

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION SOUS-COUVERT DANS DE
JEUNES PLANTATIONS ET FORÊTS RÉGÉNÉRÉES
NATURELLEMENT DE L'EST DU QUÉBEC**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© OLIVIER DESHAIES

novembre 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

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

Luc Sirois, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Isabelle Aubin, codirectrice de recherche, RNCAN-Centre de foresterie des Grands

Lacs

Alison Munson, examinatrice externe, Université Laval

Dépôt initial le 12 juin 2012

Dépôt final le 22 novembre 2012

À Pierre et Manon, pour avoir
éveillé ma curiosité, et à Pépé, pour
m'avoir transmis sa passion pour la
biologie

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier, tout d'abord, Luc Sirois et Isabelle Aubin pour leur support continu, pour leur critique constructive et pour la grande ouverture d'esprit et la grande confiance qu'ils m'ont témoigné. Votre passion et votre esprit critique et scientifique m'habiteront encore longtemps !

Je veux également remercier profondément les disciples du « A-0 », soit Valérie, Ariane, Véronique, Myriam, David, Gabriel, Sébastien, André, Raph, Fabio, Marie, Julia, Tasneem, Patrick, Éric, Josée-Anne, Hedvig, Claire, Mathieu, Renaud, Steve, Timothée, Vincent, Sharad et Lee ! OUF... ça en fait du monde, mais quelle belle équipe vous formez ! Merci de m'avoir fait rire, m'avoir soutenu, m'avoir enduré, avoir joué au mini-basket avec moi ou pris des cafés-sourires du vendredi ;) Les gens avec qui l'on travaille sont probablement l'élément le plus important de tout travail ; vous avez su me rendre la tâche nettement plus facile !

Un merci spécial à mes deux assistants de terrain, deux très bons amis en plus d'être extrêmement compétents, Benjamin et Simon ! Également Simon, je pense fort à toi et t'accompagne dans l'épreuve que tu traverses actuellement.

Merci à Laurent Gagné, pour son aide et sa bonne compagnie sur le terrain, pour les soirées plaisantes au chalet, pour son support technique de retour au bureau !

Merci à Alain Caron, certainement le statisticien le plus généreux et le plus accueillant que j'ai jamais rencontré !

AVANT-PROPOS

On veut comprendre et préserver ce que l'on aime. La biologie est venue à moi bien naturellement, quand j'étais plus jeune, entre autres grâce à des amis aventureux, à un grand-père passionné et à un chalet bien situé, sur le bord du fleuve. Maintenant, la biologie ou, en son sens plus large, la nature, me sert d'oasis de paix et d'émerveillement, tout comme elle commence déjà à me servir de gagne-pain ! On veut comprendre et préserver ce que l'on aime. Je suis très curieux de nature et la biodiversité qui nous entoure constitue une source intarissable d'informations à recueillir et à tenter de placer dans une perspective qui nous dépasse complètement... Une maîtrise en écologie forestière, intimement liée aux pratiques d'aménagement forestier, m'apparaissait comme une combinaison idéale entre ma vive passion pour l'identification et la compréhension des plantes vasculaires et mon désir de participer au développement sain et innovant de l'aménagement forestier, que je considère comme un outil important de développement régional. Donc je veux participer concrètement au développement de pratiques forestières adaptées aux besoins et réalités actuelles, et que ces dernières soient le plus ancrées possible dans un cadre scientifique rigoureux. Une maîtrise n'est en soi qu'un minuscule document sur l'édifice du savoir à partir duquel on base nos lois, nos politiques, nos intentions avant l'action. Cette étape nous forme cependant, de façon plutôt importante, au niveau personnel. Elle forge une autonomie et un esprit d'initiative importants, tout comme elle nous arme d'un esprit critique vif, élément toujours plus important devant les masses d'information de qualité et de source très variables auxquelles nous sommes soumis constamment.

Le projet de maîtrise n'aura certes pas toujours été de tout repos, comme en témoigne l'augmentation de la densité de cheveux gris sur ma tête depuis le début du projet (!) mais c'est définitivement une expérience enrichissante à tout point de vue. Et je continuerai à clamer haut et fort les mérites et les devoirs de la science sur la place

publique, tout comme je tâcherai de sensibiliser les gens aux merveilles que recèle la nature, tant dans un but de conservation que de développement, mais un développement que j'espère plus humble et qui inclut la nature comme un atout et un allier.

RÉSUMÉ

L'éclaircie commerciale à rétention variable (ECRV), en combinant la création de trouées à une éclaircie d'intensité variable, se présente comme une alternative à l'éclaircie commerciale traditionnelle qui pourrait augmenter la diversité et l'abondance de la végétation sous-couvert (VSC) des jeunes peuplements équiens. Ses effets sur la VSC ont été étudiés dans des peuplements de deux origines (forêt régénérée naturellement et plantation) et de deux types écologiques, leur combinaison formant quatre types de sites. L'objectif du chapitre 1 était de documenter les traits fonctionnels, la composition et la diversité de la VSC au sein de ces quatre types de sites, dans des peuplements prêts à subir une éclaircie commerciale. Pour répondre à cet objectif, cinq réplicats de chaque type de site ont été inventoriés à l'aide de transects. Sur ces sites, l'origine permet d'expliquer plusieurs différences fonctionnelles et compositionnelles observées alors que le type écologique influence principalement la diversité. Les espèces rudérales ont une abondance relative plus grande en plantation alors que certaines espèces tolérantes au stress ont une abondance relative plus grande en forêt régénérée naturellement. L'objectif du chapitre 2 consistait à documenter la réponse à court terme (deux ans) de la VSC suite à différents traitements d'ECRV. Pour ce faire, un dispositif pour chaque type de site, contenant des réplicats pour les 12 traitements d'éclaircie commerciale à l'étude, a été inventorié avant et après traitement. Seuls les traitements résultant en la création de trouées engendrent des changements significatifs au sein de la VSC après deux ans. Sur les quatre dispositifs, ces traitements entraînent une augmentation de l'abondance relative des espèces rudérales, une diminution de l'abondance relative de certaines espèces tolérantes au stress et une augmentation de la diversité mesurée par l'indice de Simpson et l'indice de RAO. Il semble que la diversité puisse être augmentée par des perturbations intermédiaires comme une préparation de terrain de faible intensité en plantation ou une éclaircie commerciale avec trouée. Cependant, certaines espèces tolérantes au stress y sont sensibles et pourraient contribuer à une perte de diversité à plus grande échelle si ces perturbations venaient qu'à être appliquées à l'ensemble du territoire.

Mots clés : végétation sous-couvert, éclaircie commerciale, forêt boréale, traits fonctionnels, origine de site, productivité de site

ABSTRACT

Variable retention commercial thinning (VRCT), by combining artificial gaps with variable density thinning, is an alternative to traditional commercial thinning that could increase diversity and abundance of the understory in young even-aged stands. The effects of VRCT have been studied in young stands of two contrasting origins (naturally regenerated forest and plantation) and two ecological types, the combination of which forms four site types. The first chapter's objective was to document the functional traits, composition and diversity of the understory of those four site types, in stands that are ready for commercial thinning. To accomplish this objective, five replicates of each site type were sampled with transects. On these sites, origin can explain many functional and compositional differences that were observed while ecological type mainly affects diversity. Ruderal species show a higher relative abundance in plantations while some stress-tolerant species show a higher relative abundance in naturally regenerated forests. The second chapter's objective was to document the short term response of the understory to different VRCT treatments. To do so, one experimental site for each site type, containing replicates for each of the 12 commercial thinning treatment studied, was sampled before and after treatment. Here, we document that only the treatments including gaps showed significant changes in the understory after two years. On all four experimental sites, those treatments lead to an increase in the relative abundance of ruderal species, a decrease in the relative abundance of some stress-tolerant species and an increase in diversity as measured by Simpson's Index and RAO's Index. In the end, it seems as if diversity could be increased by intermediate disturbances such as low-intensity site preparation in plantations or gap-added commercial thinning. However, some stress-tolerant species are sensitive to those disturbances and this could lead to a decline in diversity at a larger scale if those disturbances were applied to the entire territory.

Keywords : understory, commercial thinning, boreal forest, functional traits, site origin, site productivity

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|--------------|
| REMERCIEMENTS | IX |
| AVANT-PROPOS | XI |
| RÉSUMÉ | XIII |
| ABSTRACT | XV |
| TABLE DES MATIÈRES | XVII |
| LISTE DES TABLEAUX | XXI |
| LISTE DES FIGURES | XXIII |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE | 1 |
| CHAPITRE 1 EFFET DE L'ORIGINE ET DU TYPE ECOLOGIQUE SUR LA VÉGÉTATION SOUS-COUVERT DE JEUNES PEUPELEMENTS RÉSINEUX PRÊTS À ÊTRE ÉCLAIRCIS COMMERCIALEMENT | 7 |
| 1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE | 7 |
| 1.2 INTRODUCTION | 9 |
| 1.3 MATERIELS ET METHODES | 12 |
| 1.3.1 Aire d'étude | 12 |
| 1.3.2 Description des sites d'étude | 13 |
| 1.3.3 Échantillonnage | 15 |
| 1.3.4 Traits fonctionnels des espèces | 18 |
| 1.3.5 Analyses statistiques | 19 |
| 1.4 RESULTATS | 22 |
| 1.4.1 Relation entre les traits fonctionnels de la végétation sous-couvert, l'origine et le type écologique | 22 |

| | | |
|-------|--|-----------|
| 1.4.2 | Richesse spécifique de la végétation sous-couvert..... | 23 |
| 1.4.3 | Relation entre la composition de la végétation sous-couvert, l'origine et le type écologique | 24 |
| 1.4.1 | Structure des peuplements | 26 |
| 1.5 | DISCUSSION..... | 28 |
| 1.5.1 | Effet de l'origine des sites..... | 28 |
| 1.5.2 | Effet du type écologique | 32 |
| 1.5.3 | Est-ce que la végétation sous-couvert des plantations convergera, à terme, vers celle des forêts régénérées naturellement ? | 35 |
| 1.6 | CONCLUSION..... | 36 |
| | RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 37 |
| | ANNEXE I | 49 |
| | ANNEXE II..... | 52 |
| | CHAPITRE 2 RÉPONSE À COURT TERME DE LA VÉGÉTATION SOUS- COUVERT SUITE À UN TRAITEMENT D'ÉCLAIRCIE COMMERCIALE À RÉTENTION VARIABLE..... | 57 |
| 2.1 | RESUME EN FRANÇAIS DU DEUXIEME ARTICLE..... | 57 |
| 2.2 | INTRODUCTION | 59 |
| 2.3 | MATERIEL ET METHODES | 63 |
| 2.3.1 | Aire d'étude | 63 |
| 2.3.2 | Description des sites d'étude | 64 |
| 2.3.3 | Traitements expérimentaux | 68 |
| 2.3.4 | Échantillonnage..... | 70 |
| 2.3.5 | Traits fonctionnels des espèces | 74 |
| 2.3.6 | Analyses statistiques | 75 |
| 2.4 | RESULTATS | 80 |
| 2.4.1 | Variables environnementales mesurées deux ans après-traitement | 80 |

| | | |
|-------|---|-----|
| 2.4.2 | Réponse fonctionnelle de la végétation sous-couvert deux ans après-traitement..... | 82 |
| 2.4.3 | Indices de diversité | 84 |
| 2.4.4 | Réponse compositionnelle de la végétation sous-couvert deux ans après-traitement..... | 85 |
| 2.5 | DISCUSSION | 91 |
| 2.5.1 | Effet du type de traitement sur la réponse de la végétation sous-couvert..... | 91 |
| 2.5.2 | Effet du type de site sur la réponse de la végétation sous-couvert..... | 96 |
| 2.5.3 | Perspectives spatiales et temporelles sur les effets des traitements d'éclaircie commerciale | 99 |
| 2.6 | CONCLUSION | 101 |
| | RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 102 |
| | ANNEXE I..... | 116 |
| | CONCLUSION GÉNÉRALE | 121 |
| | RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE ET DE LA CONCLUSION GÉNÉRALE | 125 |

LISTE DES TABLEAUX

| | |
|--|----|
| Tableau 1. Caractéristiques des sites à l'étude | 17 |
| Tableau 2. Traits fonctionnels ¹ des espèces tels que compilés à partir de la littérature et de travaux de terrain..... | 21 |
| Tableau 3. Caractéristiques des sites à l'étude | 67 |
| Tableau 4. Traitements à l'étude | 73 |
| Tableau 5. Volumes récoltés (%) par traitement ¹ | 73 |
| Tableau 6. Traits fonctionnels ¹ des espèces tels que compilés à partir de la littérature et de travaux de terrain | 76 |
| Tableau 7. ANOVA des variables environnementales à l'étude en fonction de 2 facteurs fixes croisés (<i>site, traitement</i>) | 80 |
| Tableau 8. ANOVA et tests post-hoc subséquents de différents indices de diversité en fonction de 2 facteurs fixes croisés (<i>site, traitement</i>)..... | 87 |
| Tableau 9. Richesse spécifique 2 ans après traitement..... | 88 |

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Représentation graphique des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice CWM des sites à l'étude ($n=5$ par type de site). P1 = plantation MS12; P2 = plantation MS22; N1 = forêt régénérée naturellement MS12; N2= forêt régénérée naturellement MS22. La signification des acronymes de traits fonctionnels est présentée dans le **tableau 2**. Pour les traits binaires, un seul des deux états est représenté.24
- Figure 2.** Représentation graphique des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice d'abondance relative de l'ensemble des espèces présentes dans les sites à l'étude ($n=5$ par type de site). P1 = plantation MS12; P2 = plantation MS22; N1 = forêt régénérée naturellement MS12; N2= forêt régénérée naturellement MS22. Les espèces permettant d'expliquer plus de 2% de la variance d'un axe et qui obtenaient leur plus forte corrélation (cosinus) avec l'un des deux premiers axes ont vu leur taille de police augmentée. Les espèces rares (présentes dans seulement un site) ont été retirées avant l'analyse. La liste des noms scientifiques associés aux acronymes dans la présente ACP et ailleurs dans le texte est en **annexe II**.25
- Figure 3.** Structure de la végétation sous-couvert représentée par l'abondance cumulée (%) pour chaque strate de hauteur dans chacun des types de sites ($n=5$). N1 = forêt régénérée naturellement MS12; N2 = forêt régénérée naturellement MS22; P1 = plantation MS12; P2= plantation MS22. Les sites ne sont pas significativement différents au niveau de la structure globale de leur végétation sous-couvert (test non-paramétrique de Friedman, valeur de $p=0.801$ au seuil de 0.05).27
- Figure 4.** Localisation des sites d'étude65

Figure 5. Représentation d'un des quatre dispositifs expérimentaux (en haut), représentation d'un bloc, des trois sous-blocs le composant, des sentiers de débardage (lignes pointillées et doubles), du chemin de débardage et disposition des trouées artificielles. L'orientation et la taille approximative d'un transect d'inventaire de 40 m est représenté par la flèche traversant la trouée de 0.05 ha. Le traitement est appliqué à l'échelle du sous-bloc, ce qui en fait l'unité d'échantillonnage. Adapté de Gagné *et al.*, 2009. 72

Figure 6. Fraction du rayonnement solaire dans le spectre d'activité photosynthétique (PAR %) se rendant à 100 cm du sol dans les différents sites d'étude **a)** et dans les différents traitements **b)**. Pour la figure **a)** on a calculé la moyenne du PAR (%) dans tous les traitements ($n=48$ en forêt régénérée naturellement et $n=60$ en plantation) afin d'observer l'effet du facteur site de l'ANOVA à deux facteurs fixes croisés (site et traitement) (**tableau 7**) et pour la figure **b)** on a calculé la moyenne du PAR (%) dans tous les sites pour un même traitement ($n=18$) afin d'observer l'effet du facteur traitement au sein de la même ANOVA (**tableau 7**). L'écart-type est représenté au-dessus de chaque barre. Les barres avec des lettres distinctes sont significativement différentes au seuil $\alpha = 0.05$ après un test post-hoc de Tukey ayant suivi l'ANOVA. Voir le **tableau 4** pour la définition des codes de traitements. 81

Figure 7. Proportion moyenne (%) du substrat occupé par le sol minéral, deux ans après-traitement, représentée pour l'ensemble des combinaisons de sites et de traitements (pour chaque combinaison : $n = 4$ en forêt régénérée naturellement, $n=5$ en plantation). L'erreur-type est fournie au-dessus de chaque bande. L'ANOVA par permutation fait ressortir que l'interaction site * traitement est significative (**tableau 7**). Aucun test post-hoc n'a été réalisé car il s'agit d'une ANOVA par permutation. Voir le **tableau 4** pour la définition des codes de traitements. 81

- Figure 8.** Représentation graphique des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice CWM de tous les réplicats des traitements à l'étude ($n=4$ en forêt naturelle, $n=5$ en plantation). Les barycentres de chaque combinaison de type de site/traitement sont représentés. Seuls les traits permettant d'expliquer plus de 0.12% de la variance d'un axe et présentant un cosinus carré de plus de 0.01 avec un des deux premiers axes sont représentés. Type de sites : P1 = plantation MS12; P2 = plantation MS22; N1 = forêt régénérée naturellement MS12; N2= forêt régénérée naturellement MS22. Voir le **tableau 4** pour la définition des codes de traitements. La signification des acronymes de traits fonctionnels est présentée dans le **tableau 3**.....83
- Figure 9.** Histogrammes de la variation d'abondance relative (%) avant/après traitement d'espèces sélectionnées pour les quatre sites à l'étude.....89
- Figure 10.** Suite des histogrammes de la variation d'abondance relative (%) avant/après traitement d'espèces sélectionnées pour les quatre sites à l'étude.....90

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La foresterie industrielle a profondément modifié la composition et la structure des forêts boréales de l'Est du Canada. Entre autres, on note le déclin de la proportion de conifères dans les forêts boréales mixtes au profit de la composante décidue et la simplification structurale généralisée des forêts (Carleton, 2000; Drapeau *et al.*, 2000; Commission Coulombe, 2004). Également, les forêts boréales sont en moyenne beaucoup plus jeunes qu'avant le développement de la foresterie industrielle (Bergeron *et al.*, 1999; Drapeau *et al.*, 2003).

Dans les forêts boréales mixtes du Bas-Saint-Laurent, cette situation est particulièrement marquée. Boucher *et al.* (2009) notent l'inversion de la distribution des classes d'âge de peuplements forestiers à l'échelle d'une grande superficie du Bas-Saint-Laurent pour la période 1930-2000. Ainsi, les peuplements jeunes et en régénération occupent aujourd'hui une large part du paysage forestier alors qu'ils occupaient une superficie négligeable en 1930. Le déclin de certaines essences résineuses de fin de succession est également observé (e.g. *Thuja occidentalis*, *Picea glauca*), alors que des espèces décidues ont vu leur abondance augmenter considérablement (e.g. *Betula papyrifera*, *Acer rubrum*,) (Boucher *et al.*, 2006; Dupuis *et al.*, 2011). La situation de la végétation sous-couvert, définie ici comme toute végétation vasculaire, ligneuse ou herbacée, formant le sous-bois, n'est pas spécifiquement connue pour le Bas-Saint-Laurent. Cependant, la majorité des espèces de la flore forestière bas-laurentienne font partie du cortège floristique typique de la forêt boréale et de nombreuses études sur les impacts de l'aménagement forestier sur ces espèces ont été réalisées. On constate ainsi que la majeure partie des espèces boréales sont résilientes à l'aménagement forestier (Haeussler *et al.*,

2002; Ramovs et Roberts, 2005; Hart et Chen, 2006) mais que certaines plantes vasculaires et invasculaires y sont sensibles et peuvent demeurer peu abondantes pendant une longue période excédant le cycle normal de coupe en aménagement équienné (ex : *Monotropa uniflora*, *Goodyera repens*, certaines mousses et lichens épiphytes...) (Haeussler *et al.*, 2002; Rees et Juday, 2002; Moola et Vasseur, 2008). Ces espèces sont favorisées par la présence de microsites particuliers pour leur établissement, comme les débris ligneux grossiers et un relief de trous et de monticules (Ramovs et Roberts, 2003; Moola et Vasseur, 2004; Zielonka et Piątek, 2004). Les vieilles forêts inéquiennes-irrégulières contiennent en plus grande proportion ces microsites (Beatty, 1984; Sturtevant *et al.*, 1997). L'aménagement forestier équienné tend à raréfier ces microsites (Brumelis et Carleton, 1989; Ramovs et Roberts, 2003) et peut causer, lors de la coupe, des dommages aux structures aériennes et souterraines des individus (Roberts et Gilliam, 1995; Newmaster *et al.*, 2007).

Dans les forêts boréales de l'Est du Québec, incluant celles du Bas-Saint-Laurent, les principales causes de mortalité naturelle des arbres sont la tordeuse des bourgeons de l'épinette et la sénescence naturelle (Boulangier et Arseneault, 2004; Pham *et al.* 2004). Ces événements entraînent des chablis plus ou moins étendus qui résultent en un régime de perturbation de trouées (Pham *et al.*, 2004). Si l'on excluait l'intervention de l'homme, une large proportion des forêts qui résultent de ce régime seraient donc âgées, inéquiennes et présenteraient une structure irrégulière (Boucher *et al.*, 2006).

L'idée d'une restauration des attributs des vieilles forêts, incluant la conversion des structures équiennes-régulières vers des structures inéquiennes-irrégulières, prend de plus en plus d'ampleur dans les régions où les aménagements sylvicoles passés ont profondément modifié la structure et la composition de la forêt (Parker *et al.*, 2001; Franklin *et al.*, 2002; Keeton, 2006; Wilson et Puettmann, 2007). Pour ce faire, on propose entre autres de se servir de jeunes forêts équiennes et denses et d'y réaliser des éclaircies commerciales de patron et de rétention hétérogènes, et d'y combiner la création de trouées artificielles (Carey, 2003; Franklin *et al.*, 2007). Ces éclaircies commerciales à rétention

variable, comme nous les désignerons dès lors, permettent une diversification des conditions environnementales du peuplement (Gray *et al.*, 2002; Fahey et Puettmann, 2008) et pourraient ainsi favoriser l'établissement et la cohabitation de différentes cohortes d'arbres (Dodson *et al.*, 2012), menant ultimement à l'établissement d'une structure inéquienne-irrégulière (Franklin *et al.*, 2002). On suppose également qu'en accélérant la création d'attributs de vieille forêt, on pourrait accélérer la venue de la flore plus sensible y étant associée (Wilson et Puettmann, 2007; Smith *et al.*, 2008).

La région du Bas-Saint-Laurent est propice à la réalisation de telles éclaircies. En effet, de vastes superficies de forêts régénérées naturellement et de plantation résineuses (plus de 16 000 hectares) sont ou seront sous peu admissibles à un traitement d'éclaircie commerciale (Conférence Régionale des ÉluEs du Bas-Saint-Laurent, 2010). Cependant, il est fréquemment documenté que les plantations et les forêts régénérées naturellement ne présentent pas une végétation sous-couvert similaire en jeune âge (Haeussler *et al.*, 2002; Roberts et Zhu, 2002; Newmaster *et al.*, 2007), principalement en raison du legs distinct laissé par leurs perturbations d'origine (Bergstedt *et al.*, 2008; Swift et Bell, 2011), et que ces différences peuvent se maintenir pendant plusieurs décennies (Ramovs et Roberts, 2005; Gachet *et al.*, 2007). Devant la quantité de plantations et de forêts régénérées naturellement à éclaircir, il apparaît impératif de mieux connaître la végétation sous-couvert présente avant-traitement dans ces jeunes forêts et de mesurer la réponse de la végétation sous-couvert suite à l'éclaircie commerciale à rétention variable dans ces deux conditions de sites.

Pour ce faire, nous avons profité de l'installation récente de quatre dispositifs expérimentaux servant à documenter les effets économiques et écologiques de l'éclaircie commerciale à rétention variable dans deux plantations et deux forêts régénérées naturellement, pour y ajouter un volet sur la végétation sous-couvert. Cependant, une des plantations et une des forêts régénérées naturellement représentaient le type écologique « MS12 », alors que les deux autres sites représentaient le type écologique « MS22 ». Ces deux types écologiques, très répandus et importants économiquement au Bas-Saint-Laurent,

représentent un continuum de productivité et de composition floristique (Blouin et Berger, 2002). Ainsi, nous avons déniché des répliqués pour chaque combinaison de conditions de sites (plantation MS12, forêt régénérée naturellement MS22 (...)) afin de mieux documenter la végétation sous-couvert de ces types de sites avant un traitement d'éclaircie commerciale et d'ainsi pouvoir en tirer un certain nombre de généralisations pour les forêts aménagées similaires au Bas-Saint-Laurent.

L'approche méthodologique principale utilisée dans le cadre de ce mémoire, soit celle de l'écologie fonctionnelle utilisant les traits fonctionnels des espèces, mérite qu'on s'y attarde d'entrée de jeu. Tout d'abord, un trait représente toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau de l'individu (Violle *et al.*, 2007). Les types de traits que nous avons retenus dans le cadre de ce mémoire sont les traits de performance et les traits fonctionnels. Les premiers ont un impact direct sur le fitness et ils sont au nombre de trois : la biomasse végétale, l'effort de reproduction et la probabilité de survie. Les seconds, beaucoup plus nombreux, ont un impact indirect sur le fitness en affectant les trois traits de performance précédemment mentionnés (Violle *et al.*, 2007). Pour faciliter la lecture du mémoire, nous nous référerons toujours à l'expression « traits fonctionnels » tout en englobant les deux types de traits. L'utilisation de l'écologie fonctionnelle comme approche pour étudier l'impact des perturbations sur les communautés végétales a commencé à prendre de l'ampleur dans les années 90 (Belsky, 1992 ; McIntyre *et al.*, 1995 ; Lavorel *et al.*, 1997). Depuis, les effets des perturbations tant naturelles (Biswas et Mallik, 2010 ; Sarr *et al.*, 2011) qu'anthropiques (Gachet *et al.*, 2007 ; Aubin *et al.*, 2008 ; Campetella *et al.*, 2011) sur les communautés végétales des forêts tempérées et boréales ont été analysées grâce à l'écologie fonctionnelle.

CHAPITRE 1
EFFET DE L'ORIGINE ET DU TYPE ECOLOGIQUE SUR LA
VÉGÉTATION SOUS-COUVERT DE JEUNES PEUPELEMENTS RÉSINEUX
PRÊTS À ÊTRE ÉCLAIRCIS COMMERCIALEMENT

1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Les plantations de type reforestation utilisant des espèces indigènes et un régime d'aménagement relativement extensif sont les principales plantations réalisées sur les terres publiques canadiennes. Les effets de ce type de plantation sur la végétation sous-couvert ont rarement été documentés. La plupart des études s'intéressant aux effets des plantations sur la végétation sous-couvert ont comparé des plantations de type afforestation et/ou plantées d'espèces exotiques à des forêts régénérées naturellement. Afin de pallier à ce manque, nous avons comparé de jeunes plantations d'essences résineuses indigènes en contexte de reforestation à des forêts résineuses régénérées naturellement d'âge et d'assemblages d'espèces arborescentes similaires. Ces forêts représentaient deux types écologiques (MS12 et MS22) communs dans la région. Cinq réplicats pour chacune des quatre combinaisons potentielles d'origine de site et de type écologique ont été échantillonnés à l'aide de transects. La composition, la structure et les traits fonctionnels de la végétation sous-couvert ont été documentés. Nos résultats ont montré que l'origine des sites avait un effet marqué sur la composition et les traits fonctionnels de la végétation sous-couvert plus de 20 ans après l'initiation des peuplements. Les espèces typiques de la stratégie rudérale, qui présentent des traits comme la persistance de la banque de graines, une production abondante de semences et l'intolérance à l'ombre, étaient plus nombreuses et plus abondantes en plantation qu'en forêt régénérée naturellement. À l'opposé, les espèces tolérantes au stress, caractérisées par l'absence d'une banque de graines, une clonalité compacte et la tolérance à l'ombre, étaient plus abondantes en forêt régénérée

naturellement qu'en plantation. Le type écologique a interagit avec l'origine des sites de telle sorte que les plantations MS12 présentaient une richesse spécifique plus élevée, elle-même associée à une présence accrue des espèces rudérales. Il semblerait que les plantations, même lorsqu'elles sont aménagées de façon relativement extensive, présentent toujours des différences notables par rapport aux forêts régénérées naturellement. L'importance de l'effet de la préparation de terrain inhérente aux plantations, de même que les probabilités d'une convergence future entre forêts régénérées naturellement et plantations, toujours en regard de la végétation sous-couvert, sont également abordées.

Le présent chapitre sera soumis pour publication auprès du périodique scientifique *Forest Ecology and Management*. L'article n'a pas encore été traduit et n'a pas été envoyé une première fois aux évaluateurs du périodique. Le résumé qui précède est donc écrit selon les normes de *Forest Ecology and Management*, qui permet la soumission d'un résumé de 400 mots et moins.

1.2 INTRODUCTION

La déforestation occasionne des pertes nettes de superficie forestière d'environ 52 000 km² dans le monde annuellement (FAO, 2011). Cependant, ce taux est en diminution depuis les années 90, en partie à cause de l'augmentation des superficies allouées à la plantation forestière (FAO, 2011). En effet, les plantations du monde occupaient 2 148 390 ha en 2000 et 2 640 840 ha en 2010, une augmentation de 2% par année environ. Devant ce constat, on peut se questionner sur la capacité des plantations à maintenir la biodiversité normalement associée aux forêts régénérées naturellement.

Des revues de littérature ont d'ailleurs été produites sur la question et font ressortir la grande variabilité inhérente à la façon d'aménager les plantations tout comme la complexité de la réponse de la biodiversité à l'aménagement en plantation (Hartley, 2002; Carnus *et al.*, 2006; Brockerhoff *et al.*, 2008). Trouver un ou des indicateurs du maintien de la biodiversité en plantation s'avère donc primordial pour en améliorer la gestion.

La végétation sous-couvert est maintenant reconnue comme une composante importante de la structure et du fonctionnement des écosystèmes forestiers (Nilsson et Wardle, 2005; Gilliam, 2007). Le grand nombre d'espèces qui composent la végétation sous-couvert en fait le groupe de plantes le plus diversifié dans la plupart des écosystèmes forestiers (Roberts, 2004). Pour ces raisons, la végétation sous-couvert a été utilisée dans de nombreuses études comme indicateur de l'intégrité écologique des écosystèmes forestiers; notamment dans la comparaison des plantations et des forêts régénérées naturellement (Herault *et al.*, 2005; Gachet *et al.*, 2007; Aubin *et al.*, 2008).

Le temps est un facteur clé dans le processus menant à la convergence des plantations et des forêts régénérées naturellement en ce qui a trait à leur composition, leur structure et leur fonctionnement. Par exemple, en forêt mixte au Nouveau-Brunswick, Ramovs et Roberts (2005) ont démontré que les plantations et les forêts régénérées naturellement peuvent conserver une végétation sous-couvert divergente pendant plus de 60 ans. L'écart est plus grand si ces plantations sont aménagées de façon intensive (i.e avec préparation de

terrain intensive et période de rotation écourtée) avec des essences exotiques (Hartley, 2002). Également, une plantation sur sol à historique agricole (afforestation) différera plus profondément et sur un plus long laps de temps des forêts régénérées naturellement qu'une plantation sur sol à historique forestier (reforestation) (Hartley, 2002; Ramovs et Roberts, 2005; Gachet *et al.*, 2007).

Afin de mesurer les effets d'une perturbation sur la communauté végétale, plusieurs approches peuvent être empruntées. Cependant, l'ensemble des approches visent à caractériser l'un ou l'ensemble des trois principaux aspects de la biodiversité, qui sont la composition, la fonction et la structure (Noss, 1990). L'approche taxonomique permet de cerner certains patrons fins, notamment la présence d'espèces rares, et est probablement la plus intuitive pour être ensuite appliquée dans le contexte pratique du gestionnaire. L'approche fonctionnelle, qui permet l'observation de la communauté végétale à travers les traits fonctionnels des espèces qui la composent, permet de cerner les mécanismes écologiques expliquant la composition de la communauté végétale, tout en favorisant une généralisation envers d'autres systèmes d'études similaires à-travers le monde (Lavorel *et al.*, 1997; Graae et Sunde, 2000; Aubin *et al.*, 2007). Finalement, l'analyse de la structure permet de comprendre la dynamique de perturbation et de succession d'un écosystème et permet de prédire des patrons de biodiversité à une échelle encore plus grande que la composition et la fonction (Noss, 1990; Fraterrigo et Rusak, 2008). Dans la présente étude, l'analyse de la structure est réalisée à l'échelle du peuplement et réfère uniquement à la stratification verticale de la végétation. L'étude des strates de végétation permet de mieux comprendre la dynamique successionnelle s'opérant au sein de la communauté végétale (Légaré *et al.*, 2002; Bartemucci *et al.*, 2006; Ellis, 2012). Ces trois approches (taxonomique, fonctionnelle, structurale) sont complémentaires et permettent d'évaluer différentes dimensions de la réponse de la communauté végétale à une perturbation anthropique.

Les plantations recouvrent une superficie non négligeable au sein des forêts résineuses et mixtes du nord-est des États-Unis et du Canada (Maine Forest Service, 2010;

Natural Resources Canada, 2011). Pour la majorité de ces plantations, l'aménagement est qualifié d'extensif car il s'agit de reforestations avec des essences indigènes dans le cadre d'un cycle de coupe relativement long (Hartley, 2002). Cette situation est intéressante car elle contraste fortement avec l'aménagement intensif des plantations ayant court dans le sud des États-Unis ainsi que dans la plupart des pays producteurs de bois (Haynes, 2002; Brockerhoff *et al.*, 2008).

Peu d'études ont comparé la réponse de la végétation sous-couvert en plantation aménagée de façon extensive et en forêt régénérée naturellement (mais voir Ramovs et Roberts, 2005 ; Gachet *et al.*, 2007). Dans cette étude, notre objectif principal était de comparer la composition, la communauté fonctionnelle et la structure de la végétation sous-couvert dans des plantations et des forêts régénérées naturellement. Comme les sites représentaient un type écologique MS12 ou MS22, nous avons décidé d'inclure le facteur du type écologique dans l'étude, en faisant l'inventaire d'un nombre équivalent de plantations et de forêt régénérées naturellement des deux types écologiques. Les plantations étudiées, extensives par leur aménagement, sont des sites de reforestation, d'âge et de composition similaire aux forêts régénérées naturellement de la région à l'étude.

