Avis de recherche forestière* n° 17. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière.
- Brooks, T.M., S.L. Pimm et J.O. Oyugi. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in Tropical forest fragments. *Conservation Biology* 13 : 1140–1150.
- Carignan, V. et M.-A. Villard. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78 : 45–61.
- [CEF] Centre d'étude de la forêt. 2008. Avis scientifique portant sur l'article 92.0.3.2 de la Loi sur les forêts. Disponible en ligne : <http://www.forestierenchef.gouv.qc.ca/fichiers/documents/contenu/Aviscef.pdf> [dernière consultation le 20 mars 2010].
- Comité scientifique sur les enjeux de biodiversité. 2007. Enjeux de biodiversité de l'aménagement écosystémique dans la réserve faunique des Laurentides. Rapport du comité scientifique. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Québec, QC.
- Cyr, D., Y. Bergeron, S. Gauthier et C. Carcaillat, C. 2009. Forest management is driving the eastern part of North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and The Environment* 7 : 519–524.
- DeGraaf, R.M. et M. Yamasaki. 2003. Options for managing early-successional forest and shrubland bird habitats in the northeastern United States. *Forest Ecology and Management* 185 : 179–191.
- Desponts, M., A. Desrochers, L. Bélanger et J. Huot. 2002. Structure des sapinières aménagées et anciennes du massif des Laurentides (Québec) et diversité des plantes invasives. *Canadian Journal of Forest Research* 32 : 2077–2093.
- Desponts, M., G. Brunet, L. Bélanger et M. Bouchard. 2004. The eastern boreal old-growth balsam fir forest: a distinct ecosystem. *Canadian Journal of Botany* 82 : 830–849.
- Drapeau, P., A. Leduc et Y. Bergeron. 2009. Bridging ecosystem and multiple species approaches for setting conservation targets in managed boreal landscapes. *Dans* M.-A. Villard et B.-G. Jonsson (dir.). Setting conservation targets in managed forest landscapes. pp. 129–160. Cambridge University Press, UK.
- Drapeau, P., A. Leduc, Y. Bergeron, S. Gauthier et J.-P.-L. Savard. 2003. Bird communities of old spruce-moss forests in the Clay Belt region: Problems and solutions in forest management. *The Forestry Chronicle* 79 : 531–540.
- Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P. L. Savard, Y. Bergeron et W. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* 70 : 423–444.
- Etheridge D.A., D.A. MacLean, R.G. Wagner et J.S. Wilson. 2005. Changes in landscape composition and stand structure from 1945–2002 on an industrial forest in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 35 : 1965–1977.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100 : 65–74.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34 : 487–515.
- Flather, C.H. et M. Bevers. 2002. Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *American Naturalist* 159 : 40–56.
- Folke, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson et C. S. Holling. 2004. Regime shift, resilience, and bio-

- diversity in ecosystem management. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 35 : 557–581.
- Frey, S.J.K. 2008.** Metapopulation dynamics and multi-scale habitat selection of a montane forest songbird. Mémoire de Maîtrise (M.Sc.), University of Vermont, Burlington, VT.
- Gauthier, S., M.-A. Vaillancourt, D. Kneeshaw, P. Drapeau, L. De Grandpré, Y. Claveau et D. Paré. 2008.** Aménagement forestier écosystémique : origines et fondements. *Dans* S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron (dir.). Aménagement écosystémique en forêt boréale. pp. 13–40. Presses de l’Université du Québec, Québec, QC.
- Groffman, P. M. et al. 2006.** Ecological thresholds: the key to successful environmental management or an important concept with no practical application? *Ecosystems* 9 : 1–13.
- Grondin, P. et A. Leduc. 2009.** Domaine de la sapinière à bouleau blanc. Dans *Ordre des ingénieurs forestiers du Québec* (dir.). Le manuel de foresterie. pp. 244–262. Éditions Multimondes, Québec, QC.
- Guénette, J.S. et M.-A. Villard. 2004.** Do empirical thresholds truly reflects species tolerance to habitat alteration? *Ecological Bulletins* 51 : 163–171.
- Guénette, J.S. et M.-A. Villard. 2005.** Thresholds in Forest Bird Response to Habitat Alteration as Quantitative Targets for Conservation. *Conservation Biology* 19 : 1168–1180.
- Homan, R.N., B.S. Windmiller et J.M. Reed. 2004.** Critical thresholds associated with habitat loss for two vernal pool-breeding amphibians. *Ecological Applications* 14 : 1547–1553.
- Huggett, A.J. 2005.** The concept and utility of ‘ecological thresholds’ in biodiversity conservation. *Biological Conservation* 124 : 301–310.
- Jansson, G. et P. Angelstam. 1999.** Threshold levels of habitat composition for the presence of the long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*) in a boreal landscape. *Landscape Ecology* 14 : 283–290.
