

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ÉTUDE DES BRYOPHYTES ET DES LICHENS ÉPIPHYTES
DU PEUPLIER FAUX-TREMBLE EN FONCTION DU TEMPS ÉCOULÉ
DEPUIS LA DERNIÈRE PERTURBATION, AU SUD-OUEST
DE LA FORÊT BORÉALE DU QUÉBEC

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
CATHERINE BOUDREAU

OCTOBRE 1997

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à exprimer ma reconnaissance envers mon directeur de recherche, Yves Bergeron, pour son intuition, son optimisme, sa patience et pour m'avoir donné la "piqûre" des mousses et des lichens en me proposant ce projet sur les plantes vasculaires. Un gros merci à Sylvie Gauthier, ma co-directrice, pour ses nombreux conseils lors de l'analyse des données et la rédaction du mémoire, pour sa rigueur, son perfectionnisme et pour l'attention qu'elle a portée à mon projet.

Je ne peux passer sous silence l'aide précieuse de Josée Deslandes et de Christelle Hely lors de l'échantillonnage sur le terrain. Les discussions avec Alain Leduc, Pierre Drapeau, les compagnons du labo et autres membres du GREF ont été particulièrement enrichissantes et m'ont permis de progresser, malgré les nombreuses embûches rencontrées.

Sans la rencontre de Jacques Brisson, il y a de cela quelques années, je n'aurais probablement pas entrepris d'études supérieures. Pour son enthousiasme, sa passion et son dynamisme, je le remercie.

Merci également à mes parents pour m'avoir appuyée et fait confiance tout au long de mes études. Enfin, merci Steeve pour ton sens de l'humour, ton amitié, ton support moral et pour m'avoir endurée au cours de ces deux dernières années.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX	vii
RÉSUMÉ	viii
1. INTRODUCTION	1
2. DESCRIPTION DU TERRITOIRE	4
3. MÉTHODOLOGIE	6
3.1 Récolte des données	6
3.2 Analyse des données	8
3.2.1 Influences du temps écoulé depuis le dernier feu et des variables environnementales sur la composition des communautés	8
3.2.2 Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la richesse, la diversité et le recouvrement des espèces	10

3.2.3	Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la fréquence d'apparition des espèces	11
4.	RÉSULTATS	12
4.1	Nombre d'espèces observées dans les différents peuplements	12
4.2	Influences du temps écoulé depuis le dernier feu et des variables environnementales sur la composition des communautés	14
4.3	Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la richesse, la diversité et le recouvrement des espèces	20
4.4	Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la fréquence d'apparition des espèces	24
5.	DISCUSSION	27
5.1	Nombre d'espèces observées dans les différents peuplements et flore épiphyte du peuplier faux-tremble.....	27
5.2	Influences du temps écoulé depuis le dernier feu et des variables environnementales sur la composition des communautés	34
5.3	Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la richesse, la diversité et le recouvrement des espèces	36
4.4	Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la fréquence d'apparition des espèces	37
6.	CONCLUSION	38
7.	BIBLIOGRAPHIE	41

ANNEXE A

Fréquence d'apparition (F. ap) et fréquence d'apparition relative (%) (F. rel.) des espèces selon le temps écoulé depuis le dernier feu47

ANNEXE B

Moyenne des observations et de la somme des rangs des observations faites sur les 40 arbres de chacun des peuplements, pour les différents indices comparés entre les peuplements50

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
2.1	Carte du lac Duparquet avec la localisation des stations d'échantillonnage	5
4.1	Analyse des correspondances partielle montrant les intervalles 95 % où se situent les arbres des stations. L'analyse a été effectuée à partir des données de présence-absence des espèces, et l'âge des arbres a été mis en covariable. Les différentes années de feu sont représentées sur des plans séparés pour plus de clarté (a): stations issues du feu de 1717; (b): stations issues du feu de 1870; (c): stations issues du feu de 1916; (d) stations issues du feu de 1944. L'encadré montre les variables environnementales significatives	15
4.2	Analyse des correspondances partielle montrant la position des espèces. L'analyse a été effectuée à partir des données de présence-absence des espèces, et l'âge des arbres a été mis en covariable. La liste des espèces et de leurs abréviations apparaissent à l'annexe A	18
4.3	Histogrammes illustrant les indices (richesse, diversité et recouvrement) calculés à l'échelle des arbres qui diffèrent significativement entre les âges de peuplement	22
4.4	Espèces dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée au temps écoulé depuis le dernier feu selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes. Les histogrammes représentent le nombre de fois que chacune des espèces a été observée dans les différents peuplements.	25
4.5	Espèces dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée au temps écoulé depuis le dernier feu et à l'âge des arbres selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes	28
4.6	Espèces dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée à la distance de la zone préservée selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes	29
4.7	Espèce dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée au temps écoulé depuis le dernier feu et à la distance de la zone préservée selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes	29