1.3 MATÉRIELS ET MÉTHODES

1.3.1 Aire d'étude

L'étude a été effectuée dans la région du Bas-Saint-Laurent (Québec, Canada), dans l'unité physiographique des hauts-plateaux appalachiens (Robitaille et Saucier, 1998). Le relief y est modérément accidenté et composé de collines rondes aux sommets larges et aux pentes modérées. L'altitude moyenne y est de 365 m. Des dépôts de surface correspondant à un till d'épaisseur variable recouvrent un lit de roches sédimentaires. Tous les sites à l'étude sont situés dans un rayon de 60 km autour de la municipalité d'Amqui qui présente, pour la période 1971-2000, une température annuelle moyenne est de 2.1 °C et des précipitations annuelles moyennes de 992 mm dont plus du tiers sous forme de neige (Environnement Canada, 2009). Pour l'ensemble de la région du Bas-Saint-Laurent, la saison de croissance végétative dure entre 150 et 160 jours (Robitaille et Saucier, 1998).

Les sites à l'étude sont situés dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune qui est caractérisé, sur les sites mésiques peu perturbés, par des peuplements mélangés composés de conifères comme l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) et le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Miller) ainsi que de feuillus comme le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marshall) (Grondin *et al.*, 1998; Dupuis *et al.*, 2011). L'étude a été réalisée sur les terres publiques, qui occupent 51 % du territoire forestier du Bas-Saint-Laurent (Conférence Régionale des ÉluEs du Bas-Saint-Laurent, 2010). Le principal régime d'aménagement sylvicole qui y est pratiqué est équien, avec la réalisation de coupes totales sur une période de rotation de 60-70 ans (Luc Sirois, com. pers.). Les plantations occupent 11 % des forêts privées et publiques du Bas-Saint-Laurent et l'épinette blanche y est l'essence la plus plantée (Observatoire de la Foresterie du Bas-Saint-Laurent, 2007; Parent, 2010).

1.3.2 Description des sites d'étude

Vingt sites ont été sélectionnés dans l'aire d'étude afin de représenter, au nombre de 5 réplicats par catégorie, les types de sites à l'étude. Ces types sont : plantation sur type écologique MS12 (P1), plantation sur type écologique MS22 (P2), forêt régénérée naturellement sur type écologique MS12 (N1) et forêt régénérée naturellement sur type écologique MS22 (N2). La notion de type écologique est une nomenclature développée par la direction de la recherche forestière du gouvernement du Québec (Saucier, 2004). Le type écologique fait notamment référence à un degré de richesse édaphique et à certains regroupements floristiques qu'il héberge (Berger et Blouin, 2002). Le type écologique MS12 est associé, en l'absence d'aménagement forestier, au développement d'une sapinière à bouleau jaune. Le type écologique MS12 présente majoritairement une richesse relative élevée à très élevée (Berger et Blouin, 2002). Cette richesse relative, telle que définie par Berger et Blouin (2002), prend en compte plusieurs éléments : type d'humus, pH de l'humus, présence d'un drainage latéral, pente arrière et richesse spécifique de la flore. Quant à lui, le type écologique MS22 est associé au développement d'une sapinière à bouleau blanc en l'absence de perturbation et est majoritairement observé sur des sites de richesse relative moyenne à élevée. Les deux types écologiques à l'étude forment un continuum de richesse relative et de composition et ils se remplacent, au Bas-Saint-Laurent, selon la topographie, certains phénomènes climatiques et l'exposition de la pente (Bédard, 2002; Berger et Blouin, 2002). Par ailleurs, ils comptent parmi les types écologiques les plus fréquents au Bas-Saint-Laurent (Blouin et Berger, 2002).

Toutes les forêts régénérées naturellement (N1 et N2) étaient des sapinières, accompagnées principalement d'épinette blanche, d'épinette noire (*Picea mariana* (Miller) BSP.) et de bouleau à papier. Toutes les plantations (P1 et P2) étaient constituées d'épinette blanche, une essence indigène autrefois plus abondante au sein des forêts régionales, et qui a été récoltée de façon intensive au cours des deux derniers siècles (Boucher *et al.*, 2006; Dupuis *et al.*, 2011). Une certaine proportion régénérée naturellement de sapin baumier et

d'épinette noire se retrouvait dans les plantations. Plus de détails sur la composition des sites sont fournis dans le **tableau 1**.

Tous les sites sélectionnés étaient mésiques et situés à une altitude comparable (entre 300 et 430 m pour l'ensemble des sites). Les sites étaient situés majoritairement sur des loams sableux ou des sables loameux (un site seulement a été classé loam limoneux) avec une pierrosité modérée à forte.

Tous les sites sélectionnés étaient issus de coupe totale et ne présentaient aucun signe d'une utilisation agricole antérieure. D'ailleurs, les sites sont situés dans une région à vocation essentiellement forestière. Les sites étaient de jeunes peuplements équiens adéquatement régénérés, candidats (ou en voie de l'être) pour un traitement d'éclaircie commerciale.

La préparation de terrain des plantations a consisté d'abord en un scarifiage par sillons (TTS) sauf pour un site où l'écraseur Létourneau a été utilisé et un autre où une mise en andins a été effectuée. Le scarifiage par sillons (TTS) est considéré comme une préparation de terrain de faible intensité, tout comme celle de l'écraseur Létourneau (Haeussler *et al.*, 1999; White, 2004). La mise en andins est considérée comme une préparation de terrain d'intensité moyenne (White, 2004). L'application de phytocides, une pratique généralisée sur les terres publiques québécoises dans les années 1980, a ensuite été effectuée au sein des plantations (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, 2002). Trois plantations ont subi un dégagement mécanique en complément, probablement à la suite d'un épandage non concluant de phytocides. La variabilité dans la préparation de terrain des plantations ne semble pas résulter en une variabilité intra-traitement importante au niveau des paramètres environnementaux et de composition végétale (données non présentées). Les forêts régénérées naturellement ont toutes subies une éclaircie pré-commerciale. Des détails supplémentaires sur l'historique des sites sont fournis dans le **tableau 1**.

1.3.3 Échantillonnage

Relevés floristiques

Toutes les données ont été récoltées entre le début juillet et la fin août de 2009. La composition et la structure de la végétation sous-couvert ont été notées à l'aide de relevés linéaires (transects) de la végétation. Trois transects de 40 m ont été réalisés sur chaque peuplement. Les transects étaient séparés par une distance d'au-moins 10 m et étaient orientés dans une même direction choisie arbitrairement sur le terrain afin de couvrir le mieux possible le peuplement tout en évitant les effets de bordure. Dans tous les cas, l'échantillonnage débutait à au-moins 10 m du bord du peuplement afin d'éviter les effets de bordure.

Le long de chaque transect, 20 points d'échantillonnage circulaires de 15 cm de rayon ont été réalisés de façon systématique à tous les 2 m. Les espèces vasculaires dont le feuillage se trouvait à l'intérieur du point d'échantillonnage étaient notées et une valeur d'occurrence de 1 leur était attribuée. L'échantillonnage a été réalisé par strate verticale, d'une manière similaire à celle utilisée par Aubin *et al.* (2007 et 2008). Les strates échantillonnées étaient : 0-50 cm, 50-100 cm et 100-200 cm. Les espèces présentes dans un couloir de 2 m de chaque côté du transect (superficie totale échantillonnée de 160 m² par transect), mais ne se trouvant pas à l'intérieur des 20 points d'échantillonnage étaient identifiées et une valeur d'occurrence non cumulative de 0,5 leur était assignée. Toutes les espèces ligneuses possédant un DHP de moins de 5 cm et dont le feuillage rejoignait une hauteur inférieure à 2 m étaient incluses dans l'échantillonnage. La nomenclature utilisée est celle de Gleason et Cronquist (1991). Parce qu'ils ont fait l'objet d'un traitement taxonomique distinct en 2008 et 2009 (dans le cadre du chapitre 2), les genres *Salix*, *Prenanthes*, *Osmunda*, *Goodyera*, *Viola* et *Fragaria* n'ont pas été identifiés à l'espèce. Également, une partie des taxons au stade végétatif du genre *Carex* et de la famille des poacées n'ont pas pu être identifiés à l'espèce et ont été regroupés sous les appellations *Carex* spp. et *Poaceae* spp. L'ensemble des occurrences répertoriées fourni une estimation de l'abondance des espèces et c'est pourquoi le terme *abondance* sera préféré à celui

d'*occurrence* pour le reste du document. L'abondance relative d'une espèce (%) dans un peuplement est la somme de ses occurrences, divisée par la somme des occurrences totales de toutes les espèces. La structure verticale du sous-bois a été caractérisée par le calcul d'une abondance relative cumulée, c'est-à-dire l'abondance de toutes les espèces pour une strate donnée divisée par l'abondance de toutes les espèces pour l'ensemble des strates, multipliée par 100.

Tableau 1. Caractéristiques des sites à l'étude

| CODE | Origine | Type écologique | N échantillons | Historique des peuplements ¹ | Proportion (%) par essence | | | | % du sol occupé par différents substrats ⁵ | | | |
|------|-------------------------------|-----------------|----------------|---|--------------------------------|---------------|-----------------------|-------------------|---|----------|----------|--------|
| | | | | | Couvert forestier ² | | ligneuse ³ | | Richesse ⁴ | | | |
| N1 | Forêt régénérée naturellement | MS12 | 5 | âge moyen : 24 ans (±6) Régénérés naturellement après coupe totale Éclaircie pré-commerciale réalisée | HT: 10.72 (±2.86) | Sab: 78 (±20) | Cep: 2 (±4) | 33 | aig | 38 (±18) | dlgG | 4 (±3) |
| | | | | | ST: 23.78 (±9.85) | Epb: 9 (±21) | Epn: 1 (±1) | | mou | 19 (±18) | dlgP | 6 (±4) |
| | | | | | % fermeture : 64 (±23) | Bop: 8 (±8) | Pet: 0.4 (±1) | ldeci | 22 (±22) | min | 1 (±0.6) | |
| | | | | | | Err: 2 (±4) | Sal: 1 (±2) | | | | | |
| N2 | Forêt régénérée naturellement | MS22 | 5 | âge moyen : 28 ans (±10) Régénérés naturellement après coupe totale Éclaircie pré-commerciale réalisée | HT: 11.77 (±3.19) | Sab: 96 (±3) | Epn: 0.2 (±0.5) | 30 | aig | 34 (±12) | dlgG | 6 (±8) |
| | | | | | ST: 25.40 (±10.80) | Epb: 2 (±2) | | | mou | 30 (±4) | dlgP | 5 (±2) |
| | | | | | % fermeture : 63 (±29) | Bop: 2 (±2) | | ldeci | 16 (±10) | min | 0 (±0) | |
| P1 | Plantation | MS12 | 5 | âge moyen : 23 ans (±4) plantation réalisée après coupe totale. Préparation de terrain : sillons creusés par TTS, épandage de phytocides. Si épandage inefficace, dégagement mécanique a suivi. | HT: 9.62 (±0.86) | Epb: 77 (±18) | Boj: 0.2 (±1) | 48 * ¹ | aig | 58 (±11) | dlgG | 1 (±1) |
| | | | | | ST: 23.95 (±3.47) | Sab: 23 (±17) | Pet: 0.2 (±1) | | mou | 25 (±11) | dlgP | 1 (±1) |
| | | | | | % fermeture : 70 (±12) | Bop: 0.3 (±1) | | ldeci | 10 (±5) | min | 0 (±0) | |
| P2 | Plantation | MS22 | 5 | âge moyen : 27 (±1) Plantation réalisée après coupe totale. Préparation de terrain : sillons creusés par TTS,* épandage de phytocides. Si épandage inefficace, dégagement mécanique a suivi. | HT: 10.33 (±0.96) | Epb: 67 (±23) | Pet: 1 (±1) | 37 | aig | 52 (±17) | dlgG | 1 (±1) |
| | | | | | ST: 27.53 (±10.94) | Sab: 31 (±23) | Peb: 0.3 (±1) | | mou | 24 (±18) | dlgP | 2 (±2) |
| | | | | | % fermeture : 73 (±7) | Bop: 1 (±2) | | ldeci | 11 (±3) | min | 0 (±0) | |

Tous les chiffres en parenthèses représentent la valeur d'un écart-type par rapport à la moyenne présentée.

¹ Historique des peuplements : âge moyen du peuplement basée sur des carottes prises à hauteur de poitrine sur 3 arbres représentatifs de la strate dominante du peuplement

* Sauf pour deux plantations : une a été préparée à l'aide de l'écraseur Létourneau et l'autre a été préparée à l'aide d'une mise en andins.

² Couvert forestier : HT : hauteur maximale moyenne des arbres (m); ST : surface terrière moyenne (m²/ha); % fermeture : proportion (%) des points échantillonnés où le couvert était fermé (moins de 25% d'ouverture)

³ Proportion moyenne (%) occupée par les différentes essences ligneuses. Estimée à partir du nombre de tiges dénombrées dans des parcelles d'échantillonnage. Sab = *Abies balsamea* (L.) Mill., Epb = *Picea glauca* (Mill.) B.S.P., Bop = *Betula papyrifera* March., Err = *Acer rubrum* L., Cep = *Prunus pensylvanica* L.F., Epn = *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb., Pet = *Populus tremuloides* (Michx.) Sal = *Salix* sp. (L.)

⁴ Richesse : richesse spécifique moyenne de la flore vasculaire

* ¹ Significativement différente des autres richesses spécifiques au seuil de 0,05 après une ANOVA à 1 facteur suivie d'un test post-hoc de Tukey

⁵ Substrats : aig = aiguilles; mou = mousse; ldeci = litière décidue; dlgG = débris ligneux grossiers de plus de 10.1cm de dhp; dlgP = débris ligneux grossiers de moins de 10cm de dhp; min = sol minéral exposé

Variables environnementales

Juste au-dessus de chaque point d'échantillonnage, une estimation de l'ouverture de la canopée a été effectuée (correspondant environ à un cercle de 1 m de rayon au-dessus de l'observateur). Les qualificatifs employés étaient : canopée fermée (25 % et moins d'ouverture), canopée intermédiaire (entre 25 et 75% d'ouverture) et canopée ouverte (75% et plus d'ouverture). Une estimation du couvert des différents types de substrat au sol a été effectuée pour chaque point d'échantillonnage en utilisant les classes suivantes : aiguilles, litière décidue, mousse, sol minéral et débris ligneux grossier de petite (moins de 10 cm de DHP) et de grande taille (plus de 10,1 cm de DHP) (voir **tableau 1**).

1.3.4 Traits fonctionnels des espèces

L'information concernant les traits fonctionnels des espèces à l'étude a été obtenue à partir de la base de données TOPIQ-C (Aubin *et al.*, 2007), à l'aide de recherches supplémentaires dans la littérature scientifique et à l'aide de relevés sur le terrain. Les traits fonctionnels mesurés sur le terrain sont spécifiés dans le **tableau 2** et les méthodes ayant permis de les mesurer sur le terrain sont basées sur celles décrites par Aubin *et al.* (2007) et Cornelissen *et al.* (2003). Certains de ces éléments ne seraient pas considérés comme des traits fonctionnels au sens de Violle *et al.* (2007), qui ont effectué un travail d'uniformisation de plusieurs définitions encadrant l'écologie fonctionnelle. Un trait fonctionnel serait une caractéristique mesurable d'un individu qui a un impact indirect sur son fitness en modifiant l'effort de reproduction, la production nette de biomasse ou la probabilité de survie (Violle *et al.*, 2007). Cependant, par souci de concision et pour simplifier la lecture des résultats, toutes les caractéristiques documentées des espèces seront regroupées sous l'appellation de traits fonctionnels pour le reste du chapitre. L'ensemble des traits fonctionnels sélectionnés représentent les principaux traits nécessaires à la dispersion, à la germination et au maintien des individus sur un site donné (**voir tableau 2**).

1.3.5 Analyses statistiques

Analyse des traits fonctionnels

Afin de discerner les patrons de traits fonctionnels des différents types de sites à l'étude, une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur la matrice d'importance relative de chaque trait fonctionnel dans la communauté. Cette matrice, qui porte également le nom de « community-weighted-means » (CWM), utilise l'abondance relative des espèces portant chacun des traits à l'étude afin de la transposer en importance relative de chaque trait à l'échelle de la communauté (Lavorel *et al.*, 2008). Le CWM peut mesurer de façon adéquate un changement à la valeur moyenne d'un trait dans la communauté dans un contexte de perturbation naturelle ou anthropique (Ricotta et Moretti, 2011).

Analyse de composition

Afin de représenter la composition végétale des différents types de sites, une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur la matrice d'abondance relative des espèces. En préparation pour cette analyse, les espèces présentes dans un seul site ont été enlevées de la matrice d'abondance absolue afin de réduire les mentions d'espèces dues uniquement au hasard et la distorsion qui pourrait s'en suivre dans les analyses (Leps et Smilauer, 2003). Ensuite, une transformation de Hellinger sur ces données d'abondance a permis d'obtenir une matrice d'abondance relative transformée. Cette transformation permet d'outrepasser le problème récurrent dans les analyses multivariées voulant que la distance entre deux sites qui ne partagent aucune espèce puisse être plus petite que celle séparant deux sites qui partagent des espèces (Legendre et Gallagher, 2001).

Analyse de structure

La structure verticale de la communauté végétale a été analysée. La matrice d'abondance absolue des espèces a été séparée par strate de hauteur de la végétation et la proportion de l'abondance totale contenue dans chaque strate a été calculée (abondance

relative par strate). L'abondance relative par strate a ensuite été cumulée pour les cinq réplicats de chaque type de site. Pour comparer les patrons de stratification verticale entre les types de sites, un test non paramétrique de Friedman où les blocs aléatoires étaient les strates verticales a été effectué (Siegel et Castellan Jr., 1988). Le rang cumulatif de chaque type de site a été comparé à l'aide de la méthode de Nemenyi (1963).

La préparation des bases de données de traits fonctionnels et d'abondance des espèces en prévision des analyses multivariées a été effectuée sur le logiciel libre R 2.12.1 (R Development Core Team, 2012) et sur FileMakerPro 10.0V3 (Filemaker Inc., 2010). Les analyses multivariées et les tests non paramétriques ont été effectués à l'aide du logiciel XL-STAT 2010.6.02 (Addinsoft, 2011).

Tableau 2. Traits fonctionnels¹ des espèces tels que compilés à partir de la littérature et de travaux de terrain

| Trait | Code | Description |
|---|--------|--|
| Types biologiques de Raunkier | RA | mg: mega ou mesophanérophyte (bourgeon ≥8 m au-dessus du sol); mc: micro ou nanophanérophyte (bourgeon entre 25cm et 8m au-dessus du sol); ch: chamaephyte (herbacée ou arbuste, bourgeon entre 1mm et 25cm au-dessus du sol); h: hémicryptophyte (herbacée avec bourgeon à la surface du sol); g: géophyte (herbacée avec bourgeon souterrain) t: thérophyte (annuelle) |
| Hauteur | HEIGHT | variable quantitative, <i>pour les phanérophytes</i> : p: 60-3500cm; <i>pour les autres types biologiques</i> : 10-400cm |
| Cycle de vie | PER | 1: annuelle ou bisannuelle; 2: pérenne |
| Degré de clonalité* | CS | <i>Pour les phanérophytes</i> : pl: limité; pcc: compact (propagation végétative par rejet de souche ou rejet du collet racinaire seulement); pci: intermédiaire (peut inclure les formes précédentes et y ajoute le marcottage ainsi qu'une faible propagation horizontale par drageons ou rhizomes); pce: extensif (peu inclure les formes précédentes et y ajoute une propagation végétative horizontale évidente par drageons ou rhizomes). <i>Pour les autres types biologiques</i> : l: limité; cc: compact (poussant en touffes serrées à partir de bourgeons sur un rhizome ou organe de réserve, propagation végétative non-significative); ce: extensif (présentant une propagation végétative horizontale évidente, comprend les espèces qualifiées de "guerilla" ou "phalanx" dans d'autres classifications). |
| Structure foliaire | SFO | <i>Pour les phanérophytes</i> : m: tige érigée unique; mu: tiges multiples <i>Pour les autres types biologiques</i> : Sans tige : r: rosette; sr: semi-rosette; g: graminioïde; e: feuillage érigé Avec tige : el: tige feuillée érigée; de: tige décombante; um: tige en forme d'ombelle Tige sans feuillage : nl: mycohétérotrophe |
| Organe de réserve ² * | US | a: absent; p: présent |
| Phénologie de floraison | FPH | sp: printanière (printemps-début de l'été); su: tardive (milieu de l'été-automne) |
| Production de semences* | SP | <i>Pour les phanérophytes</i> : f: peu (moins de 999 semences par plant moyen); s: semi-abondant (1000 à 9999 semences par plant moyen); a: abondant (plus de 10000 semences par plant moyen) <i>Pour les autres types biologiques</i> : f: peu (moins de 60 semences par plant moyen); s: semi-abondant (60 à 1000 semences par plant moyen); a: abondant (plus de 1000 semences par plant moyen) |
| Taille des semences* | S_SIZE | variable quantitative: <0.1 mm - 13.3mm |
| Vecteur de dispersion des semences ³ | DI | w: vent (anémochorie); ai: ingestion par animaux (endozoochorie); ae: transport extérieur par animaux (épizoochorie) ex: ballastes ou décharge explosive (ballistichorie); an: insectes, surtout par les fourmis (myrmécochorie) |
| Banque de graines | SB | a: absente (viabilité d'au-plus 1 an dans le sol) sp: semi-persistante (viabilité de plus d'1 an dans le sol mais incertitude quant à la capacité d'accumuler une banque de graines au fil du temps) p: persistante (viabilité d'au-moins 5 ans dans le sol, entraînant la formation d'un leg biologique important dans le sol) s: tolérant à l'ombre; m: mi-tolérant; i: intolérant |
| Tolérance à l'ombre | LI | s: tolérant à l'ombre; m: mi-tolérant; i: intolérant |
| Statut | ST | i: indigène; t: exotique |

¹ Incluant les traits fonctionnels au sens de Violle *et al.*, 2007 ainsi que certaines caractéristiques d'intérêt écologique (ex : tolérance à l'ombre, statut...)

² Seules les espèces présentant un organe de réserve visuellement évident ont été retenues.

³ Pour le vecteur de dispersion des semences, une espèce peut être représentée dans plus d'une catégorie.

* Traits fonctionnels ayant été mesurés sur le terrain, au-moins pour une partie des espèces étudiées.

1.4 RESULTATS

1.4.1 Relation entre les traits fonctionnels de la végétation sous-couvert, l'origine et le type écologique

Les deux premiers axes de l'ACP illustrent la distribution des traits fonctionnels par rapport à leur importance relative au sein des différents sites représentant les deux conditions d'origine de peuplement et de type écologique (**Figure 1**). Les deux premiers axes de l'ACP permettent d'expliquer 55,26 % de la variance totale. L'axe F1, avec 39,50 % de la variance totale, représente un gradient séparant les plantations (à gauche) des forêts régénérées naturellement (à droite). L'intolérance à l'ombre (LI_i), la floraison tardive¹, un cycle de vie annuel ou bisannuel (PER_1), une clonalité extensive tant chez les phanérophytes (CS_Pce) que chez les herbacées (CS_ce) et la présence d'un organe de réserve (US) sont associés aux plantations. À l'opposé, la tolérance à l'ombre (LI_s), la floraison printanière (FPH_sp), un cycle de vie long (pérennant)², une clonalité compacte (CS_cc) et une clonalité intermédiaire chez les phanérophytes (CS_Pci) sont associés aux forêts régénérées naturellement. La production d'une quantité modérée (SP_s) ou importante (SP_a) de semences chez les non-phanérophytes, l'épizoochorie (DI_ae) de même que la persistance (SB_p) ou la semi-persistance de la banque de graines (SB_sp) sont associées aux plantations. À l'opposé, la production d'une grande quantité de semences chez les phanérophytes (SP_Pa) et l'absence de formation de banque de graines (SB_a) sont associées aux forêts régénérées naturellement. Les traits que sont une forte taille de semence (S_SIZE), l'anémochorie (DI_w) et la ballistichorie (DI_ex) sont quand-à-eux partiellement associés aux forêts régénérées naturellement. Les mégaphanérophytes (RA_mg) sont associées aux forêts régénérées naturellement alors que les microphanérophytes (RA_mc), les hémicryptophytes (RA_h) et les thérophytes (RA_t) sont

¹ Non affiché sur la PCA, vecteur diamétralement opposé à FPH_sp (floraison printanière)

² Non affiché dans la PCA, vecteur diamétralement opposé à PER_1 (cycle de vie annuel ou bisannuel)

associées aux plantations. Finalement, les grandes phanérophytes (HEIGHT_P) et les plantes mycohétérotrophes (SFO_nl) sont associées aux forêts régénérées naturellement alors que les grandes herbacées (HEIGHT) et les plantes à feuillage décumbant (SFO_de) sont associées aux plantations. Il est à noter qu'un site N1 se retrouve au sein des plantations, dans l'extrémité gauche de l'axe F1. Il s'agit du site N1 le plus jeune et le plus ouvert. L'axe F2, qui permet d'expliquer 15,76 % de la variance totale, distingue partiellement les sites P1 (en haut) des sites P2 (en bas). Les forêts régénérées naturellement ne semblent pas se répartir le long de cet axe. Les plantes au feuillage en rosette (SFO_r), les herbacées à clonalité limitée (CS_l), les phanérophytes à clonalité limitée (CS_Pl) et les plantes exotiques (ST_t) sont associées aux sites P1. Pour leur part, les géophytes (RA_g), les plantes à tige feuillée érigée (SFO_el), les plantes produisant peu de semences (SP_f) et les semences dispersées par les animaux après ingestion (DI_ai) sont partiellement associées aux sites P2. Les traits suivants sont également représentés dans l'ACP: la clonalité compacte chez les phanérophytes (CS_Pcc), la myrmécochorie (DI_an), la tolérance intermédiaire à l'ombre (LI_m), un feuillage en semi-rosette (SFO_sr), le type de Raunkier chamaéphyte (RA_ch), un feuillage en ombelle (SFO_um) et un feuillage érigé (SFO_e). Ces traits, en plus d'être faiblement associés à l'un ou l'autre des deux premiers axes, obtiennent leur plus forte association avec un autre axe expliquant moins de variance que les deux premiers (données non présentées).

1.4.2 Richesse spécifique de la végétation sous-couvert

Cent-neuf taxons ont été répertoriés sur l'ensemble des sites à l'étude. De ce nombre, 34 sont uniques aux plantations et deux sont uniques aux forêts régénérées naturellement (**annexe I**). Vingt-deux taxons sur les 34 uniques aux plantations n'ont été répertoriés que dans les sites P1. La richesse spécifique moyenne de la communauté végétale est globalement plus élevée en plantation qu'en forêt régénérée naturellement mais seuls les sites P1 sont significativement plus riches que les autres types de sites (ANOVA, $p < 0.05$, **Tableau 1**).

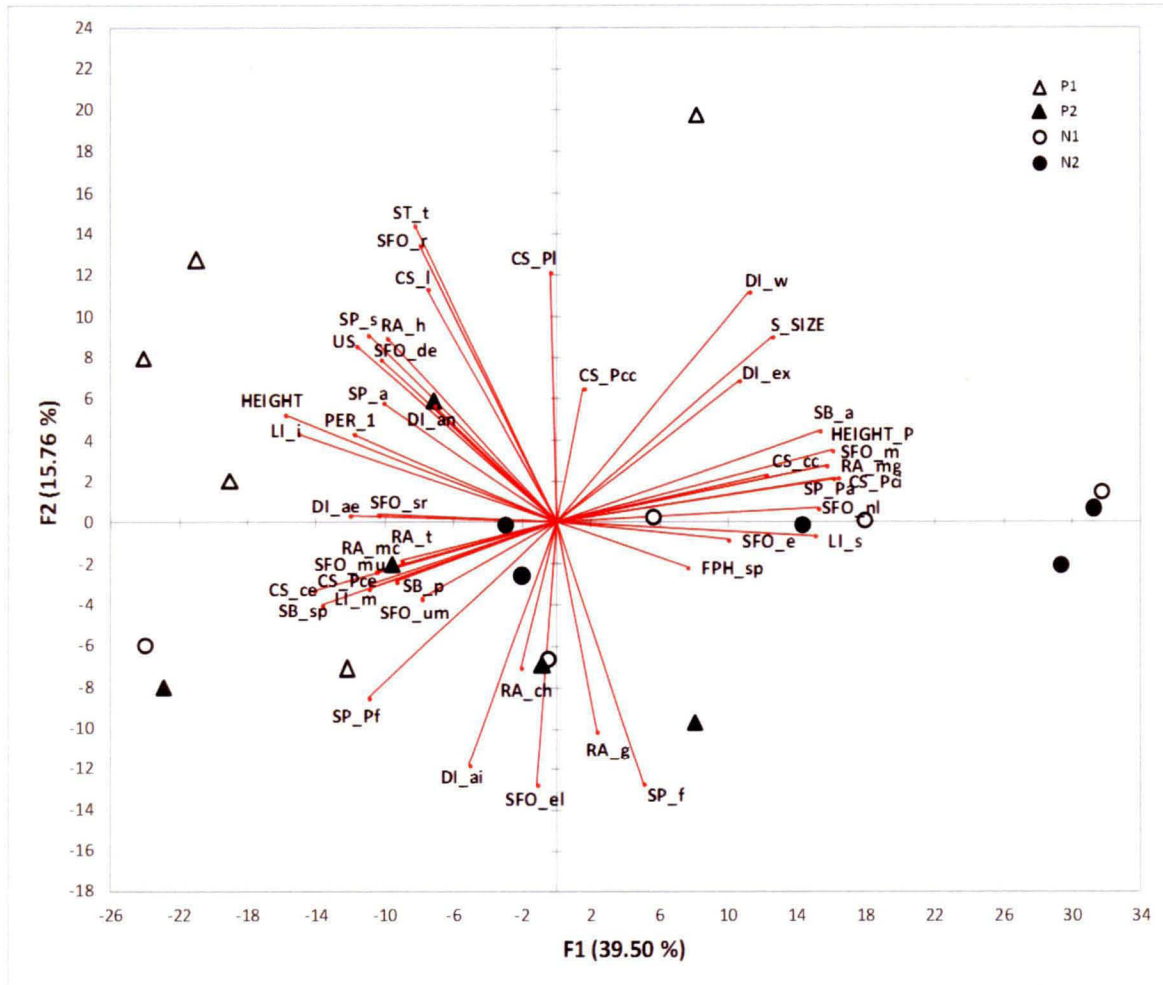


Figure 1. Représentation graphique des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice CWM des sites à l'étude ($n=5$ par type de site). P1 = plantation MS12; P2 = plantation MS22; N1 = forêt régénérée naturellement MS12; N2 = forêt régénérée naturellement MS22. La signification des acronymes de traits fonctionnels est présentée dans le **tableau 2**. Pour les traits binaires, un seul des deux états est représenté.

1.4.3 Relation entre la composition de la végétation sous-couvert, l'origine et le type écologique

Les deux premiers axes de l'ACP, qui représentent 31,12% de la variance totale, illustrent la distribution des principales espèces au sein des sites (**Figure 2**). La liste complète des acronymes représentés dans l'analyse et les noms scientifiques qui y réfèrent sont présentés en **annexe II**. Le premier axe (F1), qui permet d'expliquer 18,25% de la

variance totale, représente les sites N1 et N2 à l'extrémité gauche et les sites P1 à l'extrémité droite. Les sites P2 sont répartis entre ces deux pôles. *A. balsamea*, *Oxalis acetosella ssp. montana*, *Monotropa uniflora* et *Sorbus americana* sont principalement associées aux sites N1 et N2.

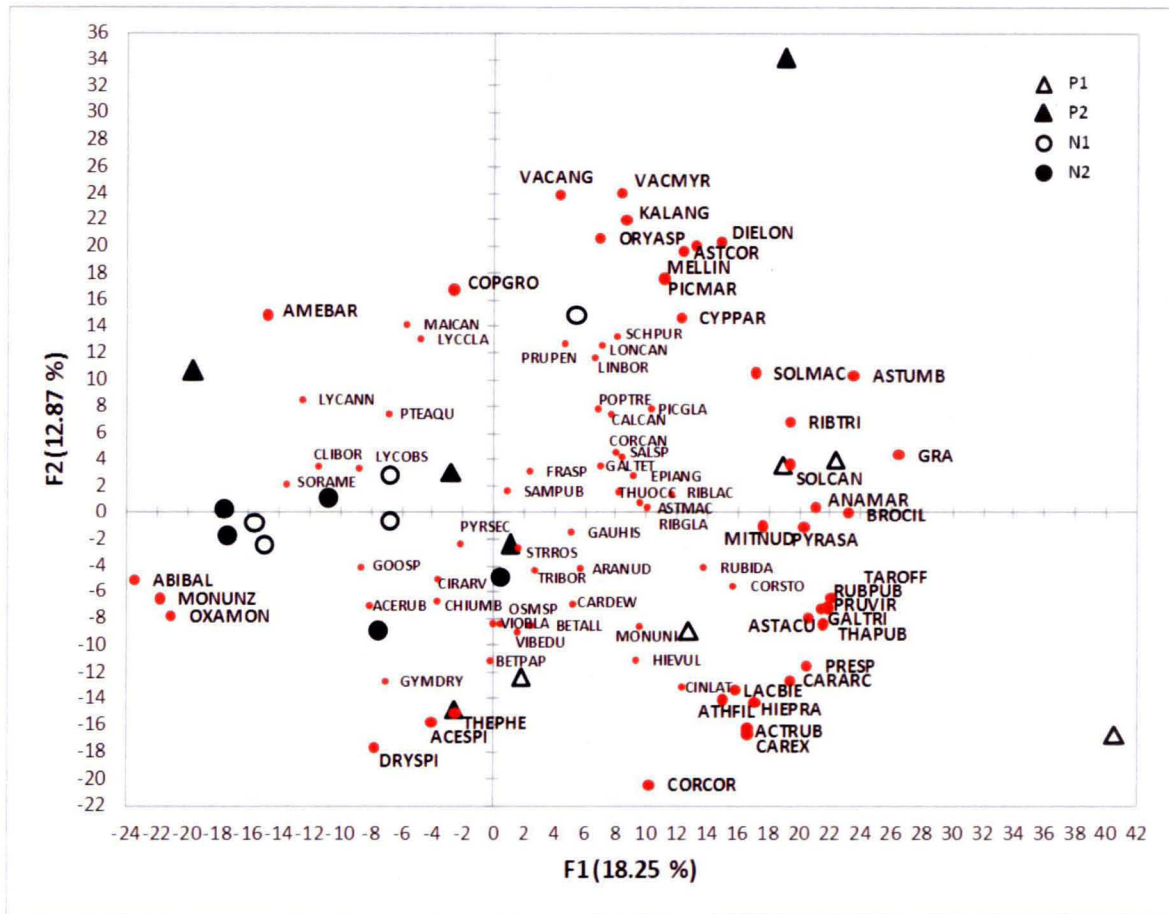


Figure 2. Représentation graphique des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice d'abondance relative de l'ensemble des espèces présentes dans les sites à l'étude ($n=5$ par type de site). P1 = plantation MS12; P2 = plantation MS22; N1 = forêt régénérée naturellement MS12; N2 = forêt régénérée naturellement MS22. Les espèces permettant d'expliquer plus de 2% de la variance d'un axe et qui obtenaient leur plus forte corrélation (cosinus) avec l'un des deux premiers axes ont vu leur taille de police augmentée. Les espèces rares (présentes dans seulement un site) ont été retirées avant l'analyse. La liste des noms scientifiques associés aux acronymes dans la présente ACP et ailleurs dans le texte est en **annexe II**.