- Kneeshaw, D.D. et S. Gauthier. 2003.** Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environmental Review* 11 : S99–S114.
- Lande, R. 1987.** Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist* 130 : 624–635.
- Landres, P.B., P. Morgan et F.J. Swanson. 1999.** Overview or the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications* 9 : 1179–1188.
- Leblanc, M. et L. Bélanger. 2000.** La sapinière vierge de la Forêt Montmorency et de sa région : une forêt boréale distincte. Mémoire de recherche forestière no 136. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière, Québec.
- Lindenmayer, D.B. et G. Luck. 2005.** Synthesis: Thresholds in conservation and management. *Biological Conservation* 124 : 351–354.
- Lorimer, C.G. et A.S. White. 2003.** Scale and frequency of natural disturbances in the northeastern US: implications for early successional forest habitats and regional age distributions. *Forest Ecology and Management* 185 : 41–64.
- Marzluff, J.M. 2005.** Island biogeography for an urbanizing world: how extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes. *Urban Ecosystems* 8 : 157–177.
- Mönkkönen, M. et P. Reunanen. 1999.** On critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective. *Oikos* 84 : 302–305.
- Moore, R.P., W.D. Robinson, I.J. Lovette et T.R. Robinson. 2008.** Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecology Letters* 11 : 960–968.
- Pimm, S.L., G.J. Russell, J.L. Gittleman et T.M. Brooks. 1995.** The future of biodiversity. *Science* 269 : 347–350.
- Poulin, J.F., M.-A. Villard, M. Edman, P.J. Goulet et A.M. Erickson. 2008.** Thresholds in nesting habitat requirements of an old forest specialist, the Brown Creeper (*Certhia americana*), as conservation targets. *Biological Conservation* 141 : 1129–1137.
- Radford, J.Q., A.F. Bennett et G.J. Cheers. 2005.** Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124 : 317–337.
- Ranius, T. et L. Fahrig. 2006.** Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21 : 201–208.
- Rimmer, C.C., K.P. McFarland, W.G. Ellison et J.E. Goetz. 2001.** Bicknell’s Thrush (*Catharus bicknelli*). Dans A. Poole et F. Gill (dir.). *The Birds of North America*. The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.
- Rompré, G. 2007.** Répartition des oiseaux dans le secteur forestier du Canal de Panama : analyse et perspectives. Thèse de Doctorat (Ph.D.), Université Laval, Québec, QC.
- Rompré, G. et L. Bélanger. 2008.** Superficie d’habitat nécessaire au maintien de la biodiversité: compréhension du seuil d’habitat critique. Avis scientifique présenté au Ministère des Ressources naturelles et de la Faune.
- Rompré, G., W.D. Robinson et A. Desrochers. 2008.** Causes of habitat loss in a Neotropical landscape: the Panama Canal corridor. *Landscape and Urban Planning* 87 : 129–139.
- Rompré, G., W.D. Robinson, A. Desrochers et G.R. Angehr. 2007.** Environmental correlates of avian diversity in lowland Panama rain forests. *Journal of Biogeography* 34 : 802–815.
- Rompré, G., W.D. Robinson, A. Desrochers et G.R. Angehr. 2009.** Predicting declines in avian species richness under non-random patterns of habitat loss in a Neotropical landscape. *Ecological Applications* 19 : 1614–1627.
- Rosenzweig, M.L. 1995.** Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press, NY.
- Saint-Laurent, M.-H., C. Dussault, J. Ferron et R. Gagnon. 2009.** Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation* 142 : 2240–2249.
- Seabloom, E.W., A. P. Dobson et D.M. Stoms. 2002.** Extinction rates under nonrandom patterns of habitat loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 99 : 11229–11234.
- Seymour, R. S. et M.L. Hunter, Jr. 1999.** Principles of Ecological Forestry. *Dans* M.L. Hunter, Jr. (dir.). *Managing Biodiversity in Forest Ecosystems*. pp. 22–61. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Stratford, J.A. et W.D. Robinson. 2005.** Gulliver travels to the fragmented tropics: geographic variation in mechanisms of avian extinction. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3 : 85–92.
- Table des partenaires. 2009.** Projet de développement d’une approche d’aménagement écosystémique dans la réserve faunique des Laurentides. Rapport de la Table des partenaires. Québec, QC.
- Thiffault, N., S. Wyatt, M. Leblanc et J.-P. Jetté. 2007.** Adaptive forest management in Quebec. Bits of the big and small pictures. *Canadian Silviculture Magazine*. May 2007 : 26–29.
- With, K.A. et A.W. King. 1999.** Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* 13 : 314–326.
- Zhang, J., J. Jorgensen, S.E. Beklioglu et M. Ince. 2003.** Hysteresis in vegetation shift – Lake Mogan prognoses. *Ecological Modelling* 164 : 227–238.