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
3.1	Résumé des variables écologiques mesurées au niveau des stations et des arbres pour chacune des stations	9
4.1	Nombre d'espèces observées dans chacun des peuplements	13
4.2	Coefficients de corrélation de Spearman entre les positions des arbres le long des deux premiers axes de l'analyse des correspondances partielle effectuée à partir des données de présence-absence et les variables environnementales *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$	16
4.3	Valeurs propres des différentes ordinations et seuil de signification des axes (test de permutation de Monte Carlo)	16
4.4	Variances totale (Vt), résiduelle (Vr) et canonique (Vc), et pourcentages de variance totale (% Vt exp.) et résiduelle (% Vr exp.) expliqués par la matrice environnementale	17
4.5	Fréquence d'apparition des espèces ayant été observées uniquement dans un âge de peuplement	19
4.6	Analyses de variance hiérarchisée des indices calculés pour chacun des arbres et comparés entre les peuplements d'âge différent	21
4.7	Résultats des analyses testant les relations entre la fréquence d'apparition des espèces et le temps écoulé depuis le dernier feu, l'âge des arbres et la distance de la zone préservée réalisées sur les espèces présentes dans plus de 10% des stations	25

RÉSUMÉ

De plus en plus d'études montrent que certaines espèces de bryophytes et de lichens dépendent des vieilles forêts pour survivre. La présente étude a pour objectif d'évaluer la diversité et la composition des communautés de bryophytes et de lichens épiphytes de *Populus tremuloides* en fonction du temps écoulé depuis l'initiation de différents peuplements forestiers et de l'âge des arbres. L'étude s'est déroulée dans la portion sud de la forêt boréale, en Abitibi, sur les rives du lac Duparquet. Des peuplements représentant différents stades successionnels observés après feu ont été sélectionnés: peuplements issus des feux de 1717, 1870, 1916 et 1944. A l'intérieur de chacun de ces peuplements, 40 arbres, répartis dans 4 stations, ont été échantillonnés. Sur chacun des arbres, l'information de la présence et de l'abondance des espèces de bryophytes et de lichens a été recueillie à l'intérieur de micro-quadrats, positionnés à différentes hauteurs sur le tronc. Soixante-quinze espèces, dont 34 espèces de mousses, 34 espèces de lichens et 7 espèces d'hépatiques ont été observées sur les peupliers échantillonnés. Un plus grand nombre d'espèces a été retrouvé dans les vieux peuplements, et le nombre d'espèces exclusives à un âge de peuplement est aussi plus élevé dans ces peuplements. Les résultats obtenus à l'aide d'une analyse des correspondances suggèrent que l'axe 1 peut être interprété comme un gradient complexe de colonisation lié à la distance de la zone préservée ainsi que du temps écoulé depuis le dernier feu. La pente des stations semble être responsable de la répartition des stations le long de l'axe 2. Pour chacun des arbres, des indices de richesse, diversité et recouvrement ont été calculés et comparés entre les différents peuplements. Ces indices ont tendance à être plus élevés dans les peuplements de 79 ans et plus faibles dans les peuplements de 51 ans. Des modèles mixtes, comportant des éléments des analyses log-linéaires et de la régression logistique, ont permis de voir que la fréquence d'apparition de certaines espèces est liée au temps écoulé depuis le dernier feu, à la distance de la zone préservée et à l'âge des arbres. Puisque certaines espèces sont exclusives aux peuplements de 278, que la fréquence d'apparition de certaines autres augmente dans ces peuplements et que la proximité d'un vieux peuplement semble influencer positivement la colonisation des peuplements plus jeunes, des pratiques forestières permettant de maintenir un réseau de vieilles forêts devraient être envisagées pour préserver ces espèces.

Mots-clés: *Populus tremuloides*, peuplier faux-tremble, bryophytes, lichens, épiphytes, biodiversité, vieilles forêts, conservation, forêt boréale.

Nomenclature: Crum et Anderson (1981) pour les bryophytes, à l'exception des Mniacées (Ireland 1982); Brodo (1989) pour les lichens.