À l'opposé, un grand nombre de taxons sont associées aux sites P1. Listés de façon non exhaustive, on y retrouve : *Solidago canadensis*, *S. macrophylla*, *Bromus ciliatus*, *Aster umbellatus*, *Taraxacum officinale*, *Anaphalis margaritacea*, *Hieracium pratense*, *Galium*

triflorum, *Prunus virginiana*, *Cornus stolonifera*, *Ribes triste* de même que *Poaceae* spp. Le deuxième axe (F2), qui permet d'expliquer 12,87% de la variance totale, semble représenter la variabilité intra-groupe au sein des sites P1 et P2, une variabilité qui est plus élevée que celle des sites N1 et N2. À cet effet, deux sites aux conditions édaphiques contrastées semblent posséder leur propre cortège floristique. Il s'agit premièrement d'une plantation P2 située dans le haut de l'axe et qui est associée à *Vaccinium angustifolium*, *V. myrtilloïdes*, *Kalmia angustifolia*, *Picea mariana* de même qu'à *A. cordifolius*. Cette plantation a vraisemblablement succédé à une pessière noire issue de feux, comme en témoignent les documents de la SOPFEU (Sébastien Dupuis, com. perso.) et la composition des peuplements matures adjacents à la plantation. Ceci expliquerait le caractère boréal et xérique de sa flore, ainsi que la présence de charbon de bois sur certains débris ligneux. Deuxièmement, il s'agit, au bas de l'axe, d'une plantation P1 à caractère hydrique qui présente les plus fortes abondances relatives de *Thalictrum pubescens*, *Carex arctata* et *Carex* spp. (données non présentées).

1.4.1 Structure des peuplements

Le patron de stratification verticale de la végétation ne varie pas de façon significative entre les types de sites (**Figure 3**), (test non paramétrique de Friedman, valeur de $P = 0.801$ au seuil de 0.05). Par contre, on peut noter une tendance à ce que les forêts régénérées naturellement aient une strate 100-200 cm plus importante que les plantations. Également, les plantations ont une strate 0-50 cm légèrement plus importante que les forêts régénérées naturellement.

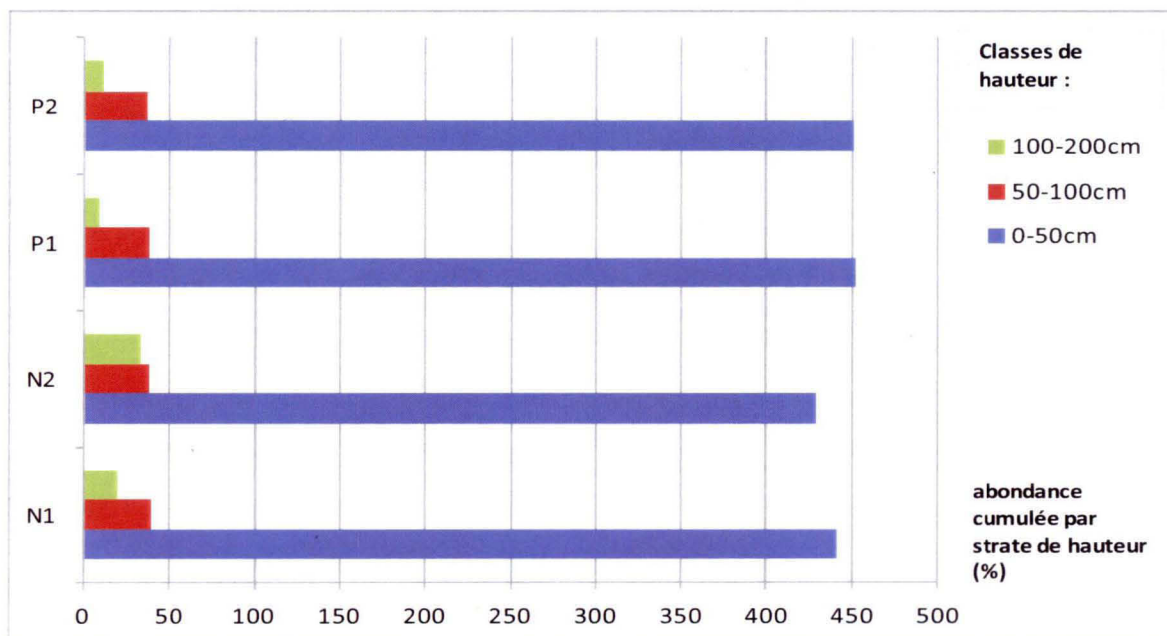


Figure 3. Structure de la végétation sous-couvert représentée par l'abondance cumulée (%) pour chaque strate de hauteur dans chacun des types de sites ($n=5$). N1 = forêt régénérée naturellement MS12; N2 = forêt régénérée naturellement MS22; P1 = plantation MS12; P2= plantation MS22. Les sites ne sont pas significativement différents au niveau de la structure globale de leur végétation sous-couvert (test non paramétrique de Friedman, valeur de $p=0.801$ au seuil de 0.05).

1.5 DISCUSSION

1.5.1 Effet de l'origine des sites

Nos résultats permettent de constater que l'origine des sites conserve un effet important sur la composition et les traits fonctionnels de la végétation sous-couvert plus de 20 ans après l'initiation des peuplements. Tout de suite après une perturbation sévère, le couvert de végétation occupant un site est fortement réduit, ce qui libère de l'espace pour la colonisation par de nouvelles propagules. La composition future de la communauté végétale peut être partiellement prédite à partir des traits fonctionnels des espèces du pool régional, qui doivent ensuite passer au-travers des filtres environnementaux opérants dans l'écosystème (Keddy, 1992; Lavorel *et al.*, 1997). Trois de ces filtres sont abordés dans la discussion afin d'expliquer les différences entre plantations et forêts régénérées naturellement.

Filtre de dispersion

La préparation de terrain inhérente aux plantations représente une perturbation non négligeable et additive à la coupe totale qui la précède dans un schéma typique d'aménagement forestier (Bergstedt *et al.*, 2008; Swift et Bell, 2011). Les structures aériennes et souterraines des plantes vivaces peuvent être brisées de façon partielle ou totale suite à la préparation de terrain, suivant le degré d'intensité du traitement (Halpern et Spies, 1995; Newmaster *et al.*, 2007). À très court terme, il en résulte une végétation résiduelle moins abondante en plantation qu'en forêt régénérée naturellement (Roberts et Zhu, 2002; Newmaster *et al.*, 2007). L'étalement par propagation végétative des plantes résiduelles est donc amoindri au profit de la dispersion des espèces propagées par graines à partir des communautés environnantes et de la germination de la banque de graines (Haeussler *et al.*, 2002; Roberts et Zhu, 2002). En effet, certains traits fonctionnels liés à la reproduction sexuée demeurent surreprésentés en plantation par rapport aux forêts régénérées naturellement, plus de 20 ans après la coupe initiale. Il s'agit de la capacité à produire une grande quantité de semences, de la capacité à créer une banque de graines

persistante ou semi-persistante et de la dispersion par épizoochorie. Ces différents traits assurent une colonisation rapide et efficace de nouveaux milieux perturbés (Matlack, 1994; McIntyre *et al.*, 1999; Miller *et al.*, 2002). *Poaceae* spp. et *Carex* spp. maintiennent des banques de graines semi-persistantes et certaines espèces en particulier (e.g. *B. ciliatus*, *C. arctata*) dispersent leurs semences par épizoochorie. Tous ces taxons sont associés aux plantations dans notre étude ainsi que dans d'autres études comparant plantations et forêts régénérées naturellement (Ramovs et Roberts, 2005; Aubin *et al.*, 2008). D'autres espèces associées aux plantations comme *A. umbellatus*, *S. canadensis* et *A. margaritacea* produisent d'importantes quantités de semences, ce qui facilite leur colonisation des milieux ouverts et perturbés (Medve, 1984).

Chez les forêts régénérées naturellement, qui subissent une perturbation initiale moins intensive que les plantations, une plus grande proportion de la végétation sous-couvert pré-traitement est maintenue dans les premières années post-coupe totale (Newmaster *et al.*, 2007). Les espèces à clonalité-extensive peuvent alors se propager rapidement (Hughes et Fahey, 1991; Roberts, 2004). Cependant, il est intéressant de noter que plusieurs plantes forestières sont autant abondantes en plantation qu'en forêt régénérée naturellement plus de 20 ans après traitement. Il s'agit de plantes forestières ubiquistes à propagation végétative extensive (ex. *Cornus canadensis*, *Maiënthemum canadense*, *Aralia nudicaulis*) (Carleton et Maycock, 1980). Leurs grandes capacités de propagation végétative peuvent leur permettre de regagner rapidement le terrain perdu suite à une perturbation aussi intensive que celle occasionnée par le feu (Ahlgren, 1960). Par contre, Newmaster *et al.* (2007) ont noté que l'abondance de *C. canadensis* et de *M. canadense* était négativement corrélée au pourcentage de sol minéral exposé et à la perturbation du sol en général cinq ans après une coupe totale en forêt mixte, ce qui laisse croire que passé un certain seuil de perturbation du sol, les organes de propagation végétative de ces herbacées deviennent vulnérables.

Certains traits fonctionnels de dispersion associés aux forêts régénérées naturellement témoignent de la moins grande nécessité, au sein de ces forêts, d'une colonisation par

graines provenant de sources externes. Ces traits sont : la production d'une quantité restreinte de semences, la ballistochorie, la clonalité compacte et l'absence de maintien d'une banque de graines. Ces traits sont typiques des plantes forestières d'intérieur (Matlack, 1994; Moola et Vasseur, 2008; Naaf et Wulf, 2011). Ces plantes ont souvent une croissance assez lente et sont généralement restreintes à des microsites aux conditions d'établissement et de croissance ne convenant pas à des espèces rudérales ou compétitrices (Aerts et Chapin III, 1999; Moola et Vasseur, 2008). Elles s'étendent donc lentement dans ces microsites et sont vulnérables à une augmentation marquée et soudaine de la disponibilité de la lumière et des nutriments car elles ne savent en tirer profit adéquatement, contrairement aux plantes compétitrices ou rudérales (Chapin III *et al.*, 1983; Aerts, 1995). De plus, si elles sont extirpées lors de la coupe ou de la préparation de terrain, leur dispersion limitée réduit leur capacité à recoloniser le site (Miller *et al.*, 2002; D'Amato *et al.*, 2009). *M. uniflora* et *O. acetosella* ssp. *Montana* sont deux exemples de plantes possédant en tout ou en partie ces traits et qui sont associées aux forêts régénérées naturellement dans notre étude. Elles sont considérées comme vulnérables à l'aménagement par coupe totale (Moola et Vasseur, 2008) mais leur situation pourrait être encore plus problématique en plantation (Haeussler *et al.*, 2002).

Filtre de germination

La préparation de terrain favorise l'exposition du sol minéral, l'augmentation de la température du sol et le cyclage accéléré des nutriments (Roberts et Zhu, 2002; Swift et Bell, 2011). Tous ces éléments mis ensemble favorisent la germination de la banque de graines et transforment le sol en un lit de germination propice pour des graines dispersées par le vent ou les animaux à partir de peuplements adjacents (Prévosto *et al.*, 2011; Wiensczyk *et al.*, 2011). La préparation de terrain, additionnée à un entretien plus intensif en plantation (par exemple l'emploi de phytocides), augmente la quantité de lumière disponible et la température du sol pour un laps de temps supérieur à la simple coupe totale (Wiensczyk *et al.*, 2011), ce qui pourrait favoriser la persistance des espèces rudérales. Ceci

pourrait expliquer leur présence relativement importante en plantation plus de 20 ans après l'initiation des peuplements.

Nos résultats suggèrent que la mycohétérotrophie est un trait associé aux forêts régénérées naturellement. La grande majorité des plantes mycohétérotrophes reçoivent leur carbone à partir d'une association tripartite avec un champignon mycorhizien et une autre plante-hôte (Leake, 2005). Elles sont donc complètement dépendantes de leurs hôtes mycorhiziens qui sont d'ailleurs la plupart du temps très spécifiques (comme chez *M. uniflora* (Bidartondo et Bruns, 2001)). Or, la cooccurrence d'un microsite adéquat contenant le bon hôte mycorhizien pourrait s'avérer rare après une coupe totale suivie d'une préparation de terrain. En effet, la coupe des arbres entraîne la mort graduelle du réseau mycélien mycorhizien à mesure que les racines meurent (Harvey *et al.*, 1986). L'épandage de phytocides en plantation limite l'occurrence de plantes ligneuses autres que l'essence plantée (Miller *et al.*, 1999; Wiensczyk *et al.*, 2011). Or, de façon générale, une moins grande diversité de plantes ligneuses pourrait nuire à la diversité du réseau mycélien (Ishida *et al.*, 2007; Karpati *et al.*, 2011; Lang *et al.*, 2011). Finalement, la préparation de terrain nuit au maintien du réseau mycélien résiduel car la densité d'ectomycorhizes est plus élevée dans l'horizon organique/humus et c'est précisément cette couche qui est déplacée ou brisée (Harvey *et al.*, 1986).

Filtre de compétition

La hauteur des plantes adultes est un trait corrélé à la compétitivité chez les herbacées (Gaudet et Keddy, 1988 ; Westoby, 1998). Or, nos résultats suggèrent que les non-phanérophytes sont d'une hauteur plus élevée en plantation qu'en forêt régénérée naturellement. Parmi les non-phanérophytes d'hauteur élevée en plantation, on compte principalement : *A. umbellatus*, *S. canadensis*, *S. macrophylla* et *Poaceae* spp. Ces plantes sont pour la plupart clonales-extensives et produisent de grandes quantités de semences. Elles se sont donc établies favorablement dans les premières années du peuplement et ont ensuite augmenté leur couvert par reproduction végétative. *S. canadensis* et quelques graminées communes dans nos sites d'étude (*Calamagrostis canadensis*, *Cinna latifolia*)

sont d'ailleurs réputées comme envahissantes après coupe et peuvent affecter la croissance des jeunes arbres (De Blois *et al.*, 2004; Bell *et al.*, 2011). Cependant, ces plantes sont intolérantes à l'ombre et leur dominance s'achève dès la fermeture de la canopée (De Grandpré *et al.*, 1993; Lieffers *et al.*, 1993; Lieffers et Stadt, 1994), comme en témoigne leur faible abondance actuelle par rapport aux herbacées forestières et aux arbustes (données non présentées).

Nos résultats suggèrent que les arbustes à clonalité extensive sont associés aux plantations. Pourtant, la coupe totale tendrait à favoriser les arbustes (Carleton et Maclellan, 1994; Royo et Carson, 2006) alors que la préparation de terrain qui précède les plantations en réduirait normalement l'abondance (Haeussler, 2004; Ramovs et Roberts, 2005; Prévosto *et al.*, 2011; Wiensczyk *et al.*, 2011). Par contre, les traits fonctionnels des principaux arbustes abondants en plantation dans notre étude (*R. triste*, *P. virginiana*, *Diervilla lonicera* et *C. stolonifera*) pourraient expliquer cette divergence de résultats. Ces espèces ont la particularité de produire des graines dispersées après ingestion par les animaux, ce qui représenterait le moyen de dispersion le plus efficace en milieu forestier (Matlack, 1994; Miller *et al.*, 2002). Aussi, elles maintiennent des banques de graines semi-persistantes ou persistantes dans le sol, ce qui leur permet de coloniser adéquatement les milieux perturbés. Finalement, tous ces arbustes sont mi-tolérants et ne sont pas considérés comme typiques de forêts mixtes matures (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Hart et Chen, 2006). Les arbustes plus typiques de vieilles forêts mixtes, qui profitent des petites trouées dans la canopée, (e.g *Acer spicatum*, *S. americana* (De Grandpré *et al.*, 1993; Aubin *et al.*, 2005; Reyes *et al.*, 2010)) ne sont pas associés aux plantations dans notre étude et dans celle de Ramovs et Roberts (2003).

1.5.2 Effet du type écologique

L'effet du type écologique sur les différents paramètres étudiés de la communauté végétale est limité. Le type écologique, en interaction avec l'origine des sites, influence

principalement la richesse spécifique et, dans une moindre mesure, la composition de la communauté végétale. Bien que le type écologique soit corrélé à la productivité sylvicole potentielle des sites au Québec (Belanger, 1995; Bédard, 2002; Fortin, 2005), il demeure que les deux types écologiques à l'étude forment un continuum étroit de conditions de sites et qu'un chevauchement, au niveau de leur productivité, est envisageable (Blouin et Berger, 2002). De surcroît, aucune mesure quantitative de la productivité des sites n'a été prise sur le terrain.

Si l'on accepte la prémisse que pour les sites à l'étude, ceux du type écologique MS12 sont plus productifs que ceux du type écologique MS22, on constate que les plantations plus productives (P1) présentent une richesse spécifique significativement plus élevée que les autres types de sites. Le type de préparation de terrain majoritairement employé sur nos plantations (création de sillons) ne semble pas dépasser le seuil de perturbation occasionnant une perte importante de taxons de la flore résiduelle pré-traitement (Haeussler *et al.*, 1999) même si certains taxons forestiers restent sensibles à toute forme de préparation de terrain (voir section 1.1.10). Une préparation de terrain modérée peut augmenter la diversité de niches écologiques disponibles et retarder le phénomène d'exclusion compétitive dans les premières années post-coupe (Haeussler *et al.*, 2002; Prévosto *et al.*, 2011; Guiasu et Guiasu, 2012). Lorsque l'exclusion compétitive est limitée, on observe généralement une augmentation de la richesse spécifique à mesure que l'on augmente la productivité d'un site (Chen *et al.*, 2004; Odion et Sarr, 2007; Bartels et Chen, 2010) car on peut alors augmenter considérablement le nombre d'espèces sans saturer le bassin de ressources disponibles (Chen et Taylor, 2012).

Les plantations plus productives se démarquent également avec leurs 22 taxons uniques contrairement aux cinq taxons uniques en plantation moins productive (P2), aux deux taxons uniques en forêt régénérée naturellement moins productive (N2) et à l'absence de taxons uniques en forêt régénérée naturellement productive (N1). La plupart des taxons uniques aux plantations plus productives sont des espèces rudérales (par exemple : *H. aurantiacum*, *S. arvense*, *Vicia cracca*) et des espèces préférant les sites à caractère

hydrique (par exemple : *Alnus incana*, *A. puniceus*, *Geum macrophyllum*). Or, les plantes rudérales sont reconnues pour performer mieux dans les sites productifs (Grime, 1977; Chapin III, 1980; Grime *et al.*, 1997). Combinée à la préparation de terrain inhérente aux plantations, déjà favorable aux plantes rudérales (voir section 1.1.10), il est possible que ces dernières aient profité de la productivité supérieure des sites P1 pour y maintenir une plus grande richesse spécifique. Les deux taxons uniques aux forêts régénérées naturellement peu productives (*Goodyera* spp. et *P. rubens*) sont réputés sensibles à l'aménagement forestier et sont typiques des forêts mixtes et résineuses âgées contenant beaucoup de débris ligneux grossiers (Ramovs et Roberts, 2003; Moola et Vasseur, 2008). Également, *M. uniflora* et *O. acetosella* ssp. *montana*, qui sont associés aux forêts régénérées naturellement en général, présentent les abondances relatives les plus élevées sur les sites peu productifs (données non présentées). Comme l'envahissement par les espèces rudérales et compétitives est moins aisé sur les sites peu productifs (Harvey *et al.*, 1995; Haeussler *et al.*, 1999), peut-être que les espèces tolérantes au stress (comme les quatre précédentes) réussissent plus facilement à éviter la compétition et à se maintenir sur ces sites, notamment lorsqu'on ne recourt pas à la préparation de terrain. Cependant, la faible abondance relative de ces quatre taxons permet difficilement de vérifier de façon quantitative cette hypothèse.

Nos résultats suggèrent que les plantes exotiques, les non-phanérophytes à clonalité limitée et les plantes à feuillage en rosette sont associées aux plantations plus productives. Ces traits sont caractéristiques d'espèces rudérales dans les études post-perturbation en écosystème forestier (Ramovs et Roberts, 2005; Aubin *et al.*, 2008; Prévosto *et al.*, 2011). Comme dans notre étude, Harvey *et al.* (1995) et Haeussler *et al.* (2002) ont observé que les rudérales exotiques étaient plus étroitement associées aux sites productifs. Basé sur la théorie de MacDougall *et al.* (2009), ces plantes ne peuvent être considérées comme envahissantes dans la situation actuelle car elles ont tendance à occuper des niches vacantes (milieux ouverts productifs et fortement perturbés) et ne sont véritablement compétitives que dans ces conditions, qui sont de courte durée après coupe. D'ailleurs, les plantes exotiques sont peu abondantes sur nos sites d'étude (maximum de 2.6 % de l'abondance

relative, données non présentées). Ramovs et Roberts (2005), Haeussler (2004) et Gachet *et al.* (2007) mentionnent également des abondances d'espèces exotiques minimales dans des plantations de type reforestation en forêt boréale ou mixte, assez âgées pour que leur couvert soit fermé. Les plantes rudérales exotiques sont représentées ici par des espèces comme *H. caespitosum*, *H. lachenalii*, *Sonchus arvensis* et *T. officinale*. Le fait que les sites à l'étude sont situés dans une matrice forestière éloignée des régions urbaines et agricoles favorise également la faible proportion d'espèces exotiques (Speziale et Ezcurra, 2011; Trammell et Carreiro, 2011).

1.5.3 Est-ce que la végétation sous-couvert des plantations convergera, à terme, vers celle des forêts régénérées naturellement ?

Notre étude indique des différences marquées dans la composition et les traits fonctionnels de la végétation sous-couvert des plantations et des forêts régénérées naturellement plus de 20 ans après coupe. Ces différences pourraient influencer la réponse à des perturbations futures et peut-être retarder la possibilité d'une convergence entre les deux types de forêts. Les plantations présentent une flore plus pionnière dans son ensemble, apte à répondre à des perturbations partielles comme l'éclaircie commerciale. Si des éclaircies étaient réalisées dans les plantations et que ces dernières entraînaient une scarification du sol, on pourrait assister à une recrudescence de la germination de la banque de graines d'espèces rudérales et à une recrudescence de la colonisation par les espèces rudérales dispersées par le vent et les animaux (Parker *et al.*, 2001; Ares *et al.*, 2010). Il est possible que la flore forestière sensible, déjà peu commune en plantation, soit encore affectée suite à la recrudescence de la compétition.

1.6 CONCLUSION

Les différences notables de composition et de traits fonctionnels de la végétation sous-couvert des forêts régénérées naturellement et des plantations d'une vingtaine d'années peuvent être expliquées à partir de l'intensité de l'aménagement ayant eu cours dans les premières années post-coupe. Ceci atteste de l'empreinte biologique non négligeable de l'aménagement des premières années en plantation, visible à long terme. La préparation de terrain semble avoir eu des effets importants sur la communauté végétale. Pourtant, nos plantations représentent le pôle d'aménagement extensif en plantation au niveau mondial (Hartley, 2002; Brockeroff *et al.*, 2008). Ces plantations présentent quand même un potentiel de conservation de la végétation sous-couvert forestière intéressant, car plusieurs espèces forestières y sont aussi abondantes qu'en forêt régénérée naturellement. Cependant, le contraste entre plantation et forêt régénérée naturellement ne risque pas de s'amenuiser, à l'échelle de l'Amérique du Nord, car la réalisation de plantations à rotation courte et aménagement intensif est de plus en plus répandue (Haynes, 2002; Hayes *et al.*, 2005; Messier *et al.*, 2009). Ces plantations présentent une toute autre réalité biologique que celles que nous avons étudiées ici et pourraient présenter une communauté végétale nettement plus éloignée de celle des forêts régénérées naturellement que ce que nous avons obtenu dans notre étude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Addinsoft (2011). XL-STAT logiciel de traitement statistique pour Microsoft EXCEL.
- Aerts, R. (1995). The advantages of being evergreen. Trends in Ecology and Evolution **10**(10): 402-407.
- Aerts, R. et F.S. Chapin III (1999). The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. Advances in Ecological Research. **30**: 1-67.
- Ahlgren, C.E. (1960). Some Effects of Fire on Reproduction and Growth of Vegetation in Northeastern Minnesota. Ecology **41**(3): 431-445.
- Ares, A., A.R. Neill et K.J. Puettmann (2010). Understory abundance, species diversity and functional attribute response to thinning in coniferous stands. Forest Ecology and Management **260**(7): 1104-1113.
- Aubin, I., S. Gachet, C. Messier et A. Bouchard (2007). How resilient are northern hardwood forests to human disturbance? An evaluation using a plant functional group approach. Ecoscience **14**(2): 259-271.
- Aubin, I., C. Messier et A. Bouchard (2008). Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? Biological Conservation **141**(10): 2461-2476.
- Aubin, I., C. Messier et D. Kneeshaw (2005). Population structure and growth acclimation of mountain maple along a successional gradient in the southern boreal forest. Ecoscience **12**(4): 540-548.
- Bartels, S.F. et H.Y.H. Chen (2010). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? Ecology **91**(7): 1931-1938.

- Bartemucci, P., C. Messier, et C. D. Canham. (2006). Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. Canadian Journal of Forest Research **36**(9): 2065–2079.
- Bédard, S. (2002). L'estimation du potentiel de croissance des stations forestières: exemple du sous-domaine de la sapinière à bouleau jaune de l'Est du Québec. Québec, Direction de la recherche forestière, Forêt Québec.
- Belanger, L. (1995). Balsam fir site indices in the subdomain ecology of the humid balsam fir-white birch. The Forestry Chronicle **71**(3): 317-325.
- Bell, F.W., M. Kershaw, I. Aubin, N. Thiffault, J. Dacosta et A. Wiensczyk (2011). Ecology and traits of plant species that compete with boreal and temperate forest conifers: An overview of available information and its use in forest management in Canada. The Forestry Chronicle **87**(2): 161-174.
- Bergstedt, J., M. Hagner et P. Milberg (2008). Effects on vegetation composition of a modified forest harvesting and propagation method compared with clear-cutting, scarification and planting. Applied Vegetation Science **11**(2): 159-168.
- Bidartondo, M.I. et T.D. Bruns (2001). Extreme specificity in epiparasitic *Monotropoideae* (*Ericaceae*): Widespread phylogenetic and geographical structure. Molecular Ecology **10**(9): 2285-2295.
- Biswas, S.R. et A.U. Mallik (2010). Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. Ecology **91**(1): 28-35.
- Blouin, J. et J.-P. Berger (2002). Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 4f - Collines des moyennes Appalaches. Ministère des Ressources naturelles du Québec; Forêt Québec; Direction des inventaires forestiers; Division de la classification écologique et productivité des stations. Québec: 176p.
- Boucher, Y., D. Arseneault et L. Sirois (2006). Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. Canadian Journal of Forest Research **36**(2): 505-517.

- Brockerhoff, E.G., H. Jactel, J.A. Parrotta, C.P. Quine et J. Sayer (2008). Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? Biodiversity and Conservation **17**(5): 925-951.
- Carleton, T.J. et P. Maclellan (1994). Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: a comparative survey in the central Canadian Boreal forest. Ecoscience **1**(2): 141-152.
- Carleton, T.J. et P.F. Maycock (1980). Vegetation of the Boreal Forests South of James Bay: Non-Centered Component Analysis of the Vascular Flora. Ecology **61**(5): 1199-1212.
- Carnus, J.M., J. Parrotta, E. Brockerhoff, M. Arbez, H. Jactel, A. Kremer, D. Lamb, K. O'Hara et B. Walters (2006). Planted forests and biodiversity. Journal of Forestry **104**(2): 65-77.
- Chapin III, F.S. (1980). The Mineral Nutrition of Wild Plants. Annual Review of Ecology and Systematics **11**(1): 233-260.
- Chapin III, F.S., P.R. Tryon et K. Van Cleve (1983). Influence of phosphorus on growth and biomass distribution of Alaskan taiga tree seedlings. Canadian journal of forest research **13**(6): 1092-1098.
- Chen, H.Y.H., S. Légaré et Y. Bergeron (2004). Variation of the understory composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northern British Columbia, Canada. Canadian Journal of Botany **82**(9): 1314-1323.
- Chen, H.Y.H. et A.R. Taylor (2012). A test of ecological succession hypotheses using 55-year time-series data for 361 boreal forest stands. Global Ecology and Biogeography **21**(4): 441-454.
- Conférence Régionale des ÉluEs du Bas-Saint-Laurent (2010). Plan régional de développement intégré des ressources et du territoire (PRDIRT). Rimouski, Québec: 284 p.

- D'Amato, A.W., D.A. Orwig et D.R. Foster (2009). Understory vegetation in old-growth and second-growth *Tsuga canadensis* forests in western Massachusetts. Forest Ecology and Management **257**(3): 1043-1052.
- De Blois, S., J. Brisson et A. Bouchard (2004). Herbaceous covers to control tree invasion in rights-of-way: Ecological concepts and applications. Environmental Management **33**(5): 606-619.
- De Grandpré, L., D. Gagnon et Y. Bergeron (1993). Changes in the Understory of Canadian Southern Boreal Forest after Fire. Journal of Vegetation Science **4**(6): 803-810.
- Dupuis, S., D. Arseneault et L. Sirois (2011). Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada. Journal of Vegetation Science **22**(3): 564-575.
- Ellis, C.J. (2012). Lichen epiphyte diversity : A species, community and trait-based review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **14**(2): 131-152.
- Environnement Canada (2009). DOI:
http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html
- FAO (2011). State of the world's forest: 2011, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Filemaker Inc. (2010). FileMakerPro 10.0V3.
- Fortin, M. (2005). Retrospective study of the diameter growth of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.) in mixed stands after a diameter limit cutting. The Forestry Chronicle **81**(6): 791-800.
- Fraterrigo, J.M. et J.A. Rusak (2008). Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. Ecology Letters **11**(1): 756-770.

- Gachet, S., A. Leduc, Y. Bergeron, T. Nguyen-Xuan et F. Tremblay (2007). Understory vegetation of boreal tree plantations: Differences in relation to previous land use and natural forests. Forest Ecology and Management **242**(1): 49-57.
- Gaudet, C.L. et P.A. Keddy (1988). A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. Nature **334**: 242-243.
- Gilliam, F.S. (2007). The ecological significance of the herbaceous Layer in temperate forest ecosystems. Bioscience **57**(10): 845-858.
- Gleason, H.A. et A. Cronquist (1991). Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. 2nd. ed., Bronx, N.Y. (USA), New York Botanical Garden. 910p.
- Graae, B.J. et P.B. Sunde (2000). The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. Ecography **23**(6): 720-731.
- Grime, J.P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. The American Naturalist **111**(982): 1169-1194.
- Grime, J.P., K. Thompson, R. Hunt, J.G. Hodgson, J.H.C. Cornelissen, I.H. Rorison, G.A.F. Hendry, T.W. Ashenden, A.P. Askew, S.R. Band, R.E. Booth, C.C. Bossard, B.D. Campbell, J.E.L. Cooper, A.W. Davison, P.L. Gupta, W. Hall, D.W. Hand, M.A. Hannah, S.H. Hillier, D.J. Hodgkinson, A. Jalili, Z. Liu, J.M.L. Mackey, N. Matthews, M.A. Mowforth, A.M. Neal, R.J. Reader, K. Reiling, W. Ross-Fraser, R.E. Spencer, F. Sutton, D.E. Tasker, P.C. Thorpe et J. Whitehouse (1997). Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. Oikos **79**(2): 259-281.
- Guiasu, R.C. et S. Guiasu (2012). The weighted Gini-Simpson index: Revitalizing an old index of biodiversity. International Journal of Ecology, Volume 2012.
- Grondin, P., J. Blouin et P. Racine (1998). Rapport de classification écologique : sapinière à bouleau jaune de l'Est. Rapport #RN99-3046. Ministère des Ressources naturelles du Québec; Direction des inventaires forestiers. Québec.

- Haeussler, S. (2004). Une approche écosystémique pour le maintien de la biodiversité végétale des tremblaies de la forêt boréale mixte. Thèse de doctorat en sciences de l'environnement, Université du Québec à Montréal: 196 p.
- Haeussler, S., L. Bedford, J.O. Boateng et A. MacKinnon (1999). Plant community responses to mechanical site preparation in northern interior British Columbia. Canadian journal of forest research **29**(7): 1084-1100.
- Haeussler, S., L. Bedford, A. Leduc, Y. Bergeron et J.M. Kranabetter (2002). Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest. Silva Fennica **36**(1): 307-327.
- Halpern, C.B. et T.A. Spies (1995). Plant Species Diversity in Natural and Managed Forests of the Pacific Northwest. Ecological Applications **5**(4): 913-934.
- Hart, S.A. et H.Y.H. Chen (2006). Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. Critical Reviews in Plant Sciences **25**(4): 381-397.
- Hartley, M.J. (2002). Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests, Forest Ecology and Management **155**: 81-95.
- Harvey, A.E., M.F. Jurgensen, M.J. Larsen et J.A. Schlieter (1986). Distribution of active ectomycorrhizal short roots in forest soils of the inland northwest: effects of site and distribution. Research paper INT-374. U.S. Department of Agriculture; Forest Service Intermountain Research Station. Ogden, UT, USA.
- Harvey, B.D., A. Leduc et Y. Bergeron (1995). Early postharvest succession in relation to site type in the southern boreal forest of Quebec. Canadian journal of forest research **25**(10): 1658-1672.
- Hayes, J.P., S.H. Schoenholtz, M.J. Hartley, G. Murphy, R.F. Powers, D. Berg et S.R. Radosevich (2005). Environmental consequences of intensively managed forest plantations in the Pacific Northwest. Journal of Forestry **103**(2): 83-87.
- Haynes, R.W. (2002). Forest management in the 21st century - Changing numbers, changing context. Journal of Forestry **100**(2): 38-43.