1. Introduction

Le maintien de la diversité biologique est l'un des critères de développement durable des forêts. Une gestion intégrée qui vise l'atteinte des objectifs de développement durable et de maintien de la biodiversité tout en respectant les principes économiques de l'exploitation des ressources ligneuses constitue un défi à relever par le Québec, le Canada et la communauté internationale (Bouchard *et al.* 1993). Malgré l'intérêt actuel pour la conservation de la biodiversité, peu d'études ont été entreprises dans le but de mieux comprendre l'impact des coupes forestières sur la diversité biologique des écosystèmes boréaux.

Plusieurs auteurs reconnaissent l'importance des vieilles forêts pour les plantes vasculaires (Rose 1976; Gustafsson & Hallingbäck 1988; Lesica *et al.* 1991; Esseen *et al.* 1992; Cooper-Ellis 1994; Goward 1994). Les caractéristiques propres aux vieilles forêts, telles que la continuité forestière, la présence de troncs en décomposition et l'humidité généralement élevée, sont propices à l'implantation des espèces qui dépendent des vieilles forêts pour survivre. En effet, certaines espèces de bryophytes et de lichens nécessitent une longue période de temps pour atteindre leur taille maximale et pour se reproduire; certaines autres dépendent de processus et de structures propres à des habitats particuliers présents dans les stades successionnels avancés; d'autres espèces dépendent des conditions microclimatiques qui prévalent dans les vieilles forêts; et enfin, l'arrivée dans un nouveau milieu de certaines espèces peut être limitée par leur faible potentiel de dispersion (Esseen *et al.* 1992; Tibell 1992). Des études ont montré que la composition des communautés de bryophytes et de lichens changeait avec l'âge de la forêt et que la diversité de ces organismes augmentait en fonction du temps écoulé depuis la dernière perturbation (Rose 1976; McCune & Antos 1982; Clayden & Bouchard 1983; Gustafsson & Hallingbäck 1988; Soderström 1988; Lesica *et al.* 1991; Cooper-Ellis 1994).

En forêt boréale, le feu est la perturbation qui à grande échelle a les conséquences les plus importantes sur la dynamique forestière (Engelmark *et al.* 1993). Puisque certaines conséquences des feux s'approchent de celles de l'exploitation forestière,

l'aménagement forestier a souvent été considéré comme une perturbation dont les effets sont plus ou moins similaires aux perturbations naturelles (Bergeron *et al.* 1997). Il est toutefois de plus en plus reconnu que le feu et les coupes n'ont pas les mêmes impacts sur le sol, la régénération et la croissance forestière (MacLean *et al.* 1983; Binkley & Richter 1987; Brais *et al.* 1995). De plus, à l'échelle du paysage, la mosaïque forestière créée par les feux et les pratiques forestières diffère au niveau de la structure et de la composition des peuplements. En effet, dans un territoire dont le cycle de feu est estimé à 100 ans, plus du tiers des peuplements seront plus vieux que le cycle de feu; à l'opposé, à l'intérieur d'un territoire soumis à une révolution forestière normale de 100 ans, l'âge des peuplements ne dépassera pas 100 ans (Bergeron *et al.* 1997). Par conséquent, les pratiques forestières pourraient entraîner une perte des forêts surannées, occasionnant ainsi une diminution de la diversité de la mosaïque forestière à l'échelle des paysages et, probablement, une baisse de la diversité spécifique et génétique.

Dans un paysage fragmenté, où l'agencement des différents stades de développement de la végétation forestière a été modifié, il est probable que certaines espèces ayant un potentiel de dispersion réduit soient incapables de coloniser de nouveaux habitats résultant d'une succession secondaire (Lesica *et al.* 1991). La proximité d'une vieille forêt pourrait influencer la richesse en espèces et la composition floristique des bryophytes et des lichens d'une jeune forêt, comme il l'a été démontré pour les plantes vasculaires (Peterken & Game 1984; Whitney & Foster 1988; Dzwonko 1993).

Les études entreprises sur les rives du lac Duparquet, en Abitibi, dans la portion sud de la forêt boréale, ont montré que les feux d'origine naturelle ainsi que les épidémies d'insectes contrôlent naturellement la dynamique forestière (Dansereau & Bergeron 1993; Morin *et al.* 1993; Bergeron *et al.* 1995). Différents stades successionnels dont la composition dépend du temps écoulé depuis la dernière perturbation peuvent être observés (Bergeron & Dubuc 1989). Les sapinières à cèdre sont les forêts les plus âgées sur ce territoire (Bergeron & Dubuc 1989). Bien qu'elles ne soient pas très répandues et qu'aucune espèce de plante vasculaire y soit unique (De Grandpré *et*

al. 1993), elles pourraient contenir une flore bryologique et lichénologique qui diffère de celle des forêts plus jeunes.