- Herault, B., O. Honnay et D. Thoen (2005). Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. Journal of Applied Ecology **42**(3): 536-545.
- Hughes, J.W. et T.J. Fahey (1991). Colonization Dynamics of Herbs and Shrubs in a Disturbed Northern Hardwood Forest. Journal of Ecology **79**(3): 605-616.
- Ishida, T.A., K. Nara et T. Hogetsu (2007). Host Effects on Ectomycorrhizal Fungal Communities: Insight from Eight Host Species in Mixed Conifer-Broadleaf Forests. New Phytologist **174**(2): 430-440.
- Karpati, A., S. Handel, J. Dighton et T. Horton (2011). *Quercus rubra*-associated ectomycorrhizal fungal communities of disturbed urban sites and mature forests. Mycorrhiza **21**(6): 537-547.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. Journal of Vegetation Science **3**(2): 157-164.
- Landres, P.B., J. Verner et J.W. Thomas (1988). Ecological Uses of Vertebrate Indicator Species: A Critique. Conservation Biology **2**(4): 316-328.
- Lang, C., J. Seven et A. Polle (2011). Host preferences and differential contributions of deciduous tree species shape mycorrhizal species richness in a mixed Central European forest. Mycorrhiza **21**(4): 297-308.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N.S.G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quétier, A. Thébault et A. Bonis (2008). Assessing functional diversity in the field - Methodology matters! Functional Ecology **22**(1): 134-147.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg et T.D.A. Forbes (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends in Ecology & Evolution **12**(12): 474-478.
- Leake, J.R. (2005). Plants parasitic on fungi: unearthing the fungi in myco-heterotrophs and debunking the 'saprophytic' plant myth. Mycologist **19**(3): 113-122.

- Légaré, S., Y. Bergeron, A. Leduc, et D. Paré. (2001). Comparison of the understory composition in boreal forest types of southwest Quebec. Canadian Journal of Botany **79**(9): 1019–1027.
- Legendre, P. et E. Gallagher (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia **129**(2): 271-280.
- Leps, J. et P. Smilauer (2003). Multivariate Analysis of Ecological Data Using Canoco, Cambridge University Press, 269p.
- Lieffers, V.I., S.E. Macdonald et E.H. Hogg (1993). Ecology of and control strategies for *Calamagrostis canadensis* in boreal forest sites, Canadian Journal of Forest Research **23**: 2070-2077.
- Lieffers, V.J. et K.J. Stadt (1994). Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis* and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. Canadian Journal of Forest Research **24**(6): 1193-1198.
- MacDougall, A.S., B. Gilbert et J.M. Levine (2009). Plant invasions and the niche. Journal of Ecology **97**(4): 609-615.
- Maine Forest Service (2010). Maine's Statewide forest assessment and strategy. Department of conservation. Augusta, Maine: 229 p.
- Matlack, G.R. (1994). Plant Species Migration in a Mixed-History Forest Landscape in Eastern North America. Ecology **75**(5): 1491-1502.
- McIntyre, S., S. Lavorel, J. Landsberg et T.D.A. Forbes (1999). Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits, Journal of Vegetation Science **10**(5): 621-630.
- Medve, R.J. (1984). The Mycorrhizae of Pioneer Species in Disturbed Ecosystems in Western Pennsylvania. American Journal of Botany **71**(6): 787-794.
- Messier, C., R. Tittler, D.D. Kneeshaw, N. Gélinas, A. Paquette, K. Berninger, H. Rheault, P. Meek et N. Beaulieu (2009). TRIAD zoning in Quebec: Experiences and results after 5 years. Forestry Chronicle **85**(6): 885-896.

- Miller, J.H., R.S. Boyd et M.B. Edwards (1999). Floristic diversity, stand structure, and composition 11 years after herbicide site preparation. Canadian Journal of Forest Research **29**(7): 1073-1083.
- Miller, T.F., D.J. Mladenoff et M.K. Clayton (2002). Old-growth northern hardwood forests: Spatial autocorrelation and patterns of understory vegetation. Ecological Monographs **72**(4): 487-503.
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (2002). L'élimination des phytocides chimiques dans les forêts du Québec : une première au Canada. Info-Forêt, Numéro 74, Juin 2002.
- Moola, F.M. et L. Vasseur (2008). The maintenance of understory residual flora with even-aged forest management: A review of temperate forests in northeastern North America. Environmental Reviews **16**: 141-155.
- Naaf, T. et M. Wulf (2011). Traits of winner and loser species indicate drivers of herb layer changes over two decades in forests of NW Germany. Journal of Vegetation Science **22**(3): 516-527.
- Natural Resources Canada (2011). The state of Canada's forests : 2011, annual report, Statistical data. Canadian Forest Service: 47p.
- Nemenyi, P. (1963). Distribution-free multiple comparisons. Ph.D. dissertation, Princeton, 127p.
- Newmaster, S.G., W.C. Parker, F.W. Bell et J.M. Paterson (2007). Effects of forest floor disturbances by mechanical site preparation on floristic diversity in a central Ontario clearcut. Forest Ecology and Management **246**(2-3): 196-207.
- Nilsson, M.C. et D.A. Wardle (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest. Frontiers in Ecology and the Environment **3**(8): 421-428.
- Noss, R.F. (1990). Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. Conservation Biology **4**(4): 355-364.

- Observatoire de la Foresterie du Bas-Saint-Laurent (2007). Habitats et biodiversité au Bas-Saint-Laurent : Analyses et réflexions. 12p.
- Odion, D.C. et D.A. Sarr (2007). Managing disturbance regimes to maintain biological diversity in forested ecosystems of the Pacific Northwest. Forest Ecology and Management **246**: 57-65.
- Osem, Y., E. Zangy, E. Bney-Moshe et Y. Moshe (2011). Understory woody vegetation in manmade Mediterranean pine forests: variation in community structure along a rainfall gradient. European Journal of Forest Research **131**(3): 693-704.
- Parent, B. (2010). Ressources et industries forestières, portrait statistique édition 2010. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec; Direction du développement de l'industrie des produits forestiers.
- Parker, W.C., K.A. Elliott, D.C. Dey, E. Boysen et S.G. Newmaster (2001). Managing succession in conifer plantations: converting young red pine (*Pinus resinosa* Ait.) plantations to native forest types by thinning and underplanting. The Forestry Chronicle **77**(4): 721-734.
- Prévosto, B., A. Bousquet-Mélou, C. Ripert et C. Fernandez (2011). Effects of different site preparation treatments on species diversity, composition, and plant traits in *Pinus halepensis* woodlands. Plant Ecology **212**(4): 627-638.
- R Development Core Team (2012) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Wien, URL <http://www.Rproject.org>
- Ramovs, B.V. et M.R. Roberts (2003). Understory vegetation and environment responses to tillage, forest harvesting, and conifer plantation development. Ecological Applications **13**(6): 1682-1700.
- Ramovs, B.V. et M.R. Roberts (2005). Response of plant functional groups within plantations and naturally regenerated forests in southern New Brunswick, Canada. Canadian Journal of Forest Research **35**(6): 1261-1276.

- Reyes, G.P., D. Kneeshaw, L. De Grandpré et A. Leduc (2010). Changes in woody vegetation abundance and diversity after natural disturbances causing different levels of mortality. Journal of Vegetation Science **21**(2): 406-417.
- Ricotta, C. et M. Moretti (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. Oecologia **167**(1): 181-188.
- Roberts, M.R. (2004). Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. Canadian Journal of Botany **82**(9): 1273-1283.
- Roberts, M.R. et L.X. Zhu (2002). Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous-deciduous forest in New Brunswick, Canada. Forest Ecology and Management **155**: 17-31
- Robitaille, A. et J.-P. Saucier (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Sainte-Foy, Québec, Les Publications du Québec: 213p.
- Royo, A.A. et W.P. Carson (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. Canadian Journal of Forest Research **36**(6): 1345-1362.
- Saucier, J.-P. (2004). L'information écologique pour la gestion durable des forêts au Québec. Le Naturaliste Canadien **128**(2): 85-91.
- Siegel, S. et N.J. Castellan Jr. (1988). Nonparametric statistics for the behavioral sciences, second ed. New York, McGraw-Hill, 399p.
- Speziale, K.L. et C. Ezcurra (2011). Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. Journal of Arid Environments **75**(10): 890-897.
- Swift, K.I. et F.W. Bell (2011). What are the environmental consequences of using silviculturally effective forest vegetation management treatments? The Forestry Chronicle **87**(2): 201-216.
- Thomas, W.A. (1972). Indicators of environmental quality. New York, Plenum Press: 275 p.

- Trammell, T.L.E. et M.M. Carreiro (2011). Vegetation composition and structure of woody plant communities along urban interstate corridors in Louisville, KY, U.S.A. Urban Ecosystems **14**(3): 1-24.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil **199**(2): 213-227.
- White, R.G. (2004). Mechanical site preparation and vegetation management. Northwest Sci. & Info. Technical Note TN-47, . In Vegetation Management Alternatives - A Guide to Opportunities. Ontario Ministry of Natural Resources. Thunder Bay, Ontario: 20p.
- Wiensczyk, A., K. Swift, A. Morneault, N. Thiffault, K. Szuba et F.W. Bell (2011). An overview of the efficacy of vegetation management alternatives for conifer regeneration in boreal forests. The Forestry Chronicle **87**(2): 175-200.

ANNEXE I

Espèces uniques aux différents types de site à l'étude

| Nom scientifique ¹ | Unique aux plantations ² | Unique aux forêts régénérées naturellement ³ |
|--|-------------------------------------|---|
| <i>Acer pensylvanicum</i> L. | 1 | |
| <i>Acer sacharum</i> Marshall. | 2 | |
| <i>Achillea millefolium</i> L. | 1 | |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L. | 1 | |
| <i>Agrostis capillaris</i> L. | 1 | |
| <i>Alnus incana</i> (L.) Moench. | 1 | |
| <i>Aralia hispida</i> Vent. | 1 | |
| <i>Aster acuminatus</i> Michx. | 1 | |
| <i>Aster cordifolius</i> L. | X | |
| <i>Aster umbellatus</i> Miller. | X | |
| <i>Bromus ciliatus</i> L. | X | |
| <i>Carex arctata</i> W. Booth. | 1 | |
| <i>Cypripedium calceolus</i> L. | X | |
| <i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray. | 1 | |
| <i>Epilobium glandulosum</i> L. | 1 | |

| | | |
|--|---|---|
| <i>Epigaea repens</i> L. | 2 | |
| <i>Fragaria</i> spp. L. | 2 | |
| <i>Geum macrophyllum</i> Willd. | 1 | |
| <i>Goodyera</i> spp. R. BR. | | 2 |
| <i>Hieracium aurantiacum</i> L. | 1 | |
| <i>Kalmia angustifolia</i> L. | 2 | |
| <i>Melampyrum lineare</i> Desr. | X | |
| <i>Picea rubens</i> Sarg. | | 2 |
| <i>Potentilla norvegica</i> L. | 1 | |
| <i>Prunus virginiana</i> L. | 1 | |
| <i>Pyrola asarifolia</i> Michx. | 1 | |
| <i>Pyrola elliptica</i> Nutt. | 1 | |
| <i>Pyrola minor</i> L. | 1 | |
| <i>Solidago canadensis</i> L. | X | |
| <i>Solidago rugosa</i> Miller. | 1 | |
| <i>Sonchus arvensis</i> L. | 1 | |
| <i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC. | 1 | |
| <i>Thalictrum pubescens</i> Pursh. | 1 | |
| <i>Trillium cernuum</i> L. | X | |

| | | | | |
|---|---------|--------|--------|--------|
| <i>Viburnum nudum</i> L. ssp. <i>cassinoides</i> (L.) T & G. | 2 | | | |
| <i>Vicia cracca</i> L. | 1 | | | |
| Total espèces uniques | P1 : 22 | P2 : 5 | N1 : 0 | N2 : 2 |

1. La nomenclature est basée sur Gleason et Cronquist (1991).
2. « X » signifie que l'espèce est unique aux plantations, « 1 » signifie que l'espèce est unique aux plantations MS12, « 2 » signifie que l'espèce est unique aux plantations MS22.
3. « 2 » signifie que l'espèce est unique aux forêts régénérées naturellement MS22.

ANNEXE II

Noms scientifiques des acronymes utilisés dans la figure 2

| Nom scientifique ¹ | Acronyme | Nom scientifique | Acronyme |
|---|----------|---|----------|
| <i>Abies balsamea</i> (L.) Miller. | ABIBAL | <i>Lonicera canadensis</i> Marshall. | LONCAN |
| <i>Acer rubrum</i> L. | ACERUB | <i>Lycopodium annotinum</i> L. | LYCANN |
| <i>Acer spicatum</i> Lam. | ACESPI | <i>Lycopodium clavatum</i> L. | LYCCLA |
| <i>Actaea rubra</i> (Aiton) Willd. | ACTRUB | <i>Lycopodium obscurum</i> L. | LYCOBS |
| <i>Amelanchier bartramiana</i> (Tausch) Roemer. | AMEBAR | <i>Maïenthemum canadense</i> Desf. | MAICAN |
| <i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Benth & Hook. | ANAMAR | <i>Melampyrum lineare</i> Desr. | MELLIN |
| <i>Aralia nudicaulis</i> L. | ARANUD | <i>Mitella nuda</i> L. | MITNUD |
| <i>Aster acuminatus</i> Michx. | ASTACU | <i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray. | MONUNI |
| <i>Aster cordifolius</i> L. | ASTCOR | <i>Monotropa uniflora</i> L. | MONUNZ |
| <i>Aster macrophyllus</i> L. | ASTMAC | <i>Oryzopsis asperifolia</i> Michx. | ORYASP |
| <i>Aster umbellatus</i> Miller. | ASTUMB | <i>Osmunda</i> spp. L. | OSMSP |
| <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth. | ATHFIL | <i>Oxalis acetosella</i> L. ssp. <i>Montana</i> (Raf.) Hultén. | OXAMON |

| | | | |
|---|--------|--|--------|
| <i>Betula alleghaniensis</i> Britton. | BETALL | <i>Picea glauca</i> (Moench) Voss. | PICGLA |
| <i>Betula papyrifera</i> Marshall. | BETPAP | <i>Picea mariana</i> (Miller) BSP. | PICMAR |
| <i>Bromus ciliatus</i> L. | BROCIL | <i>Populus tremuloides</i> Michx. | POPTRE |
| <i>Calamagrostis canadensis</i> (Michx.) P. Beauv. | CALCAN | <i>Prenanthes</i> spp. L. | PRESP |
| <i>Carex arctata</i> (W. Boott. | CARARC | <i>Prunus pensylvanica</i> L.f. | PRUPEN |
| <i>Carex deweyana</i> Schwein. | CARDEW | <i>Prunus virginiana</i> L. | PRUVIR |
| <i>Carex</i> spp. L. | CAREX | <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn. | PTEAQU |
| <i>Chimaphila umbellata</i> (L.) Barton. | CHIUMB | <i>Pyrola asarifolia</i> Michx. | PYRASA |
| <i>Cinna latifolia</i> (Trevir.) Griseb. | CINLAT | <i>Pyrola secunda</i> L. | PYRSEC |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. | CIRARV | <i>Ribes glandulosum</i> Grauer. | RIBGLA |
| <i>Clintonia borealis</i> (Aiton) Raf. | CLIBOR | <i>Ribes lacustre</i> (Pers.) Poiret. | RIBLAC |
| <i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisb. | COPGRO | <i>Ribes triste</i> Pallas. | RIBTRI |
| <i>Cornus canadensis</i> L. | CORCAN | <i>Rubus idaeus</i> L. | RUBIDA |
| <i>Cornus sericea</i> L. | CORSTO | <i>Rubus pubescens</i> Raf. | RUBPUB |
| <i>Corylus cornuta</i> Marshall. | CORCOR | <i>Salix</i> spp. L. | SALSP |

| | | | |
|---|--------|--|--------|
| <i>Cypripedium calceolus</i> L. | CYPPAR | <i>Sambucus racemosa</i> L. | SAMPUB |
| <i>Diervilla lonicera</i> Miller. | DIELON | <i>Schizachne purpurascens</i> (Torr.) Swallen. | SCHPUR |
| <i>Dryopteris Spinulosa</i> (O.F.Muell.) Watt. | DRYSPI | <i>Solidago canadensis</i> L. | SOLCAN |
| <i>Epilobium angustifolium</i> L. | EPIANG | <i>Solidago macrophylla</i> Pursh. | SOLMAC |
| <i>Fragaria</i> spp. L. | FRASP | <i>Sorbus americana</i> Marshall. | SORAME |
| <i>Galeopsis tetrahit</i> L. | GALTET | <i>Streptopus roseus</i> Michx. | STRROS |
| <i>Galium triflorum</i> Michx. | GALTRI | <i>Taraxacum officinale</i> Weber ex Wiggers. | TAROFF |
| <i>Gaultheria hispidula</i> (L.) Muhl. | GAUHIS | <i>Thalictrum pubescens</i> Pursh. | THAPUB |
| <i>Goodyera</i> spp. R. Br. | GOOSP | <i>Thelypteris phegopteris</i> (L.) Slosson. | THEPHE |
| <i>Poaceae</i> spp. | GRA | <i>Thuja occidentalis</i> L. | THUOCC |
| <i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman. | GYMDRY | <i>Trientalis borealis</i> Raf. | TRIBOR |
| <i>Hieracium caespitosum</i> Dumort. | HIEPRA | <i>Vaccinium</i> <i>angustifolium</i> Aiton. | VACANG |
| <i>Hieracium lachenalii</i> C. Gmelin. | HIEVUL | <i>Vaccinium myrtilloides</i> Michx. | VACMYR |

| | | | |
|--|--------|--|--------|
| <i>Kalmia angustifolia</i> L. | KALANG | <i>Viburnum edule</i> (Michx.) Raf. | VIBEDU |
| <i>Lactuca biennis</i> (Moench) Fern. | LACBIE | <i>Viola</i> spp. L. | VIOBLA |
| <i>Linnaea borealis</i> L. | LINBOR | | |

1. La nomenclature est basée sur Gleason et Cronquist (1991).

CHAPITRE 2
RÉPONSE À COURT TERME DE LA VÉGÉTATION SOUS-COUVERT
SUITE À UN TRAITEMENT D'ÉCLAIRCIE COMMERCIALE À
RÉTENTION VARIABLE

2.1 RESUME EN FRANÇAIS DU DEUXIEME ARTICLE

La phase d'exclusion compétitive est une phase typique de la succession forestière dans laquelle la diversité et l'abondance de la végétation sous-couvert (VSC) sont réduites à leur minimum. L'éclaircie commerciale, en réduisant la densité des peuplements, pourrait contribuer à augmenter la diversité et l'abondance de la VSC. Aucune étude n'a été réalisée à ce jour à-propos de la réponse de la VSC suite à l'éclaircie commerciale dans les forêts boréales du nord-est de l'Amérique du Nord. L'objectif principal de ce chapitre était donc de mesurer la réponse à court terme (deux ans après traitement) de la VSC suite à un de 12 traitements d'éclaircie commerciale. Les traitements comprenaient quatre types d'éclaircie (par le bas, par le haut 50 arbres élités/ha, par le haut 100 arbres élités/ha, témoin) et trois types de trouées (0.01 ha, 0.05 ha, témoin). Chaque traitement a été répliqué quatre ou cinq fois au sein de chacun des quatre peuplements à l'étude. Ces peuplements présentaient l'une des quatre combinaisons d'origine (plantation, forêt régénérée naturellement) et de type écologique (MS12 et MS22) présentées au chapitre 1. Deux ans après traitement, la réponse de la VSC est limitée aux traitements à trouée et cette réponse est plus importante dans les traitements présentant une trouée de 0.05 ha. Dans ces traitements, l'abondance relative des espèces rudérales augmente alors que celle de certaines espèces forestières réputées sensibles à l'aménagement forestier (*Oxalis acetosella* ssp. *montana* et *Monotropa*

uniflora) diminue. Somme toute, la diversité telle que mesurée par l'indice de Simpson et par l'indice de RAO est augmentée dans les traitements à trouée de 0.05 ha à cause d'une plus grande cohabitation entre espèces rudérales et espèces forestières généralistes. L'effet de l'origine des sites se traduit par une plus forte augmentation de l'abondance relative des plantes exotiques dans les traitements à trouée de 0.05 ha en plantation qu'en forêt régénérée naturellement. Le type écologique interagit avec l'origine des sites de telle sorte que la plantation MS12 à l'étude présentait une richesse spécifique et une valeur d'indice de Simpson plus élevée que les autres sites. Somme toute, l'éclaircie commerciale semble augmenter la diversité et l'abondance de la VSC à court terme, mais seulement dans les traitements avec trouée. La réponse à moyen et long terme de la VSC au sein des différents traitements est discutée, de même que les implications d'une application généralisée de l'éclaircie commerciale comme perturbation génératrice de diversité.

Le présent chapitre ne sera pas soumis pour publication. Il s'agit d'un rapport d'étude de quatre dispositifs expérimentaux, lesquels continueront à être suivis au cours des prochaines années. Ce chapitre se veut donc plus inclusif en termes de résultats et d'éléments de discussion présentés et la méthode y est également présentée de façon plus détaillée que lorsque l'objectif est la publication scientifique. J'ai tout de même utilisé les normes de rédaction du périodique scientifique *Forest Ecology and Management*, qui suggèrent un maximum de 400 mots pour le résumé.

2.2 INTRODUCTION

La végétation sous-couvert constitue une composante importante de la biodiversité des forêts boréales. Elle présente une richesse spécifique (Messier *et al.*, 1998; Yang *et al.*, 2011) et une diversité fonctionnelle (Ramovs et Roberts, 2005; Gachet *et al.*, 2007) nettement plus élevées que la strate arborescente de ces mêmes forêts. Même si elle constitue une proportion de la biomasse végétale plus restreinte que la strate arborescente, la végétation sous-couvert contribue de façon disproportionnée au cyclage des nutriments et à la distribution des ressources (Roberts, 2004; Hart et Chen, 2006). Elle occupe également un rôle prépondérant tout au long de la succession forestière en agissant comme un filtre favorisant ou nuisant à la régénération des différentes essences arborescentes (Grime, 1998; Nilsson et Wardle, 2005).

L'abondance et la richesse spécifique de la végétation sous-couvert fluctuent tout au long de la succession forestière (Canham *et al.*, 1990; Hart et Chen, 2006; Jules *et al.*, 2008). La théorie de la perturbation intermédiaire (Connell, 1978) propose que la richesse spécifique maximale d'un écosystème donné sera atteinte si ce dernier subit des perturbations d'intensité intermédiaire (c'est-à-dire, qui laissent des logs biologiques et/ou des populations résiduelles) à une fréquence variable et dans un contexte spatial hétérogène. Ainsi, on empêche la dominance de l'écosystème par quelques espèces compétitrices et on favorise la cohabitation d'espèces résiduelles du peuplement pré-perturbation avec des espèces pionnières venues coloniser les niches et espaces vacants (Connell, 1978). Les effets de l'intensité et de la récurrence des perturbations sur la diversité spécifique et fonctionnelle ont pu être expliqués à diverses reprises par la théorie de la perturbation intermédiaire (Halpern *et al.*, 1999 ; Odion et Sarr, 2007 ; Reich *et al.*, 2012 ; Shefferson *et al.*, 2012).

En forêt boréale de l'Est du Canada, l'abondance et la richesse spécifique de la végétation sous-couvert atteignent un maximum tôt après l'initiation du peuplement suite à une coupe ou à un feu (De Grandpré *et al.*, 1993; Haeussler *et al.*, 2002; Azeria *et al.*,

2011). On assiste alors à la cohabitation des espèces rudérales et des espèces forestières (Haeussler *et al.*, 2002; Hart et Chen, 2006). Les premières obtiennent leur maximum d'abondance relative lorsque les nutriments et la lumière sont facilement accessibles et que la compétition est limitée (Grime, 1977), soit tout juste après une perturbation importante (Roberts, 2004). Les secondes obtiennent leur maximum d'abondance relative dans des forêts matures, partiellement ouvertes (Hart et Chen, 2006; Azeria *et al.*, 2011). Malgré cela, les espèces forestières sont pour la plupart ubiquistes et adaptées au régime de perturbation relativement sévère de la forêt boréale (Ahlgren, 1960; Carleton et Maycock, 1980; Haeussler *et al.*, 2002). Elles recoloniseront le milieu perturbé relativement rapidement, du moment que des populations résiduelles auront pu se maintenir à cause du caractère hétérogène de la perturbation (Ahlgren, 1960; Dodson et Peterson, 2010).

La végétation sous-couvert atteint ses minimums d'abondance et de richesse spécifique lors de la phase d'exclusion compétitive (De Grandpré *et al.*, 1993; Azeria *et al.*, 2011). Cette phase représente le moment où la canopée s'élève et se referme et où la forte densité de tiges arborescentes génère une compétition pour les ressources et l'espace qui elle-même entraîne une mortalité dite densité-dépendante (Wang et Chen, 2010). La phase d'exclusion compétitive peut durer quelques décennies en forêt boréale de l'Est du Canada (McCarthy et Weetman, 2007).

Les jeunes forêts, où le processus d'exclusion compétitive est à son sommet, occupent actuellement une proportion plus importante des forêts boréales de l'Est du Canada qu'à l'époque pré-industrielle (Boucher *et al.*, 2009; Bouchard et Pothier, 2011; Dodson *et al.*, 2012). L'aménagement forestier, qui est devenu la perturbation la plus importante dans ces forêts (Bouchard et Pothier, 2011), génère des cycles de coupe d'environ 60-70 ans (Luc Sirois, com. Pers.), ce qui est plus court que le cycle de feu de la majeure partie de la forêt boréale de l'Est du Canada et se traduit par un rajeunissement des forêts (Boucher *et al.*, 2009; Bouchard et Pothier, 2011). Ces grandes superficies de jeunes forêts pourraient subir un appauvrissement global de leur végétation sous-couvert au cours des prochaines décennies à cause de l'omniprésence du stade d'exclusion compétitive.

L'éclaircie commerciale est une coupe partielle qui vise à réduire la densité des peuplements afin d'augmenter la croissance des tiges résiduelles (Comité consultatif scientifique du manuel d'aménagement forestier, 2003). Elle vient ainsi court-circuiter la phase d'exclusion compétitive en retirant une partie des tiges, notamment celles qui sont surcimées, de moins belle qualité et où celles d'essences indésirables (Franklin *et al.*, 2007). L'éclaircie commerciale pourrait donc potentiellement jouer le rôle de perturbation intermédiaire au sens de Connell (1978) et permettre d'augmenter la diversité fonctionnelle et spécifique au sein de forêts subissant actuellement une phase d'exclusion compétitive. D'ailleurs, les résultats des études de Son *et al.* (2004), Wilson et Puettmann (2007) et Ares *et al.* (2010) abondent dans ce sens. Cependant, aucune de ces études n'a été réalisée en forêt boréale, où les effets de l'éclaircie commerciale sur la végétation sous-couvert n'ont, à ma connaissance, jamais été étudiés.

L'installation récente de quatre dispositifs expérimentaux en forêt boréale mixte au Québec, pour étudier les effets économiques et écologiques de différentes variantes de l'éclaircie commerciale, a permis d'y inclure un volet sur la végétation sous-couvert (Gagné, 2009). L'objectif principal de la présente étude était de documenter la réponse à court terme de la végétation sous-couvert suite à une panoplie de traitements d'éclaircie commerciale d'intensité et de patron spatial variable. Les quatre dispositifs représentant quatre combinaisons d'origine (plantation et forêt régénérée naturellement) et de type écologique (MS12, MS22), nous avons dû en tenir compte dans l'interprétation des résultats. Ainsi, un objectif secondaire consistant à documenter l'effet de l'origine et du type écologique sur la réponse de la végétation sous-couvert à l'éclaircie commerciale a été ajouté. L'étude des plantations dans un contexte d'éclaircie commerciale est pertinente car les plantations sont généralement aménagées dans l'optique de favoriser la biomasse arborescente commerciale au détriment du reste de la biomasse végétale (Dodson *et al.*, 2007), ce qui entraîne une amplification de la phase d'exclusion compétitive (Carleton, 2000; Franklin *et al.*, 2002). Pour répondre à ces objectifs, deux approches complémentaires ont été retenues. La communauté végétale a été étudiée à la fois du point de vue fonctionnel et du point de vue compositionnel, afin de mettre en lumière certains

mécanismes sous-jacents à la réponse de la végétation sous-couvert à la perturbation qu'est l'éclaircie commerciale tout en permettant de cerner les tendances taxonomiques, plus fines, pertinentes entre autre en écologie de la conservation.

2.3 MATERIEL ET METHODES

2.3.1 Aire d'étude

L'étude a été effectuée dans la région du Bas-Saint-Laurent (Québec, Canada), dans l'unité physiographique des hauts-plateaux appalachiens (Robitaille et Saucier, 1998). Le relief y est modérément accidenté et composé de collines rondes aux sommets larges et aux pentes modérées. L'altitude moyenne y est de 365 m. Des dépôts de surface correspondant à un till d'épaisseur variable recouvrent un lit de roches sédimentaires. Tous les sites à l'étude sont situés dans un rayon de 60 km autour de la municipalité d'Amqui (48° 28' 00" N 67° 26' 00" W) (voir **figure 4**). Cette municipalité présente pour la période 1971-2000 une température annuelle moyenne de 2.1 °C et des précipitations annuelles moyennes de 992 mm dont plus du tiers sous forme de neige (Environnement Canada, 2009). Pour l'ensemble de la région du Bas-Saint-Laurent, la saison de croissance végétative dure entre 150 et 160 jours (Robitaille et Saucier, 1998).

Les sites à l'étude sont situés dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune qui est caractérisé, sur les sites mésiques peu perturbés, par des peuplements mélangés composés de conifères comme le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Miller), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), ainsi que de feuillus comme le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marshall) (Grondin *et al.*, 1998; Dupuis *et al.*, 2011). L'étude a été réalisée sur les terres publiques, qui occupent 51% du territoire forestier du Bas-Saint-Laurent (Conférence Régionale des ÉluEs du Bas-Saint-Laurent, 2010). Les plantations occupent 11 % des forêts privées et publiques du Bas-Saint-Laurent et l'épinette blanche y est la principale essence plantée (Observatoire de la Foresterie du Bas-Saint-Laurent, 2007; Parent, 2010).

2.3.2 Description des sites d'étude

Les quatre sites sélectionnés dans l'aire d'étude représentaient l'une ou l'autre des catégories suivantes avant traitement : plantation sur type écologique MS12 (P1), plantation sur type écologique MS22 (P2), forêt régénérée naturellement sur type écologique MS12 (N1) et forêt régénérée naturellement sur type écologique MS22 (N2). La notion de type écologique est une nomenclature développée par la direction de la recherche forestière du gouvernement du Québec (Saucier, 2004). Le type écologique fait notamment référence à un degré de richesse édaphique et à certains regroupements floristiques qu'il héberge (Berger et Blouin, 2002). Le type écologique MS12 est associé, en l'absence d'aménagement forestier, au développement d'une sapinière à bouleau jaune. Le type écologique MS12 présente majoritairement une richesse relative élevée à très élevée (Berger et Blouin, 2002). Cette richesse relative, telle que définie par Berger et Blouin (2002), prend en compte plusieurs éléments : type d'humus, pH de l'humus, présence d'un drainage latéral, pente arrière et richesse spécifique de la flore. Quant à lui, le type écologique MS22 est associé au développement d'une sapinière à bouleau blanc en l'absence de perturbation et est majoritairement observé sur des sites de richesse relative moyenne à élevée. Les deux types écologiques à l'étude forment un continuum de richesse relative et de composition et ils se remplacent, au Bas-Saint-Laurent, selon la topographie, certains phénomènes climatiques et l'exposition de la pente (Bédard, 2002; Berger et Blouin, 2002). Par ailleurs, ils comptent parmi les types écologiques les plus fréquents au Bas-Saint-Laurent (Blouin et Berger, 2002).

Les sites ont été sélectionnés parce qu'ils étaient de bons candidats pour subir une éclaircie commerciale (surface terrière moyenne allant de 25.4 à 36.4 m²/ha). De plus, ils devaient être suffisamment grands et uniformes pour pouvoir y implanter un dispositif expérimental (voir plus bas). Il s'agissait de sites mésiques et situés à une altitude d'entre 300 et 434 m.

Les sites N1 et N2 étaient des sapinières, accompagnées de faibles proportions d'épinette blanche, d'épinette noire (*Picea mariana* (Miller) BSP.) et de bouleau à papier principalement. N1 était le site avec la plus grande proportion et la plus grande diversité d'essences arborescentes feuillues. Certains secteurs y étaient plus ouverts et moins bien régénérés en essences résineuses. N2 était le site le plus âgé et le plus dense; sa richesse spécifique moyenne était également la plus faible. Les deux plantations (P1 et P2) étaient constituées d'épinette blanche et présentaient une certaine proportion régénérée naturellement de sapin baumier et d'épinette noire. P1 était le site avec la richesse spécifique initiale la plus élevée. Plus de détails sur la composition et les caractéristiques environnementales des sites sont fournis dans le **tableau 3**.

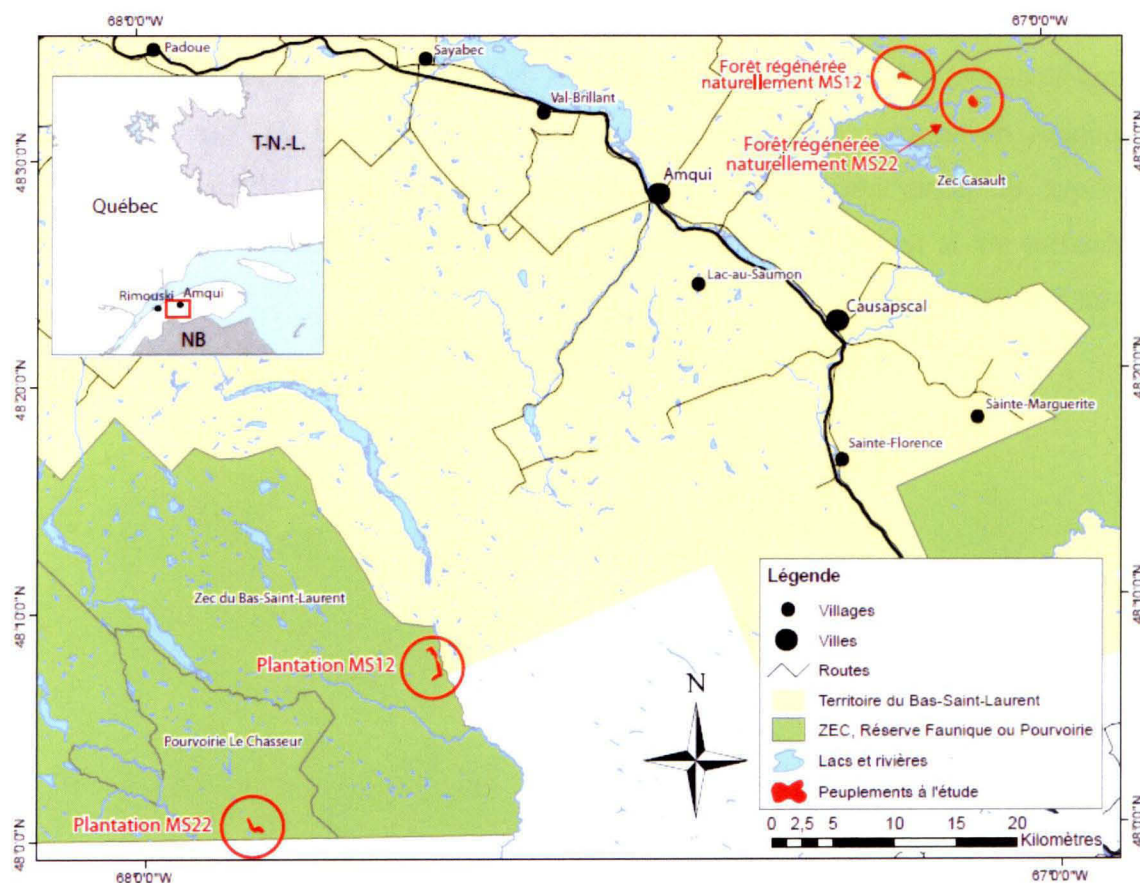


Figure 4. Localisation des sites d'étude

Tous les sites sélectionnés étaient issus de coupe totale, situés en matrice forestière, et ne présentaient aucun signe d'une utilisation agricole antérieure. Chez les plantations, une préparation de terrain a d'abord été effectuée. Le site P1 a subi le passage de l'écraseur Létourneau, alors le site P2 a subi un scarifiage par sillons (TTS). Le scarifiage par sillons (TTS) et le passage de l'écraseur Létourneau sont considérés comme des préparations de terrain de faible intensité (Haeussler *et al.*, 1999; White, 2004). L'application de phytocides, une pratique généralisée sur les terres publiques québécoises dans les années 1980, a ensuite été effectuée au sein des plantations (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, 2002). Par contre, elles n'ont pas subi d'éclaircie pré-commerciale contrairement aux deux forêts régénérées naturellement.

Les données de structure et de composition initiales des sites ont été mesurées au sein des sous-blocs témoins, en 2008 pour les données de la strate arborescente et en 2010 pour les données de substrat et de végétation sous-couvert (**tableau 3**). Les données sur l'historique de perturbation des sites proviennent de documents officiels du MRNF, d'inventaires sur le terrain et d'avis d'experts (Laurent Gagné, Conférence régionale des éluEs du Bas-Saint-Laurent).

Tableau 3. Caractéristiques des sites à l'étude

| CODE | Origine | Type écologique | Historique des sites ¹ | Proportion (%) par essence | | | Richesse ⁴ | % du sol occupée par différents substrats ⁵ | | | |
|------|-------------------------------|-----------------|---|--------------------------------|-----------------------|------------------|-----------------------|--|----------|---------|----------|
| | | | | Couvert forestier ² | ligneuse ³ | | | aig | mou | ldeci | min |
| N1 | forêt régénérée naturellement | MS12 | âge : 31 | HT : 9.7 (±1.5) | Sab : 91 (±5) | Err : 0.2 (±0.4) | 27 (±5) | aig | 39 (±14) | dlgG | 6 (±5) |
| | | | régénéré naturellement après coupe totale | ST : 25.9 (±9) | Epb : 3 (±3) | Epn : 0.6 (±1) | | mou | 4 (±3) | dlgP | 3 (±0.1) |
| | | | éclaircie pré-commerciale réalisée | PAR (%) : 2.4 (±1.5) | Bop : 5 (±4) | Boj : 0.7 (±2) | | ldeci | 24 (±13) | brin | 7 (±2) |
| N2 | forêt régénérée naturellement | MS22 | âge : 31 | HT : 12.4 (±0.8) | Sab : 91 (±9) | Epn : 0.5 (±1) | 21 (±5) | aig | 35 (±8) | dlgG | 5 (±5) |
| | | | régénéré naturellement après coupe totale | ST : 36.4 (±0.7) | Epb : 7 (±9) | | | mou | 34 (±13) | dlgP | 1 (±0.3) |
| | | | éclaircie pré-commerciale réalisée | PAR (%) : 1.9 (±0.7) | Bop : 0.7 (±1) | | | ldeci | 1 (±2) | brin | 7 (±2) |
| P1 | plantation | MS12 | âge : 26 | HT : 9.2 (±0.7) | Sab : 16 (±11) | | 38 (±4) | min | 0 (±0) | autres | 16 (±6) |
| | | | plantation réalisée après coupe totale | ST : 25.4 (±2.8) | Epb : 85 (±12) | | | aig | 60 (±5) | dlgG | 2 (±2) |
| | | | Préparation de terrain : sillons creusés par TTS, épandage de phytocides probable | PAR (%) : 3.3 (±1) | Epn : 0.7 (±1) | | | mou | 16 (±5) | dlgP | 0 (±0) |
| P2 | plantation | MS22 | âge : 27 | HT : 10.3 (±0.2) | Sab : 30 (±13) | Pet : 0.4 (±1) | 28 (±9) | ldeci | 10 (±4) | brin | 11 (±7) |
| | | | plantation réalisée après coupe totale | ST : 28.7 (±2.7) | Epb : 69 (±12) | | | min | 0 (±0) | autres | 1 (±1) |
| | | | Préparation de terrain : écreuseur Létourneau, épandage de phytocides probable | PAR (%) : 3.1 (±1.3) | Epn : 0.1 (±0.6) | | | aig | 54 (±11) | dlgG | 1 (±2) |
| | | | | | | | mou | 15 (±18) | dlgP | 1 (±1) | |
| | | | | | | | ldeci | 9 (±4) | brin | 13 (±9) | |
| | | | | | | | min | 0 (±0) | autres | 6 (±5) | |

¹ Historique des peuplements : âge moyen du peuplement basée sur des carottes prises à hauteur de poitrine sur 3 arbres représentatifs de la strate dominante du peuplement. Aucun des sites n'a un passé agricole.

² Couvert forestier : HT : hauteur maximale moyenne des arbres (m); ST : surface terrière moyenne (m²/ha); PAR (%) : pourcentage de la lumière disponible transmise à 60 cm du sol, dans le spectre lumineux utilisé pour la photosynthèse (400-700nm).

³ Proportion moyenne (%) occupée par les différentes essences ligneuses. Estimée à partir du nombre de tiges dénombrées dans des parcelles d'échantillonnage. Sab = *Abies balsamea* (L.) Mill., Boj = *Betula alleghaniensis* Britton.,

Epb = *Picea glauca* (Moench) Voss, Bop = *Betula papyrifera* March., Err = *Acer rubrum* L., Epn = *Picea mariana* (Mill.) B.S.P., Pet = *Populus tremuloides* Michx.

⁴ Richesse : richesse spécifique moyenne.

⁵ Substrats : aig = aiguilles; mou = mousse; ldeci = litière décidue; min = sol minéral exposé; dlgG = débris ligneux grossiers de plus de 10.1cm de dhp; dlgP = débris ligneux grossiers de moins de 10cm de dhp; brin = brindilles; autres = roche, fèces, cônes, débris de coupe (très peu fréquents, étant donné que les sous-blocs inventoriés sont les sous-blocs témoins).

2.3.3 Traitements expérimentaux

Chaque site a été traité comme un dispositif expérimental avec un design par blocs aléatoires. Chaque dispositif expérimental a donc été subdivisé en 16 ou 20 blocs d'une superficie de 7500 m² chacun incluant les sentiers de débardage (99 m x 76 m). Le nombre de blocs réalisés a été limité par la taille des dispositifs. Ainsi, les 2 forêts régénérées naturellement ont été subdivisées en 16 blocs; les deux plantations en 20 blocs. Chaque bloc a ensuite été subdivisé en trois sous-blocs. Les traitements ont été appliqués à l'échelle du sous-bloc, ce qui en fait l'unité d'échantillonnage du dispositif expérimental. La disposition générale du dispositif expérimental est présentée à la **figure 5**. Chaque sous-bloc a subi un de 12 traitements. Ces 12 traitements étaient répartis au sein de 48 ou 60 sous-blocs selon la taille des dispositifs ce qui donne quatre ou cinq réplicats par traitement. Les traitements étaient des combinaisons de type d'éclaircie commerciale (quatre types) et de taille de trouée artificielle (trois types). Les types d'éclaircie commerciale réalisés étaient, par ordre décroissant d'intensité de récolte (théorique) : éclaircie par le bas (B), éclaircie par dégagement de 100 arbres élites/ha (H), éclaircie par dégagement de 50 arbres élites/ha (O) et témoin non-éclaircie (T). Les tailles de trouées artificielles étaient : 0.05 ha (5), 0.01 ha (1) et 0 ha pour le témoin sans trouée (T). Pour une question de simplicité, les expressions *grande trouée* et *petite trouée* seront préférés respectivement à *0.05 ha* et *0.01 ha* dans le corps du texte. Le **tableau 4** résume les traitements à l'étude. L'éclaircie par le bas est couramment utilisée dans une perspective d'aménagement équienne afin de réduire la densité des peuplements, d'avoir un apport immédiat en bois commercialisable et dans l'optique de récolter ultérieurement le reste du peuplement par coupe totale (Comité consultatif scientifique du manuel d'aménagement forestier, 2003). L'éclaircie par dégagement d'arbres élites est une pratique commune en Europe mais non-répandue en Amérique du Nord (Grenon *et al.*, 2007). Elle consiste à sélectionner les arbres les plus sains et les plus compétitifs (arbres élites) et à récolter les arbres adjacents qui leur font compétition (Nyland, 2002). Il s'agit d'une intervention moins uniforme que l'éclaircie par

le bas. La taille des trouées artificielles ou naturelles semble avoir un effet important sur la richesse spécifique, la composition (Coates et Burton, 1997; Naaf et Wulf, 2007) et les patrons spatiaux de la végétation sous-couvert (Fahey et Puettmann, 2008). Les trouées à l'étude ont un diamètre équivalant environ à la hauteur d'un arbre (petites trouées) et à la hauteur de deux arbres mis bout-à-bout (grandes trouées). Des trouées présentant des ratios *diamètre/hauteur* similaires ont entraîné des différences marquées dans la réponse de la végétation sous-couvert dans l'étude de Fahey et Puettmann (2008). La taille des trouées à l'étude s'apparente à la moyenne observée par de Römer *et al.* (2007) (0.028ha) pour des trouées naturelles dans de vieilles sapinières de la Gaspésie, une région limitrophe.

Toutes les coupes ont été réalisées par abatage manuel à la scie à chaîne. Les billes ont été ébranchées sur place et elles ont été transportées manuellement jusqu'aux sentiers de débardage. Seule exception à cette règle : dans les grandes trouées, le bois a été laissé sur place jusqu'à ce qu'un porteur sur roues vienne récupérer les billes à même la trouée. Un porteur à 8 roues a été utilisé pour sortir les billes des plantations alors qu'un porteur à 6 roues, a été utilisé pour sortir le bois des forêts régénérées naturellement. Pour des raisons logistiques, le bois des plantations a dû être sorti au début de l'été 2010 au lieu de l'automne 2009, comme ce fut le cas pour les forêts régénérées naturellement.

Volumes récoltés dans les traitements expérimentaux

Les volumes de bois récoltés suite aux interventions sylvicoles dans les dispositifs suivent globalement le gradient d'intensité des traitements (**tableau 5**). Par exemple, si l'on prend les quatre traitements à petite trouée, on obtient des pourcentages de volume récolté de 3 (± 1.9) à 4.8 (± 1.4) % chez T1, de 9.8 (± 3.3) à 13.4 (± 2.1) % chez O1, de 9.9 (± 1.8) à 23.8 (± 1.7) % chez H1 et de 15.8 (± 5.4) à 26.7 (± 3.6) % chez B1. Ce gradient d'intensité de récolte est similaire pour les traitements sans trouée mais diffère un peu chez les traitements à grande trouée, où le % de volume récolté chez H5 est égal ou plus grand à celui récolté chez B5. Il semble que le % du volume récolté par éclaircie a été plus important dans les traitements H5 que dans les traitements H1 (données non présentées). Malgré des caractéristiques initiales quelque peu distinctes (**tableau 3**), les quatre peuplements

présentent des % de volume récolté similaires pour un traitement donné, ce qui témoigne de l'uniformité des traitements réalisés. Fait à noter : le % de volume récolté identique (20%) pour toutes les grandes trouées est dû au fait que le volume de bois récolté en trouée a servi d'estimateur du volume de bois initial dans le sous-bloc, selon un ratio constant de 1 : 5 (c'est-à-dire qu'il y avait environ 5 trouées de 500m² dans un sous-bloc de 2500m²).

2.3.4 Échantillonnage

Relevés floristiques

Des relevés floristiques ont été effectués avant traitement, à l'été 2008, ainsi qu'après traitement, aux étés 2009 et 2010. La composition et la structure de la végétation sous-couvert ont été notées à l'aide de relevés linéaires (transects) de la végétation. Un transect de 40 m a été réalisé sur chaque sous-bloc avant traitement, alors que deux transects de 40m ont été réalisés après traitement afin de mieux capter la variabilité entraînée par les traitements. Les transects étaient orientés dans le sens de la longueur du sous-bloc et étaient séparés d'environ 10 m. Afin d'éviter les effets de bordure, on installait le premier transect à 10 m du sentier de débardage ceinturant le sous-bloc.

Le long de chaque transect, 20 points d'échantillonnage circulaires de 15 cm de rayon ont été réalisés de façon systématique à tous les 2 mètres. Les espèces vasculaires dont le feuillage se trouvait à l'intérieur du point d'échantillonnage étaient notées et une valeur d'occurrence de 1 leur était attribuée. L'échantillonnage a été réalisé par strate verticale, d'une manière similaire à celle utilisée par Aubin *et al.* (2007 et 2008). Les strates échantillonnées étaient : 0-50 cm, 50-100 cm, 100-200 et 200-500 cm. Les espèces présentes dans un couloir de 2 m de chaque côté du transect (surface totale échantillonnée de 160 m² par transect), mais ne se trouvant pas à l'intérieur des 20 points d'échantillonnage étaient identifiées et une valeur d'occurrence non cumulative de 0,5 leur était assignée. Toutes les espèces ligneuses possédant un DHP de moins de 5 cm et dont le feuillage rejoignait une hauteur inférieure à 2 m étaient incluses dans l'échantillonnage. Veuillez noter que pour les inventaires pré-traitement (2008), le seuil minimal de DHP

inclus dans les relevés était de 9 cm. Ainsi, afin de limiter les biais liés à cette non-uniformité protocolaire, nous avons exclu l'utilisation des données de la strate 200-500 cm, celle là à même de contenir le plus d'individus dont le DHP se situe entre 5 et 9 cm. La nomenclature utilisée est celle de Gleason et Cronquist (1991). Parce qu'ils ont fait l'objet d'un traitement taxonomique distinct en 2008 et 2009, les genres *Salix*, *Prenanthes*, *Osmunda*, *Goodyera*, *Viola* et *Fragaria* n'ont pas été identifiés à l'espèce. Également, une partie des taxons au stade végétatif du genre *Carex* et de la famille des poacées n'ont pas pu être identifiés à l'espèce et ont été regroupés sous les appellations *Carex* spp. et *Poaceae* spp. L'ensemble des occurrences répertoriées fournit une estimation de l'abondance des espèces et c'est pourquoi le terme *abondance* sera préféré à celui d'*occurrence* pour le reste du document. L'abondance relative d'une espèce (%) dans un peuplement est la somme de ses occurrences, divisée par la somme des occurrences totales de toutes les espèces. La structure verticale du sous-bois a été caractérisée par le calcul d'une abondance relative cumulée, c'est-à-dire l'abondance de toutes les espèces pour une strate donnée divisée par l'abondance de toutes les espèces pour l'ensemble des strates, multipliée par 100.

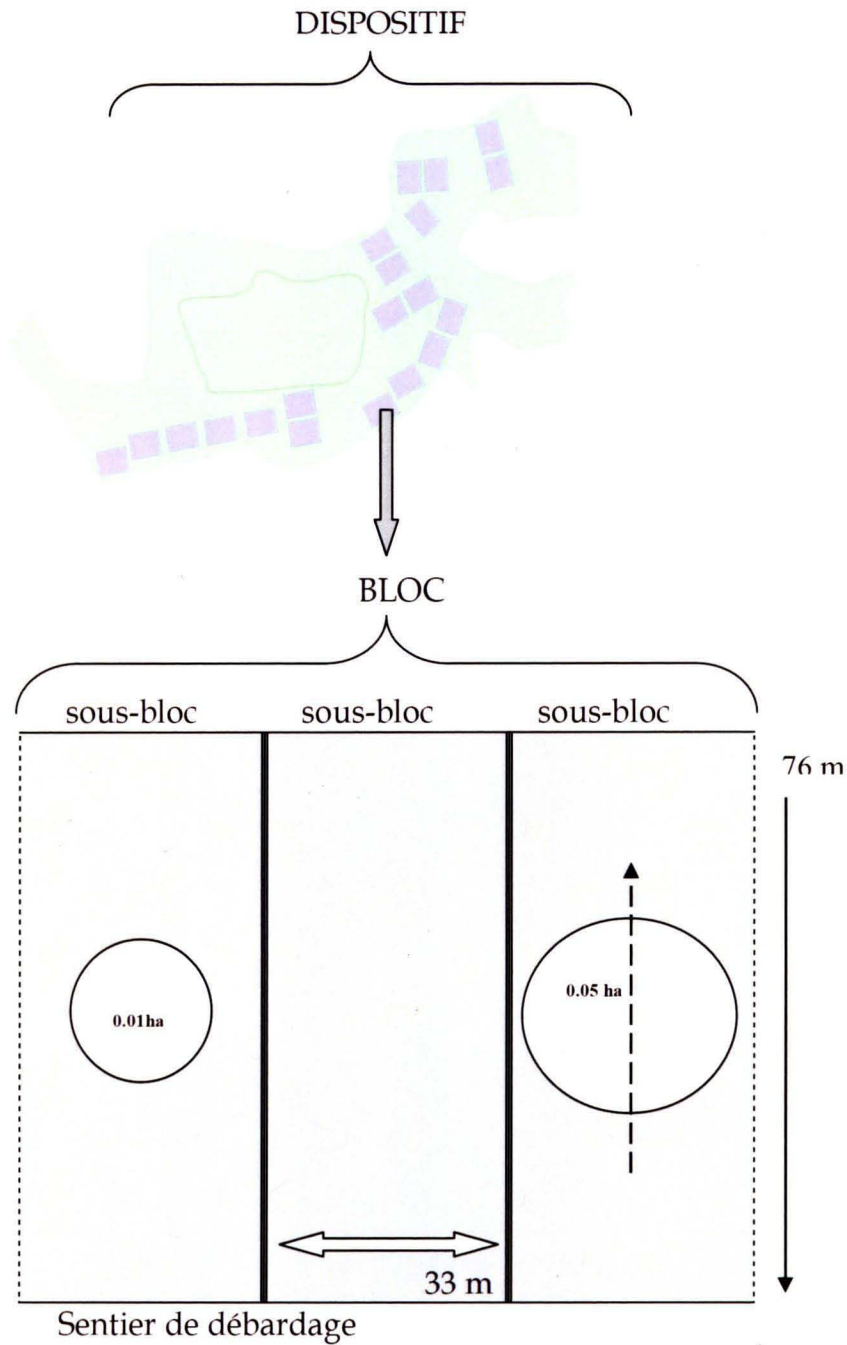


Figure 5. Représentation d'un des quatre dispositifs expérimentaux (en haut), représentation d'un bloc, des trois sous-blocs le composant, des sentiers de débardage (lignes pointillées et doubles), du chemin de débardage et disposition des trouées artificielles. L'orientation et la taille approximative d'un transect d'inventaire de 40 m est représenté par la flèche traversant la trouée de 0.05 ha. Le traitement est appliqué à l'échelle du sous-bloc, ce qui en fait l'unité d'échantillonnage. Adapté de Gagné *et al.*, 2009.

Tableau 4. Traitements à l'étude

| Acronyme | Traitement |
|----------|--|
| BT | Éclaircie par le bas sans trouée |
| B1 | Éclaircie par le bas avec trouée 0.01 ha (petite trouée) |
| B5 | Éclaircie par le bas avec trouée 0.05 ha (grande trouée) |
| HT | Éclaircie par dégagement de 100 arbres élites/ha sans trouée |
| H1 | Éclaircie par dégagement de 100 arbres élites/ha avec trouée 0.01 ha (petite trouée) |
| H5 | Éclaircie par dégagement de 100 arbres élites/ha avec trouée 0.05 ha (grande trouée) |
| OT | Éclaircie par dégagement de 50 arbres élites/ha sans trouée |
| O1 | Éclaircie par dégagement de 50 arbres élites/ha avec trouée 0.01 ha (petite trouée) |
| O5 | Éclaircie par dégagement de 50 arbres élites/ha avec trouée 0.05 ha (grande trouée) |
| TT | Pas d'éclaircie sans trouée (témoin) |
| T1 | Pas d'éclaircie avec trouée 0.01 ha (petite trouée) |
| T5 | Pas d'éclaircie avec trouée 0.05 ha (grande trouée) |

Tableau 5. Volumes récoltés (%) par traitement¹

| Site | Type d'éclaircie ² | ΔVol (%) ³ sans trouée (T) | ΔVol (%) + trouée 0.01ha (1) | ΔVol (%) + trouée 0.05ha (5) |
|------|-------------------------------|---|--|--|
| N1 | B | 15.4 (± 4.1) | 21.7 (± 18.1) | 32.2 (± 5.3) |
| N1 | O | 8.2 (± 5.1) | 13.4 (± 2.1) | 25.9 (± 1.2) |
| N1 | H | 11 (± 6.5) | 14.2 (± 4.2) | 33.7 (± 9.1) |
| N1 | T | 0 | 3.5 (± 3.2) | 20 (± 0) ⁴ |
| N2 | B | 19.5 (± 6) | 26.7 (± 3.6) | 33.9 (± 3.3) |
| N2 | O | 4.3 (± 1.9) | 10.1 (± 1.5) | 26.2 (± 3.3) |
| N2 | H | 14.3 (± 3.5) | 15.9 (± 5) | 34.5 (± 4.8) |
| N2 | T | 0 | 3 (± 1.9) | 20 (± 0) |
| P1 | B | 10.3 (± 0.9) | 15.8 (± 5.4) | 27.6 (± 5.8) |
| P1 | O | 7.2 (± 4.2) | 9.8 (± 3.3) | 26.5 (± 3.2) |
| P1 | H | 7.4 (± 1.6) | 9.9 (± 1.8) | 30.1 (± 3) |
| P1 | T | 0 | 4.8 (± 1.4) | 20 (± 0) |
| P2 | B | 21 (7) | 24.1 (± 7.7) | 32.6 (± 3) |
| P2 | O | 7.8 (± 1.6) | 12.5 (± 2.9) | 26.7 (± 2.9) |
| P2 | H | 16.4 (± 7) | 23.8 (± 1.7) | 35 (± 3) |
| P2 | T | 0 | 3.2 (± 0.8) | 20 (± 0) |

1 Données brutes provenant des travaux de Laurent Gagné (pas encore publiés).

2 Les types d'éclaircie étudiés sont : B: éclaircie par le bas classique; O: éclaircie par dégagement d'arbres élites (50 arbres/ha); H: éclaircie par dégagement d'arbres élites (100 arbres/ha); T: témoin (non éclairci).

3 Les types de trouées sont : T: témoin (sans trouée); 1: trouée 0.01 ha; 5: trouée 0.05 ha. La combinaison d'un type d'éclaircie et d'un type de trouée représente un traitement. Le pourcentage de volume récolté (mètres cubes marchands à l'hectare) pour les différents traitements est ici représenté pour chaque jonction de type d'éclaircie et de type de trouée pour chaque site à l'étude.

4 Les % de volume récoltés par trouée de 0.05 ha sont tous identiques car le volume avant-traitement de chaque sous-bloc a été estimé à partir du volume récolté en trouée de 0.05 ha, selon un rapport constant (5 X trouée de 500m² = un sous-bloc de 2500m²).

Variables environnementales

Au-dessus de chaque point d'échantillonnage, une estimation de l'ouverture de la canopée a été effectuée dans un cercle de 1 m de rayon au-dessus de l'observateur. Les qualificatifs employés étaient : canopée fermée (25 % et moins d'ouverture), canopée intermédiaire (entre 25 et 75% d'ouverture) et canopée ouverte (75% et plus d'ouverture). Une estimation du % de recouvrement des différents types de substrat au sol a été effectuée pour chaque point d'échantillonnage en utilisant les classes suivantes : aiguilles, litière décidue, mousse, sol minéral et débris ligneux grossier de petite (moins de 10 cm de DHP) et de grande taille (plus de 10,1 cm de DHP) (voir **tableau 3**).

À l'échelle du sous-bloc, la fraction du rayonnement solaire dans le spectre d'activité photosynthétique (400-700 nm) se rendant au sol a été mesurée par Laurent Gagné à l'aide d'un appareil de type BF3 (*beam fraction sensor*). La lecture de lumière prise en forêt a été associée à celle d'un référent mesuré simultanément en milieu ouvert et un pourcentage de transmission de la lumière a ensuite été calculé (PAR%) (Paquette *et al.*, 2007). Cette donnée de luminosité a été mesurée à 50 cm et 100 cm du sol le long de la ligne centrale de chaque sous-bloc, à 10 m d'intervalle, pour un total de six points par sous bloc. Seuls les sous-blocs sans trouée ont été échantillonnés de cette façon. Pour les petites et grandes trouées, une technique différente, non-abordée dans ce mémoire, a été utilisée par Laurent Gagné afin de mesurer plus précisément la lumière disponible pour des semis plantés dans le cadre d'une autre expérience. Ces données ne sont pas directement compatibles avec les données de lumière des traitements sans trouée et n'ont donc pas été incluses dans le mémoire.

2.3.5 Traits fonctionnels des espèces

L'information concernant les traits fonctionnels des espèces à l'étude a été obtenue à partir de la base de données TOPIQ-C (Aubin *et al.*, 2007), à l'aide de recherches supplémentaires dans la littérature scientifique et à l'aide de relevés sur le terrain. Les traits

fonctionnels mesurés sur le terrain sont spécifiés dans le **tableau 6** et les méthodes ayant permis de les mesurer sur le terrain sont basées sur celles décrites par Aubin *et al.* (2007) et Cornelissen *et al.* (2003). Certains de ces éléments ne seraient pas considérés comme des traits fonctionnels au sens de Violle *et al.* (2007), qui ont effectué un travail d'uniformisation de plusieurs définitions encadrant l'écologie fonctionnelle. Un trait fonctionnel serait une caractéristique mesurable d'un individu qui a un impact indirect sur son fitness en modifiant l'effort de reproduction, la production nette de biomasse ou la probabilité de survie (Violle *et al.*, 2007). Cependant, par souci de concision et pour simplifier la lecture des résultats, toutes les caractéristiques documentées des espèces seront regroupées sous l'appellation de traits fonctionnels pour le reste du chapitre. L'ensemble des traits fonctionnels sélectionnés représentent les principaux traits nécessaires à la dispersion, à la germination et au maintien des individus sur un site donné (voir **tableau 6**).

2.3.6 Analyses statistiques

Les analyses ont été réalisées sur les données d'inventaire avant-traitement de 2008 et les données après-traitement de 2010. Les données de 2009 ont été omises car elles représentaient un stade trop précoce de la réponse après-traitement, en considérant que les interventions sylvicoles ont été réalisées à l'automne 2008 et que les inventaires de 2009 ont été réalisés en juillet et août 2009, soit moins d'un an après les interventions. Seules les données de 2010 ont été utilisées pour calculer les indices de diversité car elles permettaient de capter le maximum de diversité biologique sur nos sites. Aucun calcul d'indice de diversité n'a été réalisé sur les données avant-traitement (2008) car ces dernières n'étaient basées que sur un seul transect par réplikat ce qui rendait difficile la comparaison avec les données de 2010, particulièrement dans le cas d'indices utilisant la richesse spécifique. Afin d'être uniforme, les données de 2010 ont été également retenues pour évaluer les variables environnementales.

Tableau 6. Traits fonctionnels¹ des espèces tels que compilés à partir de la littérature et de travaux de terrain

| Trait | Code | Description |
|---|--------|--|
| Types biologiques de Raunkier | RA | mg: mega ou mesophanérophyte (bourgeon ≥8 m au-dessus du sol); mc: micro ou nanophanérophyte (bourgeon entre 25cm et 8m au-dessus du sol); ch: chamaephyte (herbacée ou arbuste, bourgeon entre 1mm et 25cm au-dessus du sol); h: hémicryptophyte (herbacée avec bourgeon à la surface du sol); g: géophyte (herbacée avec bourgeon souterrain) t: thérophyte (annuelle) |
| Hauteur | HEIGHT | variable quantitative, <i>pour les phanérophytes</i> : p: 60-3500cm; <i>pour les autres types biologiques</i> : 10-400cm |
| Cycle de vie | PER | 1: annuelle ou bisannuelle; 2: pérenne |
| Degré de clonalité* | CS | <i>Pour les phanérophytes</i> : pl: limité; pcc: compact (propagation végétative par rejet de souche ou rejet du collet racinaire seulement); pci: intermédiaire (peut inclure les formes précédentes et y ajoute le marcottage ainsi qu'une faible propagation horizontale par drageons ou rhizomes); pce: extensif (peu inclure les formes précédentes et y ajoute une propagation végétative horizontale évidente par drageons ou rhizomes). <i>Pour les autres types biologiques</i> : l: limité; cc: compact (poussant en touffes serrées à partir de bourgeons sur un rhizome ou organe de réserve, propagation végétative non-significative); ce: extensif (présentant une propagation végétative horizontale évidente, comprend les espèces qualifiées de "guerilla" ou "phalanx" dans d'autres classifications). |
| Structure foliaire | SFO | <i>Pour les phanérophytes</i> : m: tige érigée unique; mu: tiges multiples <i>Pour les autres types biologiques</i> : Sans tige : r: rosette; sr: semi-rosette; g: graminioïde; e: feuillage érigé Avec tige : el: tige feuillée érigée; de: tige décombante; um: tige en forme d'ombelle <i>Tige sans feuillage</i> : nl: mycohétérotrophe |
| Organe de réserve ² * | US | a: absent; p: présent |
| Phénologie de floraison | FPH | sp: printanière (printemps-début de l'été); su: tardive (milieu de l'été-automne) |
| Production de semences* | SP | <i>Pour les phanérophytes</i> : f: peu (moins de 999 semences par plant moyen); s: semi-abondant (1000 à 9999 semences par plant moyen); a: abondant (plus de 10000 semences par plant moyen) <i>Pour les autres types biologiques</i> : f: peu (moins de 60 semences par plant moyen); s: semi-abondant (60 à 1000 semences par plant moyen); a: abondant (plus de 1000 semences par plant moyen) |
| Taille des semences* | S_SIZE | variable quantitative: <0.1 mm - 13.3mm |
| Vecteur de dispersion des semences ³ | DI | w: vent (anémochorie); ai: ingestion par animaux (endozoochorie); ae: transport extérieur par animaux (épizoochorie) ex: ballastes ou décharge explosive (ballistichorie); an: insectes, surtout par les fourmis (myrmécochorie) |
| Banque de graines | SB | a: absente (viabilité d'au-plus 1 an dans le sol) sp: semi-persistante (viabilité de plus d'1 an dans le sol mais incertitude quant à la capacité d'accumuler une banque de graines au fil du temps) p: persistante (viabilité d'au-moins 5 ans dans le sol, entraînant la formation d'un leg biologique important dans le sol) |
| Tolérance à l'ombre | LI | s: tolérant à l'ombre; m: mi-tolérant; i: intolérant |
| Statut | ST | i: indigène; t: exotique |

¹ Incluant les traits fonctionnels au sens de Violle et al., 2007 ainsi que certaines caractéristiques d'intérêt écologique (ex : tolérance à l'ombre, statut...)

² Seules les espèces présentant un organe de réserve visuellement évident ont été retenues.

³ Pour le vecteur de dispersion des semences, une espèce peut être représentée dans plus d'une catégorie.

* Traits fonctionnels ayant été mesurés sur le terrain, au-moins pour une partie des espèces étudiées.

Analyse des traits fonctionnels de la communauté

Afin de discerner les patrons de représentation des traits fonctionnels des différents sites et traitements à l'étude, une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur la matrice d'importance relative de chaque trait fonctionnel dans la communauté. Pour ce faire, chaque trait fonctionnel a été pondéré par l'abondance relative des espèces portant le trait dans la communauté au sein d'une matrice nommée « community-weighted-means » (CWM) (Lavorel *et al.*, 2008). Le CWM peut mesurer de façon adéquate un changement à la valeur moyenne d'un trait dans la communauté dans un contexte de perturbation naturelle ou anthropique (Ricotta et Moretti, 2011). La variation de l'importance relative (%) pour un même trait au sein de la communauté entre l'avant (2008) et l'après traitement (2010) a ensuite été calculée pour l'ensemble de la matrice CWM. C'est cette matrice qui a finalement été utilisée avec l'ACP.

Indices de diversité

La richesse spécifique est la mesure de diversité la plus simple et la plus utilisée (Moola et Vasseur, 2009). Elle a donc été calculée pour l'ensemble des combinaisons de sites et de traitements. Ensuite, l'indice de Simpson (Halpern, 1989) a été calculé. Cet indice permet de connaître la probabilité de piger, au hasard dans une communauté, deux individus d'espèces différentes. Pour un site donné, l'indice de Simpson (E) peut donc être calculé ainsi:

$$E = \sum_{i=1}^{S_k} p_{ik}^2$$

Où P_i est l'abondance relative de l'espèce i dans le site k et S est la richesse spécifique du site k . On dit de l'indice de Simpson qu'il permet d'évaluer l'équitabilité de la communauté, c'est-à-dire la régularité de la distribution de l'abondance relative de chacune des espèces au sein de la communauté (Morin et Findlay, 2001).

L'entropie quadratique de Rao (Rao, 1982; Botta-Dukat, 2005) a été sélectionnée comme indice de diversité fonctionnelle des communautés végétales à l'étude. Cet indice peut être défini comme la dissimilarité moyenne d_{ij} entre deux espèces i et j sélectionnées aléatoirement au-sein du pool d'espèces R de la communauté. L'entropie quadratique de Rao ou Q , peut donc être calculée ainsi :

$$Q = \sum_{i=1}^{S_k} p_{ik} \times p_{jk} [d_{ij}]^2$$

Où P_i et P_j sont les abondances relatives, dans le site k , des espèces i et j respectivement, et d_{ij} est le coefficient de dissimilarité représentant la différence entre les deux espèces. Le coefficient de dissimilarité est en fait une mesure de distance entre les deux espèces. La distance de Gower a été calculée sur la matrice des traits fonctionnels des espèces à l'étude afin d'obtenir la distance entre chaque paire d'espèces dans l'espace matriciel des traits. Plus deux espèces sont distantes, plus elles sont dissimilaires. L'indice de RAO peut donc être considéré comme un indice de divergence fonctionnelle (Mason *et al.*, 2005). En plus d'être calculé pour la matrice totale des traits, l'indice de RAO a été calculé pour chacun des traits individuels afin de mieux comprendre le comportement de la divergence fonctionnelle à l'échelle du trait.

Analyse de composition

En complément, la réponse de la communauté a également été analysée au niveau de la composition. Des histogrammes ont été réalisés avec les variations d'abondance relative d'une sélection de taxons avant/après traitement. Ces taxons, au nombre de 20, avaient été préalablement sélectionnés à partir d'une ACP sur la matrice de variation d'importance relative des taxons selon la procédure suivante : Tout d'abord, les taxons présents dans moins de dix sous-blocs ont été retirés avant de procéder à l'ACP. Ensuite, parmi les taxons restants, ceux qui permettaient d'expliquer au-moins 3 % de la variance d'un des deux premiers axes ont été sélectionnés pour être affichés sous forme d'histogramme.

Effets des sites et des traitements sur les paramètres environnementaux, la richesse spécifique et les indices de diversité

L'effet du type de site et du type de traitement sur les différentes variables à l'étude (paramètres environnementaux et indices de diversité) a été testé grâce à des analyses de variance (ANOVA) à deux facteurs croisés fixes. Il est nécessaire de spécifier qu'il s'agit d'un cas de pseudoréplication, car les réplicats pour un même type de site proviennent tous du même grand dispositif relativement homogène. Le type de site se présentait comme un facteur à quatre niveaux et le type de traitement, comme un facteur à 12 niveaux. La significativité de l'effet du bloc sur les différentes variables à l'étude a également été testée afin d'en tenir compte dans l'interprétation des tests. Toutes les ANOVA présentant des facteurs à l'effet significatif ont été suivies d'un test post-hoc de Tukey. Les variables non normales ont été transformées à l'aide du logarithme naturel (Ln). Les variables qui ne respectaient toujours pas la normalité après une transformation Ln ou une transformation racine carrée ont pu être testées par une ANOVA à deux facteurs fixes et croisés par permutation (Anderson et Legendre, 1999).

La préparation des bases de données de traits fonctionnels et d'abondance des espèces en prévision des analyses multivariées a été effectuée sur le logiciel libre R 2.1.12.1 (R Development Core Team, 2012) et sur FileMakerPro 10.0V3 (Filemaker Inc., 2010). Les analyses multivariées ont été effectuées à l'aide du logiciel XL-Stat 2010.6.02 (Addinsoft, 2011) et les analyses de variance ont été effectuées sur le logiciel R.

2.4 RESULTATS

2.4.1 Variables environnementales mesurées deux ans après-traitement

Le type de site et le type de traitement ont un effet sur le PAR (%) moyen mesuré dans les différents traitements sans trouée. À la suite des tests de comparaison multiples par paires, chaque traitement se distingue des autres et l'ordre croissant d'augmentation du PAR (%) est le suivant : TT>OT>HT>BT (**figure 6a**). Le PAR (%) est également plus élevé dans les sites P1 et P2 par rapport à N2 (**figure 6b**).

La proportion de sol minéral au sein des sous-blocs était faible et variable (**figure 7**). L'ANOVA par permutation nous indique que l'interaction site*traitement est significative sans toutefois nous en indiquer les détails (**tableau 7**). On peut tout de même supposer que l'interaction, qui serait positive, se situe entre les plantations et les traitements à grande trouée, qui présentent globalement une plus grande proportion de sol minéral exposé que les mêmes traitements en forêt régénérée naturellement. La présence apparemment plus importante de sol minéral dans les traitements à grande trouée en plantation peut être expliquée par deux facteurs : les billes y ont été récupérées à l'aide d'un porteur sur roues plus imposant et la récupération a été effectuée en 2010 au lieu de 2009. L'été 2010 a été particulièrement pluvieux et, combiné à une machinerie de transport plus imposante, ceci a pu augmenter l'exposition du sol minéral par bris de la litière et de l'horizon organique.

Tableau 7. ANOVA des variables environnementales à l'étude en fonction de 2 facteurs fixes croisés (*site, traitement*)

| | Facteur fixe <i>Site</i> | Facteur fixe <i>Traitement</i> | Intéraction <i>Site * Traitement</i> |
|------------------------------|--------------------------|--------------------------------|--------------------------------------|
| Variable réponse | Valeur de P | Valeur de P | Valeur de P |
| PAR (%) | 0.008 | < 0.001 | 0.578 |
| Sol minéral (%) ¹ | 0.008 | 0.001 | 0.003 |

¹ ANOVA ayant été réalisée par test de permutation ($n=999$) à cause du non-respect des conditions d'application de l'ANOVA

Les valeurs de p en gras sont significatives au seuil $\alpha = 0.05$

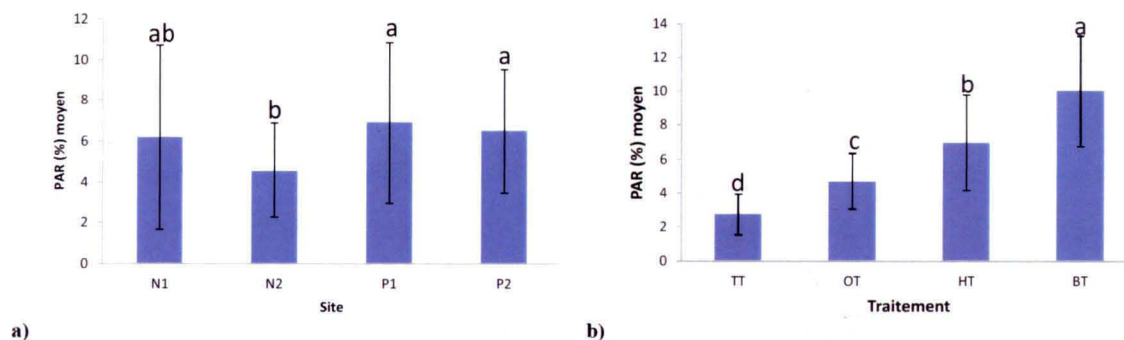


Figure 6. Fraction du rayonnement solaire dans le spectre d'activité photosynthétique (PAR %) se rendant à 100 cm du sol dans les différents sites d'étude **a)** et dans les différents traitements **b)**. Pour la figure **a)** on a calculé la moyenne du PAR (%) dans tous les traitements ($n=48$ en forêt régénérée naturellement et $n=60$ en plantation) afin d'observer l'effet du facteur site de l'ANOVA à deux facteurs fixes croisés (site et traitement) (**tableau 7**) et pour la figure **b)** on a calculé la moyenne du PAR (%) dans tous les sites pour un même traitement ($n=18$) afin d'observer l'effet du facteur traitement au sein de la même ANOVA (**tableau 7**). L'écart-type est représenté au-dessus de chaque barre. Les barres avec des lettres distinctes sont significativement différentes au seuil $\alpha = 0.05$ après un test post-hoc de Tukey ayant suivi l'ANOVA. Voir le **tableau 4** pour la définition des codes de traitements.

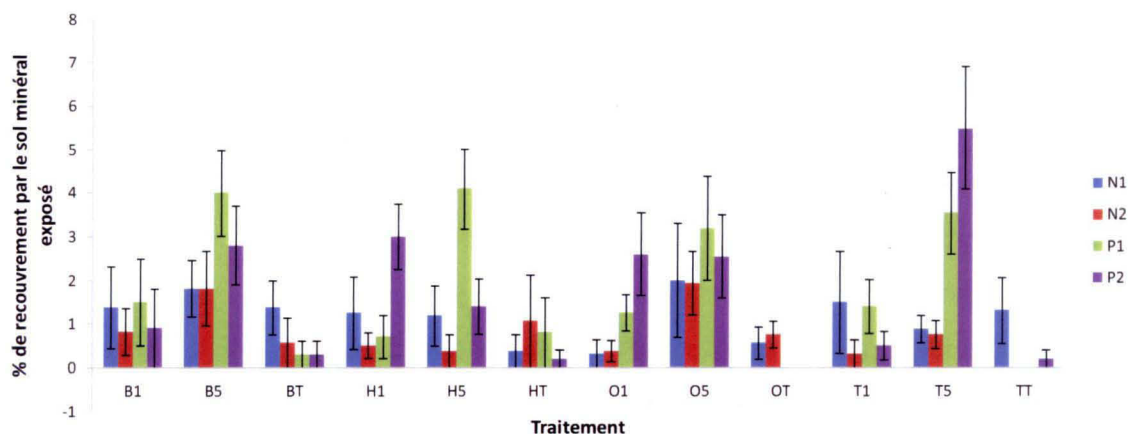


Figure 7. Proportion moyenne (%) du substrat occupé par le sol minéral, deux ans après-traitement, représentée pour l'ensemble des combinaisons de sites et de traitements (pour chaque combinaison : $n=4$ en forêt régénérée naturellement, $n=5$ en plantation). L'erreur-type est fournie au-dessus de chaque bande. L'ANOVA par permutation fait ressortir que l'interaction site * traitement est significative (**tableau 7**). Aucun test post-hoc n'a été réalisé car il s'agit d'une ANOVA par permutation. Voir le **tableau 4** pour la définition des codes de traitements.

2.4.2 Réponse fonctionnelle de la végétation sous-couvert deux ans après-traitement

Les deux premiers axes de l'ACP illustrent la distribution de la réponse des traits fonctionnels de la communauté végétale deux ans après traitement, dans les différentes combinaisons de traitements et de types de sites à l'étude (**Figure 8**). Les deux premiers axes de l'ACP permettent d'expliquer 31,10 % de la variance totale. L'axe F1, avec 19,97 % de la variance totale, représente un gradient d'intensité de traitement allant des traitements sans trouée à gauche aux traitements avec grande trouée à droite. Les traitements avec une petite trouée sont situés entre ces deux extrêmes. De façon générale, le type d'éclaircie a peu d'influence sur la position des barycentres de traitements. Tout de même, chez les traitements sans trouée ou à petite trouée, ceux qui n'ont pas été éclaircis sont généralement situés le plus à gauche de l'axe F1 et ceux qui ont été éclaircis par le bas sont généralement situés le plus à droite de l'axe F1.

Alors que la réponse des traits fonctionnels en forêt régénérée naturellement est uniquement répartie le long de l'axe F1, la réponse en plantation s'en distingue pour ce qui est des traitements à grande trouée et se retrouve plus près de l'axe F2. Après deux ans, la réponse des traits fonctionnels est essentiellement restreinte aux traitements à grande trouée et, dans une moindre mesure, aux traitements à petite trouée. Dans les deux cas, cette réponse peut être négative ou positive. Les espèces possédant les traits suivants ont répondu positivement (i.e. ont obtenu un % d'abondance relative plus grand deux ans après traitement qu'avant) à la pression environnementale résultant des traitements à grande trouée : la persistance de la banque de graines (SB_p), la production d'une grande quantité de semences chez les non-phanérophytes (SP_a), la clonalité extensive chez les phanérophtes (CS_Pce) et l'épizoochorie (DI_ae).

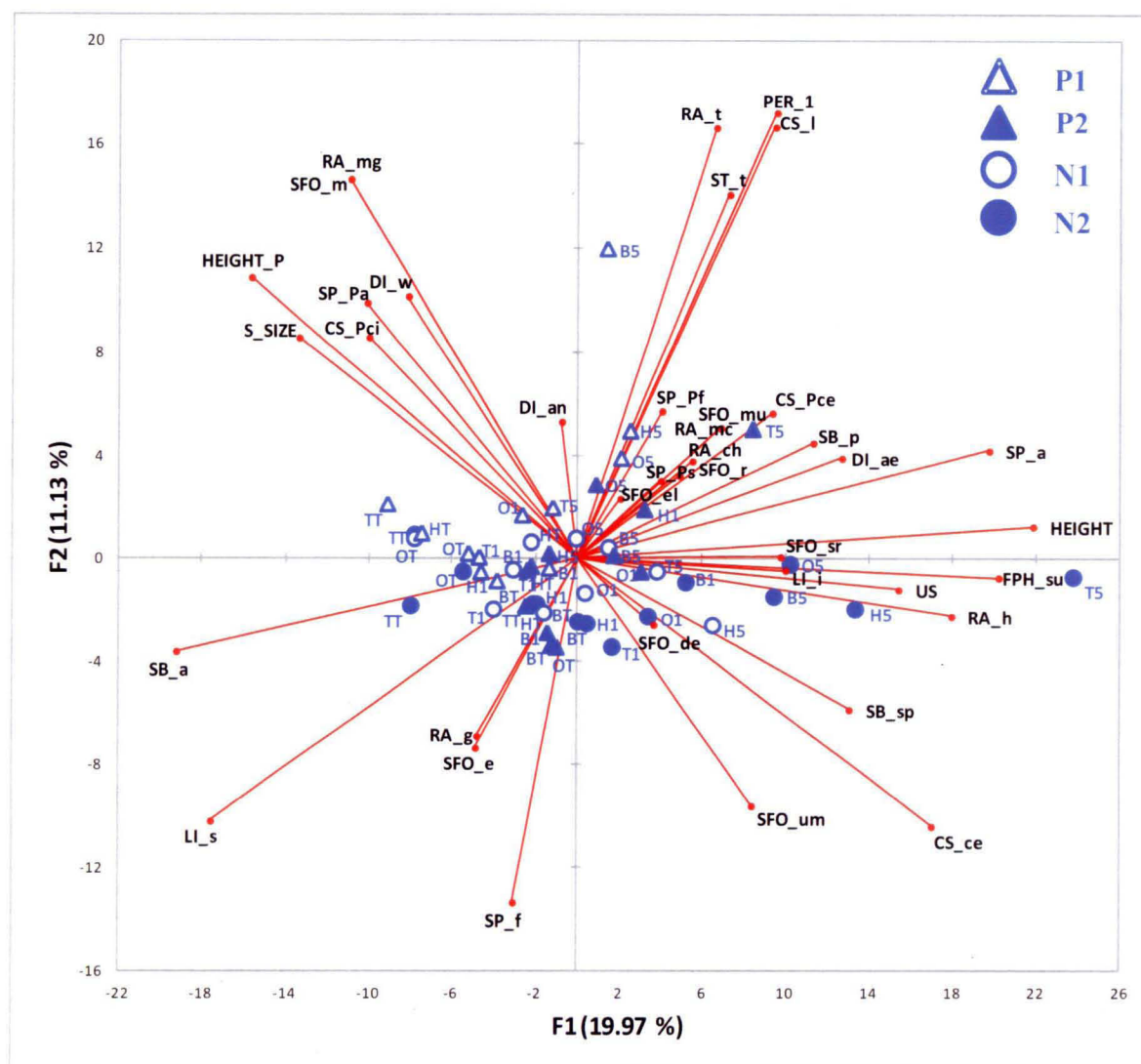


Figure 8. Représentation graphique des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice CWM de tous les réplicats des traitements à l'étude ($n=4$ en forêt naturelle, $n=5$ en plantation). Les barycentres de chaque combinaison de type de site/traitement sont représentés. Seuls les traits permettant d'expliquer plus de 0.12% de la variance d'un axe et présentant un cosinus carré de plus de 0.01 avec un des deux premiers axes sont représentés. Type de sites : P1 = plantation MS12; P2 = plantation MS22; N1 = forêt régénérée naturellement MS12; N2= forêt régénérée naturellement MS22. Voir le **tableau 4** pour la définition des codes de traitements. La signification des acronymes de traits fonctionnels est présentée dans le **tableau 3**.

Certains traits présentent des réponses positives plus importantes dans les traitements à grande trouée en plantation : le type biologique thérophyte (RA_t), un cycle de vie annuel ou bisannuel (PER_1), le statut exotique (ST_t) et la clonalité limitée chez les herbacées (CS_l). D'autres traits présentent des réponses positives plus importantes pour ce traitement

en forêt régénérée naturellement : la hauteur chez les non-phanérophytes (HEIGHT), l'intolérance à l'ombre (LI_i), la floraison tardive (FPH_su), la présence d'un organe de réserve (US), la clonalité extensive chez les non-phanérophytes (CS_ce) et la semi-persistance de la banque de graines (SB_sp). Finalement, les espèces possédant les traits suivants ont répondu négativement aux traitements à grande trouée : l'absence de banque de graines (SB_a), la tolérance à l'ombre (LI_s), la hauteur chez les phanérophytes (HEIGHT_p), le type biologique mégaphanérophyte (RA_mg) et la taille des semences (S_SIZE).

2.4.3 Indices de diversité

Effet du type de site

Le type de site a un effet significatif sur la richesse spécifique, l'indice de Simpson et sur plusieurs indices de RAO par trait, alors qu'il n'a pas d'effet sur l'indice de RAO général (**tableau 8**). Pour la richesse spécifique, aucun test post-hoc n'a pu être réalisé car il s'agissait d'une ANOVA par permutation. Cependant, un examen du tableau des richesses spécifiques (**tableau 9**) suggère que le site P1 a une richesse plus élevée que les autres sites et qu'au contraire, le site N2 a une richesse moins élevée que les autres sites. Suite au test post-hoc, on observe que le site P1 a un indice de Simpson plus élevé que tous les autres sites et que la forêt régénérée naturellement MS22 a un indice de Simpson plus faible que tous les autres sites. Pour ce qui est des indices de RAO par trait, on note que le degré de clonalité, le type de dispersion et la répartition des classes de hauteur sont plus divergents dans les forêts régénérées naturellement qu'en plantation. Au contraire, le degré de tolérance à l'ombre, la durée du cycle de vie et le type de structure foliaire sont plus divergents dans les plantations qu'en forêt régénérée naturellement.

Effet du type de traitement

Le type de traitement a un effet significatif sur l'indice de Simpson, sur l'indice de RAO général et sur certains indices de RAO par trait. Le type de traitement n'a pas d'effet

sur la richesse spécifique (**tableau 8**). Le test post-hoc révèle que les traitements O5 et T5 ont un indice de Simpson plus élevé que le traitement TT. Le test post-hoc révèle que la divergence fonctionnelle, telle que mesurée par l'indice de RAO général, est plus élevée dans les traitements à grande trouée que dans les traitements sans trouée et que dans certains traitements à petite trouée. La répartition des classes de hauteur est plus divergente dans le traitement TT que dans les traitements B5, H5 et O5 alors que les types de Raunkier sont plus divergents dans certains traitements sans trouée par rapport aux traitements à grande trouée. Le degré de tolérance à l'ombre, la durée du cycle de vie et le type de banque de graines sont plus divergents dans les traitements à grande trouée que dans la majorité des traitements sans trouée. Pour le type de structure foliaire, la divergence est plus grande dans B5, H5 et T5 par rapport à TT.

Intéraction

Seul l'indice de RAO du statut d'espèce est influencé par l'interaction du type de site et du type de traitement. En effet, le test post-hoc révèle que les quatre traitements à grande trouée du site P2 présentent une divergence plus élevée que la majorité des autres combinaisons de traitements et de sites.

2.4.4 Réponse compositionnelle de la végétation sous-couvert deux ans après-traitement

À partir des histogrammes de variation d'abondance relative des espèces sélectionnées (**Figure 9 et 10**), on peut faire ressortir quelques constats généraux. Tout d'abord, les augmentations d'abondance relative les plus fortes et les plus constantes sont presque toujours mesurées dans les traitements à grande trouée. Des augmentations notables mais habituellement moins importantes sont mesurées dans les traitements à petite trouée. Les traitements d'éclaircie sans trouée sont associés à des réponses à la fois faibles et fluctuantes, dont l'erreur-type élevée limite toute interprétation probante.

Si l'on se concentre sur les réponses spécifiques dans les traitements à grande ou petite trouée, on note que *Galeopsis tetrahit*, *Poaceae* spp. et *Taraxacum officinale* augmentent plus fortement en plantation qu'en forêt régénérée naturellement. Par ailleurs, *Galeopsis tetrahit* et *Taraxacum officinale* sont répertoriés presque uniquement en plantation (données non présentées). *Rubus idaeus* et dans une moindre mesure, *Ribes glandulosum*, augmentent plus fortement en forêt régénérée naturellement qu'en plantation. *Carex* spp., *Carex deweyana*, *Epilobium glandulosum*, *Potentilla norvegica* et *Poa pratensis* augmentent plus fortement sur le site P1 alors que *Prunus pensylvanica* augmente plus fortement sur le site N1. Par ailleurs, *Potentilla norvegica* et *Poa pratensis* sont répertoriés presque uniquement sur le site P1. *Lactuca biennis* et *Anaphalis margaritacea* présentent des augmentations similaires en forêt régénérée naturellement et en plantation. *Solidago canadensis* et *Epilobium angustifolium* présentent des augmentations avec une grande variabilité intra-traitement mais globalement plus importantes en traitement avec grande ou petite trouée, peu importe le type de site. *Acer spicatum*, *Cirsium arvense*, *Galium triflorum* et *Hieracium pilosella* présentent des réponses peu constantes intra-site et intra-traitement.

Un certain nombre d'espèces sont uniques à chaque site d'étude. Cependant, comme les quatre types de sites ne sont pas répliqués dans le cadre de l'étude, l'interprétation de ces données est plutôt spéculative. La liste complète des espèces uniques à chaque type de site est fournie à l'**annexe I**.

Tableau 8. ANOVA et tests post-hoc subséquents de différents indices de diversité en fonction de 2 facteurs fixes croisés (*site, traitement*)

| Indice | Facteur fixe Site | | | Facteur fixe Traitement | | | Intéraction Site * Traitement | | |
|-----------------------|--------------------------|-----------------------------------|---|-------------------------|----------------------|---|-------------------------------|----------------------|---|
| | valeur de p ¹ | valeur de P corrigée ² | Différences significatives après test post-hoc ³ | valeur de P | valeur de P corrigée | Différences significatives après test post-hoc | valeur de P | valeur de P corrigée | Différences significatives après test post-hoc |
| Simpson | <0.001 | | P1 > P2, N1, N2 et P2, N1 > N2 | <0.001 | | O5, T5 > TT | 0.519 | | |
| Richesse ⁴ | 0.001 | | NA ⁵ | 0.072 | | NA ⁵ | 0.559 | | NA ⁵ |
| <i>Indices de RAO</i> | | | | | | | | | |
| Général | 0.759 | | | <0.001 | | T5 > B1, O1, HT et T5, B5, O5 > BT, TT, T1 et T5, B5, O5, H5 > OT | 0.377 | | |
| CS | <0.001 | <0.001 | N2 > N1 > P1 > P2 | 0.849 | 1.000 | | 0.491 | 1.000 | |
| DI | <0.001 | <0.001 | N2 > N1, P1, P2 et N1 > P1 | 0.907 | 1.000 | | 0.504 | 1.000 | |
| FPH | 0.004 | 0.008 | P2 > P1 | 0.030 | 0.150 | | 0.205 | 1.000 | |
| HEIGHT | <0.001 | <0.001 | N2 > N1 > P2 > P1 | <0.001 | 0.001 | TT > B5, H5, O5 | 0.099 | 0.887 | |
| LI | <0.001 | <0.001 | P1 > P2 > N1 > N2 | <0.001 | <0.001 | T5, B5, O5, H5 > autres traitements | 0.631 | 1.000 | |
| PER | <0.001 | <0.001 | P1, P2 > N1, N2 | <0.001 | <0.001 | T5 > T1, O1, BT et T5, B5, O5, H5 > TT, OT, HT | 0.027 | 0.323 | |
| RA | 0.052 | 0.052 | | <0.001 | 0.002 | HT > B1, B5, H5, O5, T5 et H1 > B5 et OT > B5 | 0.328 | 1.000 | |
| S_SIZE | <0.001 | <0.001 | N1 > N2, P1, P2 | 0.252 | 0.755 | | 0.773 | 1.000 | |
| SB | <0.001 | <0.001 | N1, P1, P2 > N2 | <0.001 | <0.001 | T5, B5 > T1 et T5, B5, O5, H5 > TT, BT, OT, HT, O1 et H1, B1 > TT, OT | 0.063 | 0.672 | |
| SFO | <0.001 | <0.001 | P1 > P2 > N1 > N2 | 0.001 | 0.010 | B5, H5, T5 > TT | 0.678 | 1.000 | |
| SP | <0.001 | <0.001 | N2 < N1 et P2 < P1, N1 | 0.013 | 0.078 | | 0.599 | 1.000 | |
| ST | <0.001 | <0.001 | NA ⁶ | <0.001 | <0.001 | NA ⁶ | 0.001 | 0.007 | P1_B5, P1_O5, P1_T5, P1_H5 > autres traitements |
| US | <0.001 | <0.001 | P2 > P1 = N1 > N2 | 0.054 | 0.218 | | 0.061 | 0.672 | |

1 Les valeurs de P en gras sont significatives au seuil α de 0.05 et n'ont pas eu à subir de correction pour des tests multiples car elles font références à des tests uniques (Simpson, Richesse, RAO général)

2 Les valeurs de P en gras sont significatives au seuil α de 0.05. Il s'agit des cas où le nombre multiple de tests d'ANOVA demandait l'utilisation d'une correction des valeurs de P. La correction séquentielle de Bonferroni, tel qu'adaptée par Holm (1979) a été utilisée. Dans ces cas, c'est la valeur de P corrigée qui est vérifiée pour son niveau de significativité.

3 Le test de comparaisons multiples par paires utilisé est le test post-hoc de Tukey.

4 Pour la richesse spécifique, la part de variance expliquée par le bloc est plus importante que celle expliquée par les facteurs site et traitement et l'effet bloc est significatif dans P1 ($p=0.001$) et P2 ($p=0.006$) (données non-présentées)

5 Aucun test post-hoc réalisé car il s'agit d'une ANOVA par permutation.

6 En présence d'une interaction significative, les tests de comparaisons multiples par paires des facteurs fixes (Site et Traitement) ne peuvent pas être utilisés.

Tableau 9. Richesse spécifique 2 ans après traitement

| Type de site | Type | d'éclaircie | Richesse sans trouée | Richesse avec trouée 0.01 ha | Richesse avec trouée 0.05 ha |
|--------------|------|-------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|
| N1 | B | | 31 (± 11) | 32 (± 11) | 34 (± 6) |
| N1 | H | | 29 (± 5) | 32 (± 8) | 26 (± 2) |
| N1 | O | | 30 (± 12) | 31 (± 9) | 35 (± 14) |
| N1 | T | | 27 (± 5) ¹ | 29 (± 9) | 30 (± 3) |
| N2 | B | | 24 (± 3) | 27 (± 7) | 30 (± 7) |
| N2 | H | | 24 (± 6) | 26 (± 1) | 27 (± 6) |
| N2 | O | | 27 (± 16) | 23 (± 6) | 27 (± 2) |
| N2 | T | | 21 (± 5) ¹ | 22 (± 6) | 27 (± 4) |
| P1 | B | | 42 (± 6) | 39 (± 3) | 49 (± 7) |
| P1 | H | | 35 (± 10) | 37 (± 7) | 37 (± 10) |
| P1 | O | | 44 (± 8) | 41 (± 8) | 49 (± 8) |
| P1 | T | | 38 (± 4) ¹ | 47 (± 7) | 49 (± 10) |
| P2 | B | | 27 (± 9) | 24 (± 3) | 31 (± 14) |
| P2 | H | | 31 (± 7) | 37 (± 8) | 37 (± 6) |
| P2 | O | | 26 (± 4) | 30 (± 6) | 38 (± 8) |
| P2 | T | | 28 (± 9) ¹ | 34 (± 4) | 32 (± 4) |

¹ Il s'agit de la richesse spécifique des sous-blocs témoins sans éclaircie et sans trouée. Ces données servent de valeurs de référence avant-traitement (voir tableau 3).

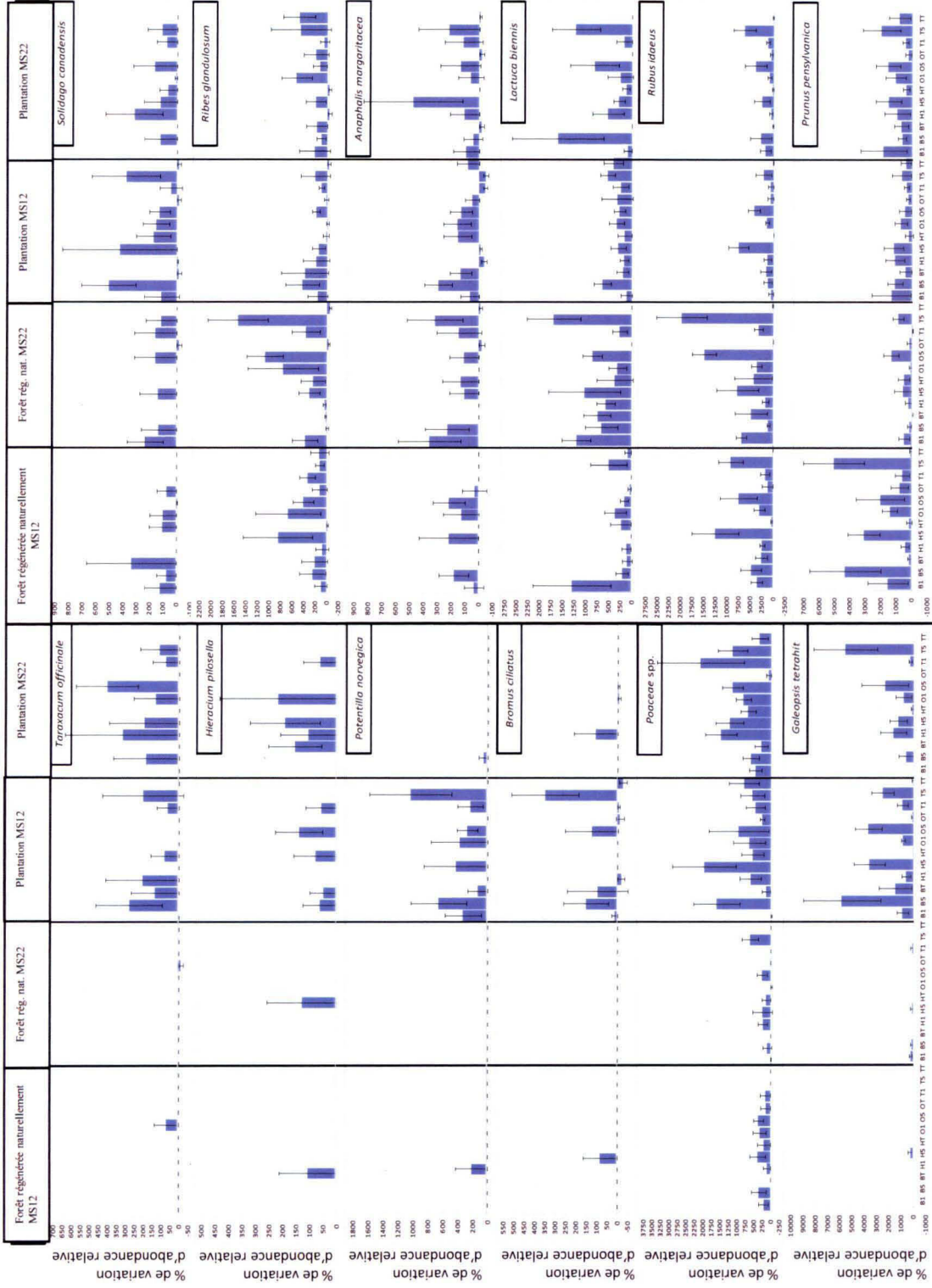


Figure 9. Histogrammes de la variation d'abondance relative (%) avant/après traitement d'espèces sélectionnées pour les quatre sites à l'étude

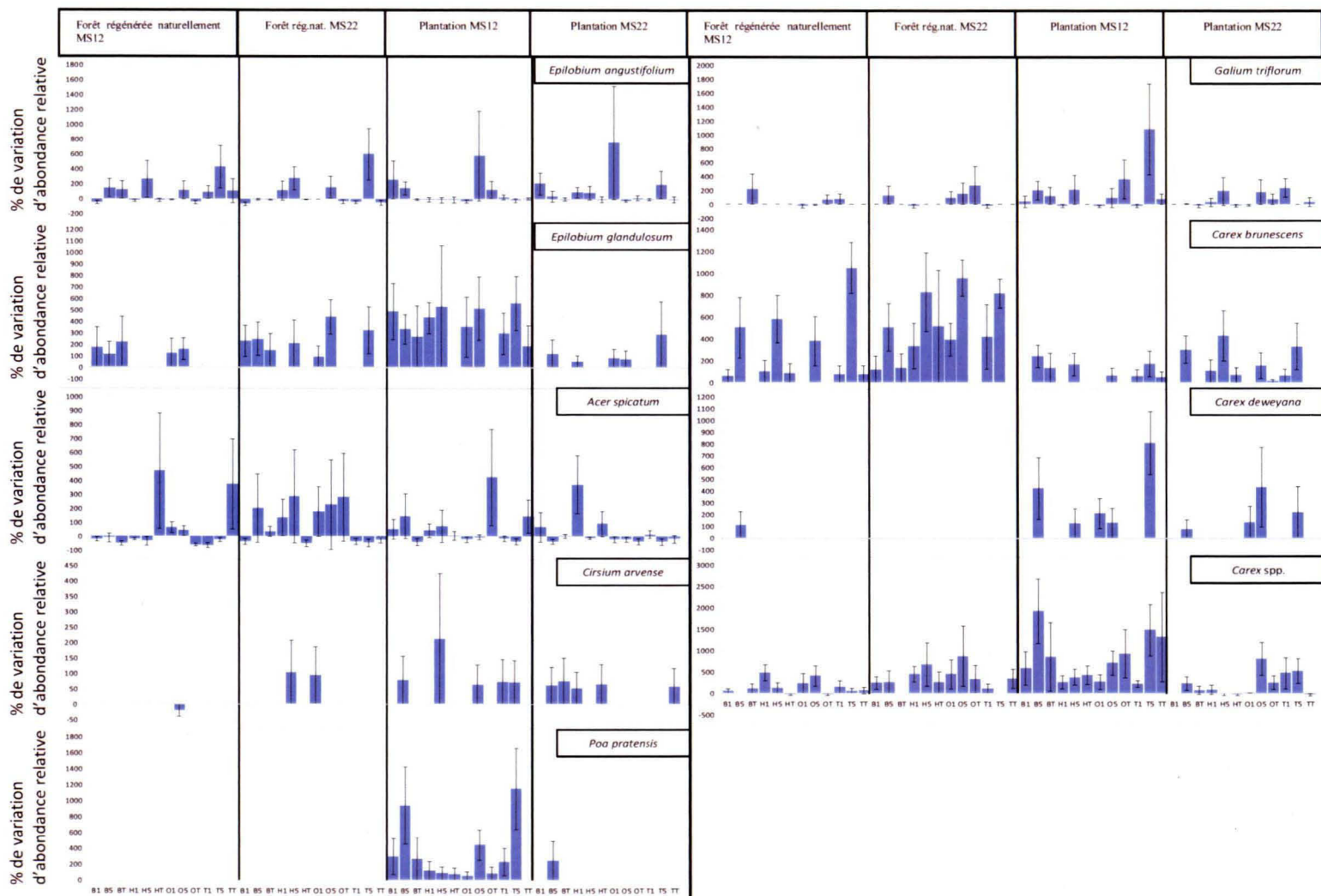


Figure 10. Suite des histogrammes de la variation d'abondance relative (%) avant/après traitement d'espèces sélectionnées pour les quatre sites à l'étude

2.5 DISCUSSION

Les jeunes forêts résineuses qui s'apprêtent à subir une éclaircie commerciale ont entamé la phase d'exclusion compétitive, qui peut durer plusieurs décennies en l'absence de perturbation (McCarthy et Weetman, 2007) et qui présente les diversités compositionnelles et fonctionnelles les plus faibles de toute la succession forestière (De Grandpré *et al.*, 1993; Jules *et al.*, 2008). L'éclaircie commerciale se présente donc comme un outil pouvant raccourcir et atténuer cette phase d'exclusion compétitive et ainsi augmenter l'abondance et la diversité de la végétation sous-couvert par rapport à un peuplement non-aménagé. Deux ans après traitement, il apparaît que certains traitements d'éclaircie commerciale entraînent des changements importants au sein de la végétation sous-couvert. La composition floristique et l'importance relative de certains traits fonctionnels sont modifiées, alors que les diversités fonctionnelle et spécifique augmentent. Cependant, la réponse de la végétation sous-couvert varie de façon importante en fonction du traitement et du type de site, de sorte qu'un examen en profondeur de l'effet de chacun de ces facteurs est nécessaire.

2.5.1 Effet du type de traitement sur la réponse de la végétation sous-couvert

Les réponses les plus fortes et les plus significatives de la végétation sous-couvert sont observées dans les traitements d'éclaircie à grande trouée, des réponses modérées sont observées dans les traitements à petite trouée et aucun changement n'est observé dans les traitements sans trouée. L'importance des trouées dans la réponse de la végétation sous-couvert à l'éclaircie commerciale a été documentée ailleurs (Parker *et al.*, 2001; Drapeau *et al.*, 2003; Fahey et Puettmann, 2008; Davis et Puettmann, 2009). La radiation solaire directe (Canham, 1988; Gray *et al.*, 2002), la température du sol (Gray *et al.*, 2002; Rees et Juday, 2002) et l'humidité relative du sol (Gray *et al.*, 2002; Zielonka et Piątek, 2004) sont plus élevées dans les trouées que dans les forêts éclaircies ou non-éclaircies adjacentes. Il s'agit de trois variables environnementales importantes dans l'explication de l'abondance et de la répartition des espèces à l'échelle d'un site (Anderson *et al.*, 1969; Beatty, 1984;

Chen *et al.*, 2004). De plus, ces trois variables environnementales tendent à augmenter de valeur à mesure que l'on augmente la taille des trouées (Gray *et al.*, 2002; Fahey et Puettmann, 2008). Nos grandes trouées présentent un ratio du diamètre de la trouée sur la hauteur moyenne du peuplement d'un peu plus de deux. Dans des trouées de ratio *diamètre/hauteur* similaires, on a observé la formation de gradient de lumière, de température du sol et d'humidité relative du sol, selon l'axe nord-sud, ce qui a contribué à augmenter la diversité globale de la végétation sous-couvert au sein de ces trouées (Canham, 1988; Fahey et Puettmann, 2007). Ce gradient, et la réponse associée de la végétation sous-couvert, n'ont pas été observés chez des trouées plus petites, de ratio *diamètre/hauteur* similaire à celui de nos petites trouées (Fahey et Puettmann, 2007). Des changements environnementaux moins importants au sein des petites trouées pourraient donc expliquer la réponse intermédiaire des traitements d'éclaircie à petite trouée par rapport aux traitements d'éclaircie sans trouée et à grande trouée. Par ailleurs, l'absence de réponse de la végétation sous-couvert dans nos traitements d'éclaircie sans trouée contraste quelque peu avec les constats d'augmentation de richesse spécifique (Son *et al.*, 2004; Ares *et al.*, 2010) et de recouvrement (Son *et al.*, 2004; Hanley, 2005) documentés dans d'autres études à court terme sur l'éclaircie commerciale. L'élément majeur derrière cette absence de réponse est peut-être la faible intensité des traitements d'éclaircie commerciale à l'étude. Notre traitement le plus intensif, l'éclaircie par le bas (B), n'entraîne la récolte que de 21 (± 7), 19.5 (± 6), 15.4 (± 4) et 10.3 (± 0.9) % du volume en moyenne dans les sites P2, N2, N1 et P1 respectivement. Les autres traitements d'éclaircie sans trouée n'entraînent jamais de niveaux de récolte au-dessus de 16.4 %. Or, dans les études de Parker *et al.* (2001) et de Son *et al.* (2004), on observe des changements significatifs de la végétation sous-couvert seulement à partir de niveaux de récolte d'environ 40 % du volume. Dans ces deux études, les essences récoltées étaient des genres *Pinus* et *Larix* respectivement. Ces deux genres sont reconnus pour laisser filtrer plus de lumière au sol que les autres genres résineux (Biswas et Mallik, 2010). Les genres dominants de notre étude, *Abies* et *Picea*, sont parmi ceux qui laissent filtrer le moins de lumière au sol dans l'est de l'Amérique du Nord (Messier *et al.*, 1998). Il est possible que des niveaux de récolte encore plus importants

soient nécessaires pour enclencher une réponse de la végétation sous-couvert dans nos peuplements. En effet, même après un traitement d'éclaircie par le bas, le % de PAR moyen mesuré atteignait seulement 10.03 (± 3.26) %, comparativement à 2.74 (± 1.21) % pour les sous-blocs témoins, ce qui est en deçà du niveau d'ensoleillement nécessaire pour entraîner une réponse importante et rapide de la végétation sous-couvert (Parker *et al.*, 2001; Carey, 2003; Son *et al.*, 2004). À titre d'exemple, Ricard et Messier (1996), ont trouvé qu'un PAR de 7% était nécessaire avant qu'une première tige de *R. idaeus* ne pousse, et qu'un PAR bien plus grand (25%) était nécessaire pour en retrouver de façon systématique et abondante.

Importance relative des traits fonctionnels

Dans les traitements à grande trouée et dans une moindre mesure, dans les traitements à petite trouée, les plantes portant les traits suivants ont connu de fortes augmentations d'abondance relative : banque de graines persistante, épizoochorie et production abondante de semences. Or, la germination de la banque de graines est initiée par des augmentations de température, d'humidité et de lumière (Carey, 2003; Naaf et Wulf, 2007) comme celles qu'entraînent la formation d'une trouée (Canham, 1988). La persistance de la banque de graines permet alors d'attendre entre deux perturbations et puis de germer massivement et rapidement suite à l'ouverture de la canopée (Grubb, 1988). Il s'agit d'un trait typique des espèces rudérales (Grime, 1977). Afin de maximiser leurs chances de profiter des perturbations ponctuelles du peuplement, ces espèces vont produire des quantités massives de semences et vont s'assurer qu'elles soient dispersées efficacement (Matlack, 1994; McIntyre *et al.*, 1999). Or, l'épizoochorie constitue l'un des moyens de dispersion les plus efficaces dans les écosystèmes forestiers (Miller *et al.*, 2002).

L'augmentation d'abondance relative des espèces rudérales s'est faite au détriment de celle des espèces tolérantes à l'ombre et ne formant pas de banques de graines, comme en témoigne la diminution de l'importance relative de ces traits dans l'ACP fonctionnelle. La plupart des espèces forestières de l'écosystème boréal de l'Est du Canada possèdent ces traits (Hart et Chen, 2006). Cependant, plusieurs nuances doivent être apportées sur ce

constat. Tout d'abord, les herbacées forestières ubiquistes de la forêt boréale (*Aralia nudicaulis*, *Maïenthemum canadense*, *Cornus canadensis*, *Clintonia borealis*...) présentent des abondances relatives similaires avant et après traitement (données non présentées). Ces espèces sont adaptées au régime de perturbation sévère de la forêt boréale (Ahlgren, 1960; Carleton et Maycock, 1980) de par la plasticité de leur feuillage qui leur permet de s'adapter aux nouvelles conditions de lumière et de température post-perturbation (Nelson *et al.*, 2007), et de par leur clonalité extensive qui leur permet d'éviter les microsites les plus défavorables tout en recherchant les microsites favorables (Roberts, 2004; Franklin *et al.*, 2007). Il faut également mentionner qu'aucune des espèces présentes de façon non sporadique dans les sites d'étude n'ont été éliminées des traitements à grande trouée (données non présentées). La diminution de l'importance relative des traits de tolérance à l'ombre et d'absence de banque de graines peut être associée au déclin de quelques espèces forestières ciblées. Il s'agit notamment de *Monotropa uniflora* et d'*Oxalis montana*, qui sont toutes deux réputées sensibles à l'aménagement forestier (Ramovs et Roberts, 2005; Moola et Vasseur, 2008). Ces plantes pourraient être classées parmi les plantes tolérantes au stress (sensu Grime, 1977) ce qui veut dire qu'elles vont croître lentement et ainsi tolérer des conditions environnementales difficiles permettant de limiter la compétition pour les ressources et l'espace. *M. uniflora*, qui est une plante mycohétérotrophe, décline probablement des suites de la modification de l'abondance et de la composition de ses hôtes mycorhiziens après la coupe forestière. En effet, ses hôtes mycorhiziens sont très spécifiques (Bidartondo et Bruns, 2001) et l'on sait que les coupes forestières modifient l'abondance et la composition des champignons mycorhiziens (Jones *et al.*, 2003). Dans le cas d'*O. acetosella* spp. *Montana*, elle tolère mal l'ouverture de la canopée (Grubb, 1988) et ses capacités de dispersion par ballistochorie sont limitées (Bierzychudek, 1982). Pour *M. Uniflora*, il est nécessaire d'apporter un bémol à l'interprétation des résultats. Les plantes mycohétérotrophes ont normalement une abondance et un couvert faible (Haeussler *et al.*, 2002) et leurs parties aériennes émergent presque uniquement lors d'épisodes de reproduction sexuée, qui ont une récurrence très variable selon les individus et les populations (Smith *et al.*, 2008). Ainsi, la méthode d'inventaire par transect n'apparaît pas

optimale pour obtenir une estimation de l'abondance de ces espèces. Le marquage et le suivi des populations serait une meilleure approche pour cerner les tendances démographiques de ces espèces (Smith *et al.*, 2008; McCormick *et al.*, 2009).

Indices de diversité

De façon globale, on assiste à une plus grande cohabitation entre espèces rudérales et espèces forestières dans les traitements à grande trouée par rapport à l'ensemble des autres traitements. Cette cohabitation n'est pas simplement un artéfact de la combinaison de deux types de conditions forestières contrastantes (éclaircie et trouée) au sein d'un traitement car la flore forestière était bel et bien retrouvée au sein des trouées (Olivier Deshaies, obs. pers.). D'autres études portant sur des traitements d'éclaircie commerciale avec trouée rapportent le même phénomène (Son *et al.*, 2004; Ares *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2011). Cette cohabitation plus importante a des implications sur les différents indices de diversité à l'étude.

Bien que la richesse n'ait pas été influencée significativement par le type de traitement (presque; $p=0.07$), la régularité de la communauté, telle que mesurée par l'indice de Simpson, est plus élevée dans les traitements à grande trouée par rapport au traitement témoin. Comme le suppose la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell, 1978), il semble que ces traitements aient relâché la pression exercée par les espèces compétitives, notamment les arbres et arbustes, et aient permis à des espèces moins compétitives de s'installer. L'abondance relative des espèces a ainsi subi un rééquilibrage vers la régularité, ce qui a pu entraîner l'augmentation de l'indice de Simpson (Taylor et Roberts, 2011).

Ensuite, l'indice de RAO général est plus élevé dans les traitements à grande trouée que dans la plupart des autres traitements. Cela signifie que la divergence fonctionnelle est globalement plus importante dans les traitements à grande trouée, i.e. que des espèces abondantes et fonctionnellement distinctes s'y côtoient de façon plus importante que dans les autres traitements. Cela s'explique par la cohabitation accrue des espèces rudérales et forestières, qui possèdent des syndromes de traits différents.

2.5.2 Effet du type de site sur la réponse de la végétation sous-couvert

La réponse de la végétation sous-couvert suite à l'éclaircie commerciale varie entre les sites à l'étude. Cette variabilité semble être expliquée, au-moins en partie, par l'origine et le type écologique des sites d'étude. Comme les quatre combinaisons potentielles d'origine et de type écologique ne sont représentées qu'une seule fois dans notre dispositif, les résultats du chapitre 1, tirés de la végétation sous-couvert de forêts d'âge et de condition similaire mais n'ayant pas subi d'éclaircie commerciale, ont été utilisés à titre comparatif.

Effet de l'origine des sites

L'abondance relative des espèces exotiques a augmenté davantage dans les traitements à grande trouée en plantation qu'en forêt régénérée naturellement. Les espèces exotiques étaient également plus abondantes en plantation qu'en forêt régénérée naturellement chez les différents répliquats prêts à être éclaircis commercialement du chapitre 1 et dans d'autres études comparant les mêmes origines de site (Ramovs et Roberts, 2005; Gachet *et al.*, 2007). Qu'est-ce qui explique la plus forte abondance des espèces exotiques en plantation? Ces espèces, pour coloniser et prospérer, doivent exploiter une nouvelle niche et/ou être plus compétitives que les espèces indigènes qu'elles remplacent (MacDougall *et al.*, 2009). Ici, c'est la préparation de terrain inhérente aux plantations qui, durant les premières années post-coupe, facilite leur établissement en augmentant l'exposition du sol minéral (Ramovs et Roberts, 2003) et en réduisant le couvert de la végétation résiduelle en compétition pour les ressources et l'espace (Halpern et Spies, 1995). Cependant, beaucoup de ces espèces exotiques sont intolérantes à l'ombre, présentent une courte durée de vie et une clonalité limitée, comme le suggère la forte corrélation entre ces différents traits sur l'ACP fonctionnelle (**figure 8**). Ainsi, elles voient leur abondance se réduire à mesure que la canopée se referme (Hart et Chen, 2006) et elles ne sont plus présentes qu'à l'état de trace chez des peuplements prêts à subir une éclaircie commerciale (Halpern *et al.*, 1999; chapitre 1 du présent mémoire). C'est la présence d'une

banque de graines persistante ou semi-persistante chez certaines (*Galeopsis tetrahit*, *Poa pratensis*...) et/ou une grande capacité de dispersion par anémochorie (*P. pratensis*, *Hieracium pilosella*, *Taraxacum officinale*...) ou épizoochorie (*G. tetrahit*) qui leur permet de s'installer rapidement sur des sites perturbés (McIntyre *et al.*, 1995; Roberts, 2004).

Ces traits typiques de la stratégie rudérale ne sont pas l'exclusivité des espèces exotiques. Beaucoup d'espèces indigènes, notamment chez les poacées, partagent ces traits et sont plus abondants en plantation qu'en forêt régénérée naturellement sur les sites du chapitre 1 et dans les traitements d'éclaircie à grande trouée. Les poacées sont souvent plus abondantes dans les jeunes plantations que dans les jeunes forêts régénérées naturellement (Roberts et Zhu, 2002; Huebner *et al.*, 2010) mais parfois seulement dans le cas de plantations post-agricoles, plus intensivement perturbées que les plantations à l'étude (Ramovs et Roberts, 2005; Gachet *et al.*, 2007).

C'est du côté des forêts régénérées naturellement que les espèces portant les traits suivants ont connu la plus grande augmentation d'abondance relative en traitements à grande trouée : type biologique hémicryptophyte, taille élevée chez les herbacées, grande production de semences et floraison tardive. Pourtant de nombreuses espèces possédant ces traits, comme *Lactuca biennis*, *Anaphalis margaritacea* et *Solidago canadensis*, augmentent de façon similaire en plantation et en forêt régénérée naturellement suite à l'ouverture de la canopée. C'est *R. idaeus* qui, bien qu'abondant en plantation, est nettement plus abondant en forêt régénérée naturellement et permet d'expliquer ce résultat. Pourtant, la préparation de terrain inhérente aux plantations ne devrait pas affecter négativement *R. idaeus* car il possède des structure végétatives suffisamment profondes pour lui permettre de survivre à des perturbations intensives telles que le feu (Flinn et Wein, 1977; Johnston et Woodard, 1985) tout comme son taux de germination et sa croissance augmentent suite à une exposition marquée du sol minéral (Mou *et al.*, 1993; Morin et Findlay, 2001). D'ailleurs, il est souvent répertorié parmi les espèces compétitrices abondantes dans les jeunes plantations (Simpson, 1949; Haeussler *et al.*, 1999; Bell *et al.*, 2011). Comme mentionné précédemment, la végétation sous-couvert est

plus diversifiée en plantation qu'en forêt régénérée naturellement. La préparation de terrain de nos plantations peut être considérée comme une préparation d'intensité modérée (Haeussler *et al.*, 1999; White, 2004). Or, une préparation de terrain modérée peut augmenter la diversité de niches écologiques disponibles et retarder le phénomène d'exclusion compétitive dans les premières années post-coupe (Haeussler *et al.*, 2002; Prévosto *et al.*, 2011; Guiasu et Guiasu, 2012). Ainsi, *R. idaeus* était probablement moins dominant en plantation qu'en forêt régénérée naturellement lors des premières années post-coupe et ceci a pu limiter la constitution de sa banque de graines. Après la création des trouées, sa dominance a ainsi pu être réduite en plantation.

Effet du type écologique

La richesse spécifique et l'indice de Simpson sont plus élevés sur le site P1 que sur le site N2; les autres sites se situant à mi-chemin entre les deux. Le même constat est observé avec les sites du chapitre 1 en ce qui concerne la richesse spécifique. Bien que le type écologique soit corrélé à la productivité sylvicole potentielle des sites au Québec (Belanger, 1995; Bédard, 2002; Fortin, 2005), il demeure que les deux types écologiques à l'étude forment un continuum étroit de conditions de sites et qu'un chevauchement, au niveau de leur productivité, est envisageable (Blouin et Berger, 2002). De surcroît, aucune mesure quantitative de la productivité des sites n'a été prise sur le terrain. Si l'on accepte la prémisse que les sites de type écologique MS12 sont plus productifs que les sites de type écologique MS22, on dénote une interaction entre l'origine et la productivité des sites : la plantation productive (P1) est la plus diversifiée des sites alors que la forêt régénérée naturellement moins productive (N2) est la moins diversifiée.

Comme mentionné précédemment, une préparation de terrain modérée réduit l'exclusion compétitive au sein de la végétation sous-couvert et permet aux espèces rudérales et exotiques de s'installer (Haeussler *et al.*, 2002; Wang et Chen, 2010; Prévosto *et al.*, 2011). Lorsque l'exclusion compétitive est limitée, on observe généralement une augmentation de la richesse spécifique à mesure que l'on augmente la productivité d'un site (Chen *et al.*, 2004; Odion et Sarr, 2007; Bartels et Chen, 2010) car on peut alors augmenter

considérablement le nombre d'espèces sans saturer le bassin de ressources disponibles (Chen et Taylor, 2012). Par ailleurs, les espèces rudérales (Grime, 1977; Chapin III, 1980) et les espèces exotiques (Harvey *et al.*, 1995; Haeussler *et al.*, 2002) sont connues pour mieux performer sur les sites productifs.

Les sites N2 du chapitre 1 et 2 présentent peu de taxons uniques mais un d'entre eux revêt un intérêt écologique particulier : *Goodyera* spp. Les *Goodyera* sont des plantes partiellement mycohétérotrophes (Cameron *et al.*, 2006; Waterman et Bidartondo, 2008) et tolérantes à l'ombre. Peu compétitives, les plantes qui possèdent ces traits n'ont pas la capacité de réagir promptement à des augmentations de nutriments comparé aux compétitives et rudérales (Chapin III *et al.*, 1983; Aerts, 1995). On connaît peu l'écologie des *Goodyera* mais elles semblent sensibles aux perturbations du sol et aux changements brusques de la luminosité suivant une coupe (Olivero et Hix, 1998; Haeussler *et al.*, 2007). Les *Goodyera* possèdent de surcroît un feuillage persistant. Or, quelques études tendent à démontrer que les forêts moins productives favorisent la flore invasculaire et les plantes forestières à feuillage persistant (Aerts et Chapin III, 1999; Chen *et al.*, 2004). En ajoutant *O. acetosella* ssp. *Montana* et *M. uniflora*, deux espèces plus abondantes en forêt régénérée naturellement moins productive (voir chapitre 1), on dénote un syndrome d'espèces peu compétitives, tolérantes au stress, dont les besoins écologiques semblent comblés là où la plupart des espèces ne trouvent pas leur compte.

2.5.3 Perspectives spatiales et temporelles sur les effets des traitements d'éclaircie commerciale

En réduisant la densité des peuplements et en augmentant la disponibilité de la lumière, les traitements d'éclaircie commerciale visent à réduire la phase d'exclusion compétitive en durée et en intensité. À l'échelle du site, on augmente la diversité de la végétation sous-couvert. Cependant, si l'on décidait d'appliquer ces types d'éclaircie commerciale dans toutes les jeunes forêts d'une région donnée, on pourrait assister à la dégradation de certains pans de la biodiversité forestière à l'échelle régionale.

À mesure que l'on réduit la phase d'exclusion compétitive, on réduit également les probabilités que des microsites denses, fermés et humides soient développés et maintenus pour plusieurs années au sein des peuplements. Ces conditions agissent normalement comme un filtre environnemental permettant notamment de réduire l'abondance des espèces rudérales (Hart et Chen, 2006) et l'abondance et la vigueur des arbustes à clonalité extensive (par exemple : *A. spicatum*, Aubin *et al.*, 2005). Si l'on réduit la phase d'exclusion compétitive, on pourrait assister à une nouvelle phase de recrutement des espèces rudérales au détriment des espèces forestières, car les premières forment la majeure partie de la banque de graines (Halpern et Spies, 1995; Halpern *et al.*, 1999). Si les arbustes à clonalité extensive ne subissent pas de phase de suppression, ils peuvent se répandre jusqu'à former un couvert dense réduisant la diversité de la végétation sous-couvert (Royo et Carson, 2006; Naaf et Wulf, 2012). Au contraire, si la phase d'exclusion compétitive est maintenue, certaines espèces dites tolérantes au stress peuvent résister aux conditions difficiles puis se répandre dans les microsites peu favorables au reste de la flore (Aerts et Chapin III, 1999; Rees et Juday, 2002; Moola et Vasseur, 2008). Dans les forêts boréales, il s'agit principalement de plantes vasculaires comme les mycohétérotrophes, ou bien de mousses et lichens de fin de succession (Haeussler *et al.*, 2002; Thompson, 2003). Si elles sont éliminées d'un site donné, ces espèces peuvent prendre plusieurs décennies avant de recoloniser le site, et beaucoup plus avant de retrouver leur niveau d'abondance d'avant perturbation (Alaback, 1982; Moola et Vasseur, 2004). Au fil des rotations, on pourrait assister à la dominance de plus en plus grande des espèces rudérales et compétitives au détriment de la flore tolérante au stress (Halpern et Spies, 1995; Halpern *et al.*, 1999).

2.6 CONCLUSION

Dans tous les types de forêt à l'étude, des traitements d'éclaircie avec trouée sont nécessaires pour engendrer des changements au sein de la végétation sous-couvert. Les conditions de lumière très hétérogènes au sein de ces traitements, allant d'une ouverture complète à une fermeture complète, ont permis la cohabitation des plantes rudérales et des plantes forestières, tant ligneuses qu'herbacées. Il en résulte une augmentation de la régularité de la communauté, une augmentation de la divergence fonctionnelle et une augmentation générale de l'importance relative des espèces rudérales et de leurs traits distinctifs. Lorsqu'on s'attarde à la réponse fine dans les quatre types de sites à l'étude, on note que les plantations et les forêts régénérées naturellement ne répondent pas tout à fait de la même façon, et cela semble dû à leur perturbation d'origine, qui maintient son empreinte jusqu'à aujourd'hui. Ces résultats appuient directement la théorie de la perturbation intermédiaire, tant du point de vue de la perturbation d'origine que des traitements d'éclaircie commerciale car il s'agit tous de traitements d'intensité intermédiaire (au sens de Connell (1978)), qui ont laissé des legs biologiques du peuplement précédent auxquels sont venus se greffer de nouveaux éléments se chargeant d'occuper les nouvelles niches disponibles. Bien que la diversité floristique soit, somme toute, plus importante en plantation ainsi qu'à la suite de traitements d'éclaircie à grande trouée, il est important de rappeler que la conservation des espèces sensibles n'est pas nécessairement assurée par le maintien d'une diversité maximale à l'échelle locale (Haeussler *et al.*, 2002). Certains éléments floristiques plus sensibles aux perturbations seront inévitablement exclus si l'on maximise toujours les perturbations intermédiaires à toutes les échelles. Le maintien du phénomène naturel d'exclusion compétitive, et par conséquent la non-application de l'éclaircie commerciale, devrait être envisagée pour une partie des jeunes peuplements afin de maximiser la diversité à l'échelle régionale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Addinsoft (2011). XL-STAT logiciel de traitement statistique pour Microsoft EXCEL.

Aerts, R. (1995). The advantages of being evergreen. Trends in Ecology and Evolution **10**(10): 402-407.

Aerts, R. et F.S. Chapin III (1999). The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. Advances in Ecological Research. **30**: 1-67.

Ahlgren, C.E. (1960). Some Effects of Fire on Reproduction and Growth of Vegetation in Northeastern Minnesota. Ecology **41**(3): 431-445.

Alaback, P.B. (1982). Dynamics of understory biomass in Sitka spruce- western hemlock forests of southeast Alaska. Ecology **63**(6): 1932-1948.

Anderson, M.J. et P. Legendre (1999). An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. Journal of Statistical Computation and Simulation **62**(3): 271-303.

Anderson, R.C., O.L. Loucks et A.M. Swain (1969). Herbaceous response to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. Ecology **50**(2): 255-263.

Ares, A., A.R. Neill et K.J. Puettmann (2010). Understory abundance, species diversity and functional attribute response to thinning in coniferous stands. Forest Ecology and Management **260**(7): 1104-1113.

Aubin, I., S. Gachet, C. Messier et A. Bouchard (2007). How resilient are northern hardwood forests to human disturbance? An evaluation using a plant functional group approach. Ecoscience **14**(2): 259-271.

- Aubin, I., C. Messier et D. Kneeshaw (2005). Population structure and growth acclimation of mountain maple along a successional gradient in the southern boreal forest. Ecoscience **12**(4): 540-548.
- Azeria, E.T., M. Bouchard, D. Pothier, D. Fortin et C. Hébert (2011). Using biodiversity deconstruction to disentangle assembly and diversity dynamics of understorey plants along post-fire succession in boreal forest. Global Ecology and Biogeography **20**(1): 119-133.
- Bartels, S.F. et H.Y.H. Chen (2010). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? Ecology **91**(7): 1931-1938.
- Beatty, S.W. (1984). Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. Ecology **65**(5): 1406-1419.
- Bédard, S. (2002). L'estimation du potentiel de croissance des stations forestières: exemple du sous-domaine de la sapinière à bouleau jaune de l'Est du Québec. Québec, Direction de la recherche forestière, Forêt Québec.
- Belanger, L. (1995). Balsam fir site indices in the subdomain ecology of the humid balsam fir-white birch. The Forestry Chronicle **71**(3): 317-325.
- Bell, F.W., J. Dacosta, M. Penner, A. Morneau, A. Stinson, B. Towill, N.J. Luckai et J. Winters (2011). Longer-term volume trade-offs in spruce and jack pine plantations following various conifer release treatments. The Forestry Chronicle **87**(2): 235-250.
- Bidartondo, M.I. et T.D. Bruns (2001). Extreme specificity in epiparasitic *Monotropoideae* (*Ericaceae*): Widespread phylogenetic and geographical structure. Molecular Ecology **10**(9): 2285-2295.
- Bierzuchudek, P. (1982). Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs : a review. New phytologist **90**: 757-776.
- Biswas, S.R. et A.U. Mallik (2010). Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. Ecology **91**(1): 28-35.

- Blouin, J. et J.-P. Berger (2002). Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 4f - Collines des moyennes Appalaches. Ministère des Ressources naturelles du Québec; Forêt Québec; Direction des inventaires forestiers; Division de la classification écologique et productivité des stations. Québec: 176p.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. Journal of Vegetation Science **16**(5): 533-540.
- Bouchard, M. et D. Pothier (2011). Long-term influence of fire and harvesting on boreal forest age structure and forest composition in eastern Québec. Forest Ecology and Management **261**(4): 811-820.
- Bouchard, M. et D. Pothier (2011). Long-term influence of fire and harvesting on boreal forest age structure and forest composition in eastern Québec. Forest Ecology and Management **261**(4): 811-820.
- Boucher, Y., D. Arseneault, L. Sirois et L. Blais (2009). Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. Landscape Ecology **24**(2): 171-184.
- Cameron, D.D., J.R. Leake et D.J. Read (2006). Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. New Phytologist **171**(2): 405-416.
- Canham, C.D. (1988). An Index For Understory Light Levels in and Around Canopy Gaps. Ecology **69**(5): 1634-1638.
- Canham, C.D., J.S. Denslow, W.J. Platt, J.R. Runkle, T.A. Spies et P.S. White (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. Canadian journal of forest research **20**(5): 620-631.
- Carey, A.B. (2003). Biocomplexity and restoration of biodiversity in temperate coniferous forest: Inducing spatial heterogeneity with variable-density thinning. Forestry **76**(2): 127-136.

- Carleton, T.J. (2000). Vegetation responses to the managed forest landscape of central and northern Ontario. In Ecology of a managed landscape: patterns and processes of forest landscapes in Ontario. Vancouver, UBC Press: 178-197.
- Carleton, T.J. et P.F. Maycock (1980). Vegetation of the Boreal Forests South of James Bay: Non-Centered Component Analysis of the Vascular Flora. Ecology **61**(5): 1199-1212.
- Chapin III, F.S. (1980). The Mineral Nutrition of Wild Plants. Annual Review of Ecology and Systematics **11**(1): 233-260.
- Chapin III, F.S., P.R. Tryon et K. Van Cleve (1983). Influence of phosphorus on growth and biomass distribution of Alaskan taiga tree seedlings. Canadian Journal of Forest Research **13**(6): 1092-1098.
- Chen, H.Y.H., S. Légaré et Y. Bergeron (2004). Variation of the understory composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northern British Columbia, Canada. Canadian Journal of Botany **82**(9): 1314-1323.
- Chen, H.Y.H. et A.R. Taylor (2012). A test of ecological succession hypotheses using 55-year time-series data for 361 boreal forest stands. Global Ecology and Biogeography **21**(4): 441-454.
- Coates, K.D. et P.J. Burton (1997). A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. Forest Ecology and Management **99**(3): 337-354.
- Comité consultatif scientifique du manuel d'aménagement forestier (2003). Éclaircie commerciale pour le groupe de production prioritaire SEPM (Avis scientifique). Ministère des ressources naturelles et de la faune. Québec, Gouvernement du Québec.
- Commission Coulombe (2004) Rapport de la Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. DOI: <http://www.commission-foret.qc.ca/rapportfinal.htm>

- Conférence Régionale des ÉluEs du Bas-Saint-Laurent (2010). Plan régional de développement intégré des ressources et du territoire (PRDIRT). Rimouski, Québec: 284p.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. Science **199**(4335): 1302-1310.
- Davis, L.R. et K.J. Puettmann (2009). Initial response of understory vegetation to three alternative thinning treatments. Journal of Sustainable Forestry **28**(8): 904-934.
- De Grandpré, L., D. Gagnon et Y. Bergeron (1993). Changes in the Understory of Canadian Southern Boreal Forest after Fire. Journal of Vegetation Science **4**(6): 803-810.
- de Römer, A.H., D.D. Kneeshaw et Y. Bergeron (2007). Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada: Do canopy gaps influence stand development? Journal of Vegetation Science **18**(6): 815-826.
- Dodson, E.K., A. Ares et K.J. Puettmann (2012). Early responses to thinning treatments designed to accelerate late successional forest structure in young coniferous stands of Western Oregon, USA. Canadian Journal of Forest Research **42**(2): 345-355.
- Dodson, E.K., K.L. Metlen et C.E. Fiedler (2007). Common and uncommon understory species differentially respond to restoration treatments in ponderosa pine/Douglas-fir forests, Montana. Restoration Ecology **15**(4): 696-708.
- Dodson, E.K. et D.W. Peterson (2010). Dry coniferous forest restoration and understory plant diversity: The importance of community heterogeneity and the scale of observation. Forest Ecology and Management **260**(10): 1702-1707.
- Drapeau, P., A. Leduc, Y. Bergeron, S. Gauthier et J.P. Savard (2003). Bird communities of old spruce-moss forests in the Clay Belt region: Problems and solutions in forest management. The Forestry Chronicle **79**(3): 531-540.

- Dupuis, S., D. Arseneault et L. Sirois (2011). Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada. Journal of Vegetation Science **22**(3): 564-575.
- Environnement Canada. (2009). DOI :
http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html
- Fahey, R.T. et K.J. Puettmann (2007). Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. Journal of Ecology **95**(5): 1098-1109.
- Fahey, R.T. et K.J. Puettmann (2008). Patterns in spatial extent of gap influence on understory plant communities. Forest Ecology and Management **255**(7): 2801-2810.
- Filemaker Inc. (2010). FileMakerPro 10.0V3.
- Flinn, M.A. et R.W. Wein (1977). Depth of underground plant organs and theoretical survival during fire. Canadian Journal of Botany **55**(19): 2550-2554.
- Fortin, M. (2005). Retrospective study of the diameter growth of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.) in mixed stands after a diameter limit cutting. The Forestry Chronicle **81**(6): 791-800.
- Franklin, J.F., R.J. Mitchell et B.J. Palik (2007). Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry. Gen. Tech. Rep. NRS-19. U.S. Department of Agriculture; Forest Service; Northern Research Station. Newtown Square, PA: 44p.
- Franklin, J.F., T.A. Spies, R. Van Pelt, A.B. Carey, D.A. Thornburgh, D.R. Berg, D.B. Lindenmayer, M.E. Harmon, W.S. Keeton, D.C. Shaw, K. Bible et J.Q. Chen (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. Forest Ecology and Management **155**: 399-423
- Gachet, S., A. Leduc, Y. Bergeron, T. Nguyen-Xuan et F. Tremblay (2007). Understorey vegetation of boreal tree plantations: Differences in relation to previous land use and natural forests. Forest Ecology and Management **242**(1): 49-57.

- Gagné, L. (2009). Conversion des jeunes forêts équiennes d'origine naturelle et artificielle vers une structure inéquienne/irrégulière, Devis de recherche (Env 9300), Université du Québec à Rimouski, Université du Québec à Montréal.
- Gagné, L., Sirois, L. et L. Lavoie, (2009). Conversion de jeunes forêts équiennes d'origine naturelle et artificielle vers une structure irrégulière dans un contexte écosystémique (Bas-St-Laurent, Québec). Rapport d'étape présenté au Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec. Rimouski, Québec.: 29p.
- Gleason, H.A. et A. Cronquist (1991). Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. 2nd. ed., Bronx, N.Y. (USA), New York Botanical Garden. 910p.
- Gray, A.N., T.A. Spies et M.J. Easter (2002). Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. Canadian journal of forest research **32**(2): 332-343.
- Grenon, F., J.-M. Lussier et L. Sirois (2007). Conversion des jeunes forêts du Bas-Saint-Laurent en peuplements inéquiennes dans un contexte d'aménagement forestier écosystémique : Simulation d'interventions sylvicoles, Université du Québec à Rimouski, et Service canadien des forêts, Centre canadien sur la fibre de bois.
- Grime, J.P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. The American Naturalist **111**(982): 1169-1194.
- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology **86**(6): 902-910.
- Grondin, P., J. Blouin et P. Racine (1998). Rapport de classification écologique : sapinière à bouleau jaune de l'Est. Rapport #RN99-3046. Ministère des Ressources naturelles du Québec; Direction des inventaires forestiers. Québec.
- Grubb, P.J. (1988). The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales. Annales Zoologici Fennici **25**(1): 23-36.

- Guiasu, R.C. et S. Guiasu (2012). The weighted Gini-Simpson index: Revitalizing an old index of biodiversity. International Journal of Ecology, Volume 2012.
- Haeussler, S., L. Bedford, J.O. Boateng et A. MacKinnon (1999). Plant community responses to mechanical site preparation in northern interior British Columbia. Canadian Journal of Forest Research **29**(7): 1084-1100.
- Haeussler, S., L. Bedford, A. Leduc, Y. Bergeron et J.M. Kranabetter (2002). Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest. Silva Fennica **36**(1): 307-327.
- Haeussler, S., Y. Bergeron, S. Brais et B.D. Harvey (2007). Natural dynamics-based silviculture for maintaining plant biodiversity in *Populus tremuloides*-dominated boreal forests of eastern Canada. Canadian Journal of Botany **85**(12): 1158-1170.
- Halpern, C.B. (1989). Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. Ecology **70**(3): 704-720.
- Halpern, C.B., S.A. Evans et S. Nielson (1999). Soil seed banks in young, closed-canopy forests of the Olympic Peninsula, Washington: Potential contributions to understory reinitiation. Canadian Journal of Botany **77**(7): 922-935.
- Halpern, C.B. et T.A. Spies (1995). Plant Species Diversity in Natural and Managed Forests of the Pacific Northwest. Ecological Applications **5**(4): 913-934.
- Hanley, T.A. (2005). Potential management of young-growth stands for understory vegetation and wildlife habitat in southeastern Alaska. Landscape and Urban Planning **72**(1-3): 95-112.
- Hart, S.A. et H.Y.H. Chen (2006). Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. Critical Reviews in Plant Sciences **25**(4): 381-397.
- Harvey, B.D., A. Leduc et Y. Bergeron (1995). Early postharvest succession in relation to site type in the southern boreal forest of Quebec. Canadian Journal of Forest Research **25**(10): 1658-1672.

- Huebner, C.D., K.W. Gottschalk, G.W. Miller et P.H. Brose (2010). Restoration of three forest herbs in the liliaceae family by manipulating deer herbivory and overstorey and understorey vegetation. Plant Ecology and Diversity **3**(3): 259-272.
- Johnston, M. et P. Woodard (1985). The effect of fire severity level on postfire recovery of hazel and raspberry in east-central Alberta. Canadian Journal of Botany **63**(4): 672-677.
- Jones, M.D., D.M. Durall et J.W.G. Cairney (2003). Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. New Phytologist **157**(3): 399-422.
- Jules, M.J., J.O. Sawyer et E.S. Jules (2008). Assessing the relationships between stand development and understory vegetation using a 420-year chronosequence. Forest Ecology and Management **255**(7): 2384-2393.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N.S.G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quétier, A. Thébault et A. Bonis (2008). Assessing functional diversity in the field - Methodology matters! Functional Ecology **22**(1): 134-147.
- MacDougall, A.S., B. Gilbert et J.M. Levine (2009). Plant invasions and the niche. Journal of Ecology **97**(4): 609-615.
- Mason, N.W.H., D. Mouillot, W.G. Lee et J.B. Wilson (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos **111**: 112-118.
- Matlack, G.R. (1994). Plant Species Migration in a Mixed-History Forest Landscape in Eastern North America. Ecology **75**(5): 1491-1502.
- McCarthy, J.W. et G. Weetman (2007). Self-thinning dynamics in a balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) insect-mediated boreal forest chronosequence. Forest Ecology and Management **241**(1-3): 295-309.
- McCormick, M.K., D.F. Whigham, J.P. O'Neill, J.J. Becker, S. Werner, H.N. Rasmussen, T.D. Bruns et D.L. Taylor (2009). Abundance and distribution of *Corallorhiza*

- odontorhiza* reflect variations in climate and ectomycorrhizae. Ecological Monographs **79**(4): 619-635.
- McIntyre, S., S. Lavorel, J. Landsberg et T.D.A. Forbes (1999). Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits, Journal of Vegetation Science **10**(5): 621-630.
- McIntyre, S., S. Lavorel et R.M. Tremont (1995). Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. Journal of Ecology **83**(1): 31-44.
- Messier, C., S. Parent et Y. Bergeron (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. Journal of Vegetation Science **9**(4): 511-520.
- Miller, T.F., D.J. Mladenoff et M.K. Clayton (2002). Old-growth northern hardwood forests: Spatial autocorrelation and patterns of understory vegetation. Ecological Monographs **72**(4): 487-503.
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (2002). L'élimination des phytocides chimiques dans les forêts du Québec : une première au Canada. Info-Forêt, Numéro 74, Juin 2002.
- Moola, F.M. et L. Vasseur (2004). Recovery of late-seral vascular plants in a chronosequence of post-clearcut forest stands in coastal Nova Scotia, Canada. Plant Ecology **172**(2): 183-197.
- Moola, F.M. et L. Vasseur (2008). The maintenance of understory residual flora with even-aged forest management: A review of temperate forests in northeastern North America. Environmental Reviews **16**: 141-155.
- Moola, F.M. et L. Vasseur (2009). The importance of clonal growth to the recovery of *Gaultheria procumbens* L. (*Ericaceae*) after forest disturbance. Plant Ecology **201**(1): 319-337.
- Morin, A. et S. Findlay (2001). *Biodiversité : tendances et processus*, <http://simulium.bio.uottawa.ca/bio3515/pdf/presentations/02-Biodiversite.pdf>.

- Mou, P., T.J. Fahey et J.W. Hughes (1993). Effects of soil disturbance on vegetation recovery and nutrient accumulation following whole-tree harvest of a northern hardwood ecosystem. Journal of Applied Ecology **30**(4): 661-675.
- Naaf, T. et M. Wulf (2007). Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. Forest Ecology and Management **244**(1-3): 141-149.
- Naaf, T. et M. Wulf (2012). Plant community assembly in temperate forests along gradients of soil fertility and disturbance. Acta Oecologica **39**: 101-108.
- Nelson, C.R., C.B. Halpern et J.A. Antos (2007). Variation in responses of late-seral herbs to disturbance and environmental stress. Ecology **88**(11): 2880-2890.
- Nilsson, M.C. et D.A. Wardle (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest. Frontiers in Ecology and the Environment **3**(8): 421-428.
- Nyland, R.D. (2002). Silviculture: Concepts and Applications, Second ed. NY, McGraw-Hill Co. 704p.
- Observatoire de la Foresterie du Bas-Saint-Laurent (2007). Habitats et biodiversité au Bas-Saint-Laurent : Analyses et réflexions. 12p.
- Odion, D.C. et D.A. Sarr (2007). Managing disturbance regimes to maintain biological diversity in forested ecosystems of the Pacific Northwest. Forest Ecology and Management **246**: 57-65.
- Olivero, A.M. et D.M. Hix (1998). Influence of Aspect and Stand Age on Ground Flora of Southeastern Ohio Forest Ecosystems. Plant Ecology **139**(2): 177-187.
- Osem, Y., E. Zangy, E. Bney-Moshe et Y. Moshe (2011). Understory woody vegetation in manmade Mediterranean pine forests: variation in community structure along a rainfall gradient. European Journal of Forest Research **131**(3): 693-704.

- Paquette, A., A. Bouchard et A. Cogliastro (2007). A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. Forest Ecology and Management **242**(2&3): 800-804.
- Parent, B. (2010). Ressources et industries forestières, portrait statistique édition 2010. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec; Direction du développement de l'industrie des produits forestiers.
- Parker, W.C., K.A. Elliott, D.C. Dey, E. Boysen et S.G. Newmaster (2001). Managing succession in conifer plantations: converting young red pine (*Pinus resinosa* Ait.) plantations to native forest types by thinning and underplanting. The Forestry Chronicle **77**(4): 721-734.
- Prévosto, B., A. Bousquet-Mélou, C. Ripert et C. Fernandez (2011). Effects of different site preparation treatments on species diversity, composition, and plant traits in *Pinus halepensis* woodlands. Plant Ecology **212**(4): 627-638.
- R Development Core Team (2012) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Wien, URL <http://www.Rproject.org>
- Ramovs, B.V. et M.R. Roberts (2005). Response of plant functional groups within plantations and naturally regenerated forests in southern New Brunswick, Canada. Canadian Journal of Forest Research **35**(6): 1261-1276.
- Rao, C.R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. Theoretical Population Biology **21**(1): 24-43.
- Rees, D.C. et G.P. Juday (2002). Plant species diversity on logged versus burned sites in central Alaska. Forest Ecology and Management **155**(1-3): 291-302.
- Reich, P.B., L.E. Frelich, R.A. Voldseth, P. Bakken et E.C. Adair (2012). Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. Journal of Ecology **100**(2): 539-545.

- Ricotta, C. et M. Moretti (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. Oecologia **167**(1): 181-188.
- Roberts, M.R. (2004). Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. Canadian Journal of Botany **82**(9): 1273-1283.
- Roberts, M.R. et L. Zhu (2002). Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous-deciduous forest in New Brunswick, Canada. Forest Ecology and Management **155**(1-3): 17-31.
- Robitaille, A. et J.-P. Saucier (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Sainte-Foy, Québec, Les Publications du Québec: 213p.
- Royo, A.A. et W.P. Carson (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere **36**(6): 1345-1362.
- Saucier, J.-P. (2004). L'information écologique pour la gestion durable des forêts au Québec. Le Naturaliste Canadien **128**(2): 85-91.
- Shefferson, R.P., M.K. McCormick, D.F. Whigham et J.P. O'Neill (2012). Life history strategy in herbaceous perennials: Inferring demographic patterns from the aboveground dynamics of a primarily subterranean, myco-heterotrophic orchid. Oikos **120**(9): 1291-1300.
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of diversity. Nature **163**: 688.
- Smith, K.J., W.S. Keeton, M.J. Twery et D.R. Tobi (2008). Understory plant responses to uneven-aged forestry alternatives in northern hardwood-conifer forests. Canadian Journal of Forest Research **38**(6): 1303-1318.
- Son, Y., Y.L. Yoon, C.J. Young et Z.S. Kim (2004). Light availability and understory vegetation four years after thinning in a *Larix leptolepis* plantation of central Korea. Journal of Forest Research **9**(2): 133-139.

- Taylor, L. et D.L. Roberts (2011). Biological Flora of the British Isles: *Epipogium aphyllum* Sw. Journal of Ecology **99**(3): 878-890.
- Thompson, I.D., Lason, D.J. et W.A. Montevecchi, (2003). Characterization of old “wet boreal” forests, with an example from balsam fir forests of western Newfoundland. Environmental reviews **11**: S23-S46.
- Wang, S. et H.Y.H. Chen (2010). Diversity of northern plantations peaks at intermediate management intensity. Forest Ecology and Management **259**(3): 360-366.
- Waterman, R.J. et M.I. Bidartondo (2008). Deception above, deception below: Linking pollination and mycorrhizal biology of orchids. Journal of Experimental Botany **59**(5): 1085-1096.
- White, R.G. (2004). Mechanical site preparation and vegetation management. Northwest Sci. & Info. Technical Note TN-47, . In Vegetation Management Alternatives - A Guide to Opportunities. Ontario Ministry of Natural Resources. Thunder Bay, Ontario: 20p.
- Wilson, D.S. et K.J. Puettmann (2007). Density management and biodiversity in young Douglas-fir forests: Challenges of managing across scales. Forest Ecology and Management **246**(1): 123-134.
- Yang, Z.B., X.M. Zhu, H.X. Jin et G. Wang (2011). Long-term effect of thinning and creating gaps on tree regeneration and understory vegetation in larch plantation. International Conference on Management and Service Science, MASS 2011.
- Zielonka, T. et G. Piątek (2004). The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. Plant Ecology **172**(1): 63-72.

ANNEXE I

Espèces uniques aux différents types de sites à l'étude

| Nom scientifique ¹ | Unique aux plantations ² | Unique aux forêts régénérées naturellement ³ | Unique à un type écologique ⁴ |
|---|-------------------------------------|---|--|
| <i>Acer pensylvanicum</i> L. | P | | |
| <i>Acer sacharum</i> Marshall. | | N1 | |
| <i>Achillea millefolium</i> L. | P1 | | |
| <i>Agrostis mertensii</i> Trin. | | N1 | |
| <i>Agrostis perennans</i> (Walter) Tuckerman. | | | 1 |
| <i>Alnus incana</i> (L.) Moench. | P1 | | |
| <i>Apocynum androsaemifolium</i> L. | P1 | | |
| <i>Aralia hispida</i> Vent. | P1 | | |
| <i>Aster cordifolius</i> L. | P | | |
| <i>Aster puniceus</i> L. | P1 | | |
| <i>Aster umbellatus</i> Miller. | P1 | | |
| <i>Betula alleghaniensis</i> Britton. | | N1 | |
| <i>Botrychium virginianum</i> (L.) Swartz. | | N2 | |

| | | | |
|--|----|----|---|
| <i>Carex crawfordii</i> Fern. | P1 | | |
| <i>Carex eburnea</i> F. Boott. | P1 | | |
| <i>Carex intumescens</i> Rudge. | P | | |
| <i>Carex leptonevia</i> (Fern.) Fern. | P | | |
| <i>Carex gracilescens</i> Steudel. | P | | |
| <i>Cardamine pensylvanica</i> Muhl. | P1 | | |
| <i>Carex pensylvanica</i> Lam. | P | | |
| <i>Carex projecta</i> Mackenzie. | P1 | | |
| <i>Carex scoparia</i> Schk. | P1 | | |
| <i>Carex trisperma</i> Dewey. | | | 1 |
| <i>Chimaphila umbellata</i> (L.) Barton. | | | 2 |
| <i>Cornus sericea</i> L. | P | | |
| <i>Corallorhiza trifida</i> Chatel. | | N1 | |
| <i>Cypripedium calceolus</i> L. | P | | |
| <i>Danthonia spicata</i> (L.) F. Beauv. | | N | |
| <i>Dennstaedtia punctilobula</i> (Michx.) Moore. | P2 | | |
| <i>Dicentra cucullaria</i> (L.) Bernh. | P1 | | |
| <i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray. | P | | |
| <i>Epigaea repens</i> L. | P1 | | |

| | | | |
|---|----|----|---|
| <i>Euthamia graminifolia</i> (L.) Nutt. | | N1 | |
| <i>Fragaria</i> spp. L. | P | | |
| <i>Gaultheria hispidula</i> (L.) Muhl. | | N1 | |
| <i>Geum macrophyllum</i> Willd. | P1 | | |
| <i>Glyceria striata</i> (Lam.) A. Hitchc. | P1 | | |
| <i>Gnaphalium sylvaticum</i> L. | | N2 | |
| <i>Goodyera</i> spp. R. BR. | | N2 | |
| <i>Halenia deflexa</i> (J. E. Smith) Griseb. | | N1 | |
| <i>Heracleum lanatum</i> Michx. | P1 | | |
| <i>Juncus tenuis</i> Willd. | | N1 | |
| <i>Kalmia angustifolia</i> L. | P1 | | |
| <i>Luzula acuminata</i> Raf. | P1 | | |
| <i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Todaro. | P1 | | |
| <i>Melampyrum lineare</i> Desr. | P1 | | |
| <i>Phleum pratense</i> L. | | N2 | |
| <i>Picea rubens</i> Sarg. | | N2 | |
| <i>Pinus strobus</i> L. | P1 | | |
| <i>Poa nemoralis</i> L. | | N1 | |
| <i>Poa palustris</i> L. | | | 1 |

| | | | |
|---|----|----|---|
| <i>Poa pratensis</i> L. | P | | |
| <i>Poa saltuensis</i> Fern. & Wieg. | P1 | | |
| <i>Populus balsamifera</i> L. | | | 1 |
| <i>Prunus virginiana</i> L. | P1 | | |
| <i>Prunella vulgaris</i> L. | | N1 | |
| <i>Pyrola elliptica</i> Nutt. | | N2 | |
| <i>Ranunculus abortivus</i> L. | | | 1 |
| <i>Ranunculus pensylvanicus</i> L.f. | P1 | | |
| <i>Scirpus atrovirens</i> Willd. | | | 1 |
| <i>Scirpus cyperinus</i> (L.) Kunth. | | N | |
| <i>Sonchus arvensis</i> L. | | | 2 |
| <i>Stellaria longipes</i> Goldie. | | N1 | |
| <i>Thalictrum pubescens</i> Pursh. | P1 | | |
| <i>Trifolium aureum</i> Pollich. | | N2 | |
| <i>Trillium cernuum</i> L. | P | | |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L. | | N1 | |
| <i>Viburnum nudum</i> L. spp. <i>cassinoides</i> (L.) T & G. | P2 | | |
| <i>Vicia cracca</i> L. | P | | |

| | | | |
|--|--------------|--------------|---------------|
| Total spécifique des taxons uniques | P=13 | N=2 | "1"=6 |
| | P1=26 | N1=12 | "2"= 2 |
| | P2=2 | N2=7 | |
| Total général⁵ | 41 | 21 | na |

1. La nomenclature est basée sur Gleason et Cronquist (1991).
2. « P » signifie que le taxon est unique aux plantations, « P1 » signifie qu'il est unique à la plantation MS12, « P2 » signifie qu'il est unique à la plantation MS22.
3. « N » signifie que le taxon est unique aux forêts régénérées naturellement, « N1 » signifie qu'il est unique à la forêt régénérée naturellement MS12, « N2 » signifie qu'il est unique à la forêt régénérée naturellement MS22.
4. « 1 » signifie que le taxon est unique aux sites MS12, « 2 » signifie qu'il est unique aux sites MS22.
5. Le total général représente la somme des taxons uniques à chaque type d'origine de site (plantation et forêt régénérée naturellement). Un taxon ne peut être représenté dans plus d'une catégorie.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La végétation sous-couvert au sein des forêts boréales mixtes de l'Est du Canada est, somme toute, assez résiliente face à l'aménagement forestier industriel qui y sévit. Tel que présenté dans le chapitre 1, plus de 20 ans après une coupe totale, les espèces dominantes des jeunes forêts résineuses sont les mêmes qui sont retrouvées dans les vieilles forêts résineuses. Parmi ces espèces ubiquistes, on compte *Cornus canadensis*, *Maïenthemum canadense*, *Clintonia borealis* et *Mitella nuda* (Moola et Vasseur, 2004; Hart et Chen, 2006; Azeria *et al.*, 2011). Les espèces rudérales sont aussi présentes, mais de façon résiduelle, au sein de ces jeunes forêts qui entrent dans la phase d'exclusion compétitive. Les plantations à l'étude présentent un niveau de perturbation plus élevé à cause de la préparation de terrain, ce qui se traduit par une flore plus pionnière, mieux représentée en espèces rudérales, exotiques ou non. Malgré tout, le caractère principalement forestier de la flore qui y est recensée étonne; sauf lorsqu'on situe les plantations à l'étude sur un gradient d'intensité d'aménagement des plantations; à partir duquel on s'aperçoit qu'elles sont aménagées de façon nettement moins intensive qu'ailleurs (Hartley, 2002; Brockerhoff *et al.*, 2008). Somme toute, certaines espèces semblent avoir subi les effets de l'aménagement plus intensif en plantation par rapport aux forêts régénérées naturellement. On parle ici principalement du déclin d'*Oxalis acetosella* ssp. *montana*, de *Monotropa uniflora* et de *Goodyera* spp. Haeussler *et al.* (2002) et Moola et Vasseur (2008) présentent des résultats similaires. L'objectif de restauration mis de l'avant avec l'application de l'éclaircie commerciale à rétention variable devrait se concentrer sur ces espèces.

Or il apparaît, à la lumière des résultats du chapitre 2, que cette flore sensible n'est pas favorisée à court terme par les traitements d'éclaircie commerciale à rétention variable. Certaines espèces semblent décliner (*O. acetosella* ssp. *montana*, *M. uniflora*), bien que

l'approche d'échantillonnage utilisée ne soit pas optimale pour caractériser la réponse fine de populations initialement peu abondantes. Les traitements d'éclaircie commerciale avec trouée court-circuitent la phase d'exclusion compétitive, ramenant la flore rudérale au premier plan dans les secteurs les plus ouverts et réduisant l'importance relative des espèces forestières en général. Il en résulte tout de même une augmentation globale de la diversité tant fonctionnelle que compositionnelle. L'éclaircie commerciale avec trouée « rajeunit » donc nos peuplements et ce, de façon encore plus importante en plantation, à cause d'une banque de graines probablement plus diversifiée et plus importante.

Ces résultats trouvent écho dans la littérature portant sur la réponse à court terme de la végétation sous-couvert suite à l'éclaircie commerciale à rétention variable (Parker *et al.*, 2001; Son *et al.*, 2004; Hanley, 2005; Wilson et Puettmann, 2007; Ares *et al.*, 2010). Là où la portée de nos résultats s'arrête, d'autres études montrant des résultats à plus long terme (10-27 ans après éclaircie) permettent de suggérer des avenues potentielles pour la végétation sous-couvert de nos sites. Ainsi, Bailey *et al.* (1998), He et Barclay (2000) et Thysell et Carey (2000) documentent, de façon unilatérale, une augmentation du couvert des arbustes compétitifs, une présence résiduelle accrue des espèces rudérales et/ou exotiques et l'absence d'effet sur les espèces sensibles à l'aménagement forestier lorsqu'on compare des peuplements éclaircis à des peuplements non éclaircis équivalents. La flore sensible à l'aménagement forestier obtient souvent son abondance maximale dans de vieilles forêts ayant dépassé l'âge de maturité commerciale, des forêts ayant subi un long processus d'exclusion compétitive, suivi par une réouverture graduelle et partielle de la canopée des suites d'un régime de perturbations secondaires (De Grandpré *et al.*, 1993; Moola et Vasseur, 2004; Haeussler *et al.*, 2007; Moola et Vasseur, 2008; Turcotte, 2008). Ce long processus où de nombreux filtres environnementaux sévissent, notamment par rapport au niveau de lumière se rendant au sol et à l'épaisseur du dépôt organique, est peut-être nécessaire afin de donner un avantage compétitif aux plantes sensibles. Il semblerait que le temps depuis l'initiation du peuplement demeure un facteur primordial d'explication de la composition et de la répartition d'abondance des espèces au sein de la communauté végétale (De Grandpré *et al.*, 1993; Kahmen et Jules, 2005; Azeria *et al.*, 2011) et que les

traitements sylvicoles, aussi complexes soient-ils, ne permettent pas de remplacer son effet structurant sur la communauté végétale (McKenzie *et al.*, 2000). Une bonne stratégie de restauration de la flore sensible à l'aménagement forestier en forêt boréale ne peut donc être mise de l'avant sans une proposition de conservation intégrale d'une partie des vieilles forêts et des forêts matures subsistant sur le territoire.

**RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE ET
DE LA CONCLUSION GÉNÉRALE**

- Ares, A., A.R. Neill et K.J. Puettmann (2010). Understory abundance, species diversity and functional attribute response to thinning in coniferous stands. Forest Ecology and Management **260**(7): 1104-1113.
- Azeria, E.T., M. Bouchard, D. Pothier, D. Fortin et C. Hébert (2011). Using biodiversity deconstruction to disentangle assembly and diversity dynamics of understory plants along post-fire succession in boreal forest. Global Ecology and Biogeography **20**(1): 119-133.
- Bailey, J.D., C. Mayrsohn, P.S. Doescher, E. St. Pierre et J.C. Tappeiner (1998). Understory vegetation in old and young Douglas-fir forests of western Oregon. Forest Ecology and Management **112**(3): 289-302.
- Beatty, S.W. (1984). Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. Ecology **65**(5): 1406-1419.
- Belsky, A. J. (1992). Effect of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. Journal of Vegetation Science **3**(2): 187-200
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc et S. Gauthier (1999). Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. The Forestry Chronicle **75**(1): 49-54.
- Bergstedt, J., M. Hagner et P. Milberg (2008). Effects on vegetation composition of a modified forest harvesting and propagation method compared with clear-cutting, scarification and planting. Applied Vegetation Science **11**(2): 159-168.
- Biswas, S.R. et A.U. Mallik (2010). Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. Ecology **91**(1): 28-35.
- Boucher, Y., D. Arseneault et L. Sirois (2006). Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. Canadian Journal of Forest Research **36**(2): 505-517.

- Boucher, Y., D. Arseneault, L. Sirois et L. Blais (2009). Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. Landscape Ecology **24**(2): 171-184.
- Boulanger, Y. et D. Arseneault (2004). Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. Canadian Journal of Forest Research **34**(5): 1035-1043.
- Brockerhoff, E.G., H. Jactel, J.A. Parrotta, C.P. Quine et J. Sayer (2008). Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? Biodiversity and Conservation **17**(5): 925-951.
- Brumelis, G. et T.J. Carleton (1989). The vegetation of post-logged black spruce lowlands in central Canada. II. Understorey vegetation. Journal of Applied Ecology **26**(1): 321-339.
- Campetella, G., Z. Botta-Dukát, C. Wellstein, R. Canullo, S. Gatto, S. Chelli, L. Mucina et S. Bartha (2011). Patterns of plant trait-environment relationships along a forest succession chronosequence. Agriculture, Ecosystems and Environment **145**(1):38-48.
- Carey, A.B. (2003). Biocomplexity and restoration of biodiversity in temperate coniferous forest: Inducing spatial heterogeneity with variable-density thinning. Forestry **76**(2): 127-136.
- Carleton, T.J. (2000). Vegetation responses to the managed forest landscape of central and northern Ontario. In Ecology of a managed landscape: patterns and processes of forest landscapes in Ontario. Vancouver, UBC Press: 178-197.
- Commission Coulombe (2004) Rapport de la Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. DOI: <http://www.commission-foret.qc.ca/rapportfinal.htm>
- Conférence Régionale des ÉluEs du Bas-Saint-Laurent (2010). Plan régional de développement intégré des ressources et du territoire (PRDIRT). Rimouski, Québec: 284p.
- De Grandpré, L., D. Gagnon et Y. Bergeron (1993). Changes in the understory of canadian southern boreal forest after fire. Journal of Vegetation Science **4**(6): 803-810.

- Dodson, E.K., A. Ares et K.J. Puettmann (2012). Early responses to thinning treatments designed to accelerate late successional forest structure in young coniferous stands of Western Oregon, USA. Canadian journal of forest research **42**(2): 345-355.
- Drapeau, P., A. Leduc, Y. Bergeron, S. Gauthier et J.P. Savard (2003). Bird communities of old spruce-moss forests in the Clay Belt region: Problems and solutions in forest management. The Forestry Chronicle **79**(3): 531-540.
- Drapeau, P., A. Leduc, J.F. Giroux, J.P.L. Savard, Y. Bergeron et W.L. Vickery (2000). Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. Ecological Monographs **70**(3): 423-444.
- Dupuis, S., D. Arseneault et L. Sirois (2011). Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada. Journal of Vegetation Science **22**(3): 564-575.
- Fahey, R.T. et K.J. Puettmann (2008). Patterns in spatial extent of gap influence on understory plant communities. Forest Ecology and Management **255**(7): 2801-2810.
- Franklin, J.F., R.J. Mitchell et B.J. Palik (2007). Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry. Gen. Tech. Rep. NRS-19. U.S. Department of Agriculture; Forest Service; Northern Research Station. Newtown Square, PA: 44p.
- Franklin, J.F., T.A. Spies, R. Van Pelt, A.B. Carey, D.A. Thornburgh, D.R. Berg, D.B. Lindenmayer, M.E. Harmon, W.S. Keeton, D.C. Shaw, K. Bible et J.Q. Chen (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. Forest Ecology and Management **155**: 399-423
- Gachet, S., A. Leduc, Y. Bergeron, T. Nguyen-Xuan et F. Tremblay (2007). Understory vegetation of boreal tree plantations: Differences in relation to previous land use and natural forests. Forest Ecology and Management **242**(1): 49-57.
- Gray, A.N., T.A. Spies et M.J. Easter (2002). Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. Canadian Journal of Forest Research **32**(2): 332-343.

- Haeussler, S., L. Bedford, A. Leduc, Y. Bergeron et J.M. Kranabetter (2002). Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest. Silva Fennica **36**(1): 307-327.
- Haeussler, S., Y. Bergeron, S. Brais et B.D. Harvey (2007). Natural dynamics-based silviculture for maintaining plant biodiversity in *Populus tremuloides*-dominated boreal forests of eastern Canada. Canadian Journal of Botany **85**(12): 1158-1170.
- Hanley, T.A. (2005). Potential management of young-growth stands for understory vegetation and wildlife habitat in southeastern Alaska. Landscape and Urban Planning **72**(1-3): 95-112.
- Hart, S.A. et H.Y.H. Chen (2006). Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. Critical Reviews in Plant Sciences **25**(4): 381-397.
- Hartley, M.J. (2002). Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. Forest Ecology and Management **155**(1-3): 81-95.
- Harvey, B.D., A. Leduc et Y. Bergeron (1995). Early postharvest succession in relation to site type in the southern boreal forest of Quebec. Canadian Journal of Forest Research **25**(10): 1658-1672.
- He, F. et H.J. Barclay (2000). Long-term response of understory plant species to thinning and fertilization in a Douglas-fir plantation on southern Vancouver Island, British Columbia. Canadian Journal of Forest Research **30**(4): 566-572.
- Kahmen, A. et E.S. Jules (2005). Assessing the recovery of a long-lived herb following logging: *Trillium ovatum* across a 424-year chronosequence. Forest Ecology and Management **210**(1-3): 107-116.
- Keeton, W.S. (2006). Managing for late-successional/old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests. Forest Ecology and Management **235**(1-3): 129-142.
- McIntyre, S., S. Lavorel et R.M. Tremont (1995). Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. Journal of Ecology **83**(1): 31-44.

- McKenzie, D., C.B. Halpern et C.R. Nelson (2000). Overstory influences on herb and shrub communities in mature forests of western Washington, U.S.A. Canadian Journal of Forest Research **30**(10): 1655-1666.
- Moola, F.M. et L. Vasseur (2004). Recovery of late-seral vascular plants in a chronosequence of post-clearcut forest stands in coastal Nova Scotia, Canada. Plant Ecology **172**(2): 183-197.
- Moola, F.M. et L. Vasseur (2008). The maintenance of understory residual flora with even-aged forest management: A review of temperate forests in northeastern North America. Environmental Reviews **16**: 141-155.
- Newmaster, S.G., W.C. Parker, F.W. Bell et J.M. Paterson (2007). Effects of forest floor disturbances by mechanical site preparation on floristic diversity in a central Ontario clearcut. Forest Ecology and Management **246**(2-3): 196-207.
- Osem, Y., E. Zangy, E. Bney-Moshe et Y. Moshe (2011). Understory woody vegetation in manmade Mediterranean pine forests: variation in community structure along a rainfall gradient. European Journal of Forest Research **131**(3): 693-704.
- Parker, W.C., K.A. Elliott, D.C. Dey, E. Boysen et S.G. Newmaster (2001). Managing succession in conifer plantations: converting young red pine (*Pinus resinosa* Ait.) plantations to native forest types by thinning and underplanting. The Forestry Chronicle **77**(4): 721-734.
- Pham, A.T., L. De Grandpré, S. Gauthier et Y. Bergeron (2004). Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. Canadian Journal of Forest Research **34**(2):353-364.
- Ramovs, B.V. et M.R. Roberts (2003). Understory vegetation and environment responses to tillage, forest harvesting, and conifer plantation development. Ecological Applications **13**(6): 1682-1700.
- Ramovs, B.V. et M.R. Roberts (2005). Response of plant functional groups within plantations and naturally regenerated forests in southern New Brunswick, Canada. Canadian Journal of Forest Research **35**(6): 1261-1276.

- Rees, D.C. et G.P. Juday (2002). Plant species diversity on logged versus burned sites in central Alaska. Forest Ecology and Management **155**(1-3): 291-302.
- Roberts, M.R. et F.S. Gilliam (1995). Patterns and Mechanisms of Plant Diversity in Forested Ecosystems: Implications for Forest Management. Ecological Applications **5**(4): 969-977.
- Roberts, M.R. et L. Zhu (2002). Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous-deciduous forest in New Brunswick, Canada. Forest Ecology and Management **155**(1-3): 17-31.
- Sarr, D.A., D. E. Hibbs, J.P.A. Shatford et R. Momsen (2011). Influences of life history, environmental gradients, and disturbance on riparian tree regeneration in Western Oregon. Forest Ecology and Management **261**(7): 1241-1253.
- Smith, K.J., W.S. Keeton, M.J. Twery et D.R. Tobi (2008). Understory plant responses to uneven-aged forestry alternatives in northern hardwood-conifer forests. Canadian Journal of Forest Research **38**(6): 1303-1318.
- Son, Y., Y.L. Yoon, C.J. Young et Z.S. Kim (2004). Light availability and understory vegetation four years after thinning in a *Larix leptolepis* plantation of central Korea. Journal of Forest Research **9**(2): 133-139.
- Sturtevant, B.R., J.A. Bissonette, J.N. Long et D.W. Roberts (1997). Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. Ecological Applications **7**(2): 702-712.
- Swift, K.I. et F.W. Bell (2011). What are the environmental consequences of using silviculturally effective forest vegetation management treatments? The Forestry Chronicle **87**(2): 201-216.
- Thysell, D.R. et A.B. Carey (2000). Effects of forest management on understory and overstory vegetation : a retrospective study. PNW-GTR-488. USDA Forest Service, Pacific Northwest research station: 41p.

Turcotte, E. (2008). Sensibilité aux perturbations et microhabitat des orchidées *Goodyera* en forêt boréale méridionale du Québec. Montréal, Qc., Université du Québec à Montréal. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en biologie.

Wilson, D.S. et K.J. Puettmann (2007). Density management and biodiversity in young Douglas-fir forests: Challenges of managing across scales. Forest Ecology and Management **246**(1): 123-134.

Zielonka, T. et G. Piątek (2004). The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. Plant Ecology **172**(1): 63-72.