Ce travail s'insère dans un plus vaste projet mené dans les zones de la pessière noire et de la sapinière à bouleau blanc, dont le but est d'évaluer, à l'aide d'une série d'indicateurs biologiques, tels que les insectes, les oiseaux, les plantes vasculaires, les bryophytes et les lichens, la biodiversité des peuplements forestiers naturels et aménagés. L'objectif principal de la présente étude est d'évaluer l'influence du temps écoulé depuis le dernier feu et de l'âge des arbres sur la composition et la diversité des communautés de bryophytes et de lichens épiphytes de *Populus tremuloides* (peuplier faux-tremble).

Pour évaluer l'effet de la continuité forestière, *i.e.* la période de temps sans perturbation écoulée depuis l'initiation de la forêt, l'étude des espèces épiphytes semblait plus appropriée que celle des espèces terricoles. En effet, puisqu'après un feu de haute intensité les arbres sont généralement tous tués, les diaspores des espèces de bryophytes et de lichens épiphytes doivent venir de l'extérieur pour recoloniser un site. À l'opposé, la recolonisation des espèces terricoles pourrait être favorisée par la présence d'une banque de diaspores dans le sol (Jonsson 1993). De plus, pour cerner l'effet de la continuité forestière, il nous semblait important de pouvoir minimiser l'impact des variables pouvant influencer la diversité des organismes, telles que l'âge des arbres et les essences forestières hôtes. Il est connu que les arbres plus âgés comportent une flore épiphyte généralement plus développée que celle des jeunes arbres (Quaterman 1949), et que le taux de colonisation des bryophytes et des lichens peut varier d'une essence forestière à l'autre (Billings & Drew 1938; Hale 1952, 1955; Schmitt & Slack 1990). Par conséquent, la comparaison de vieilles et jeunes forêts sur la base d'arbres d'âges variables et sur la base d'essences différentes nous permet d'avoir une idée de la diversité globale de la forêt, mais ne nous permet pas de voir si les différences observées sont imputables à l'âge des arbres, aux essences forestières ou à la continuité des forêts. Nous avons donc choisi de nous concentrer sur l'étude d'une seule essence forestière: le peuplier faux-tremble. Cette essence a été retenue car

elle est la seule à se retrouver, du moins sur le territoire étudié, dans tous les âges de peuplement, à un stade de croissance comparable.

Si la continuité des forêts est effectivement importante pour le maintien de la biodiversité des bryophytes et des lichens, des stratégies au niveau de l'aménagement forestier devront être élaborées afin de maintenir une quantité suffisante et bien distribuée de forêts plus vieilles que l'âge d'exploitation normal, et de favoriser la recolonisation des stations plus jeunes. Par contre, si de telles conclusions ne pouvaient être tirées, l'aménagement des forêts matures basé sur les caractéristiques de structures et de composition des forêts naturelles pourrait être envisagé.

2. Description du territoire

Le secteur étudié se situe sur les rives du lac Duparquet, dans la région de l'Abitibi (79°21'- 79°13' W et 48°26'- 48°30' N) (fig. 2.1). Ce secteur fait partie de la ceinture d'argile (Clay Belt) du Québec et de l'Ontario, une grande région physiographique créée par des dépôts lacustres laissés après l'extension maximale post-Wisconsinienne des lacs proglaciaires Barlow et Ojibway (Vincent & Hardy 1977). La station météorologique la plus proche est à La Sarre, 35 km au nord du Lac Duparquet. La température moyenne annuelle est de 0,6°C, les précipitations moyennes annuelles sont de 820 mm et la moyenne annuelle de jours sans gels est de 64 jours. Les températures peuvent néanmoins descendre sous le point de congélation en tout temps durant la période de croissance (Anon. 1982).

Le Lac Duparquet est situé dans la portion sud de la forêt boréale, dans la section Missinaibi-Cabonga (Rowe 1972). *Abies balsamea*, *Picea mariana* et *Betula papyrifera* sont les espèces les plus abondantes mais *Picea glauca* et *Populus tremuloides* y sont aussi présents (Rowe 1972). Le régime des feux de la région du Lac Duparquet a été reconstitué, pour les 300 dernières années, à l'aide d'études dendroécologiques (Bergeron 1991; Dansereau et Bergeron 1993). Le cycle des feux a été estimé pour la période avant 1870 à 63 ans, et à plus de 99 ans pour les feux initiés après 1870 (Dansereau & Bergeron 1993). Les feux, généralement de haute

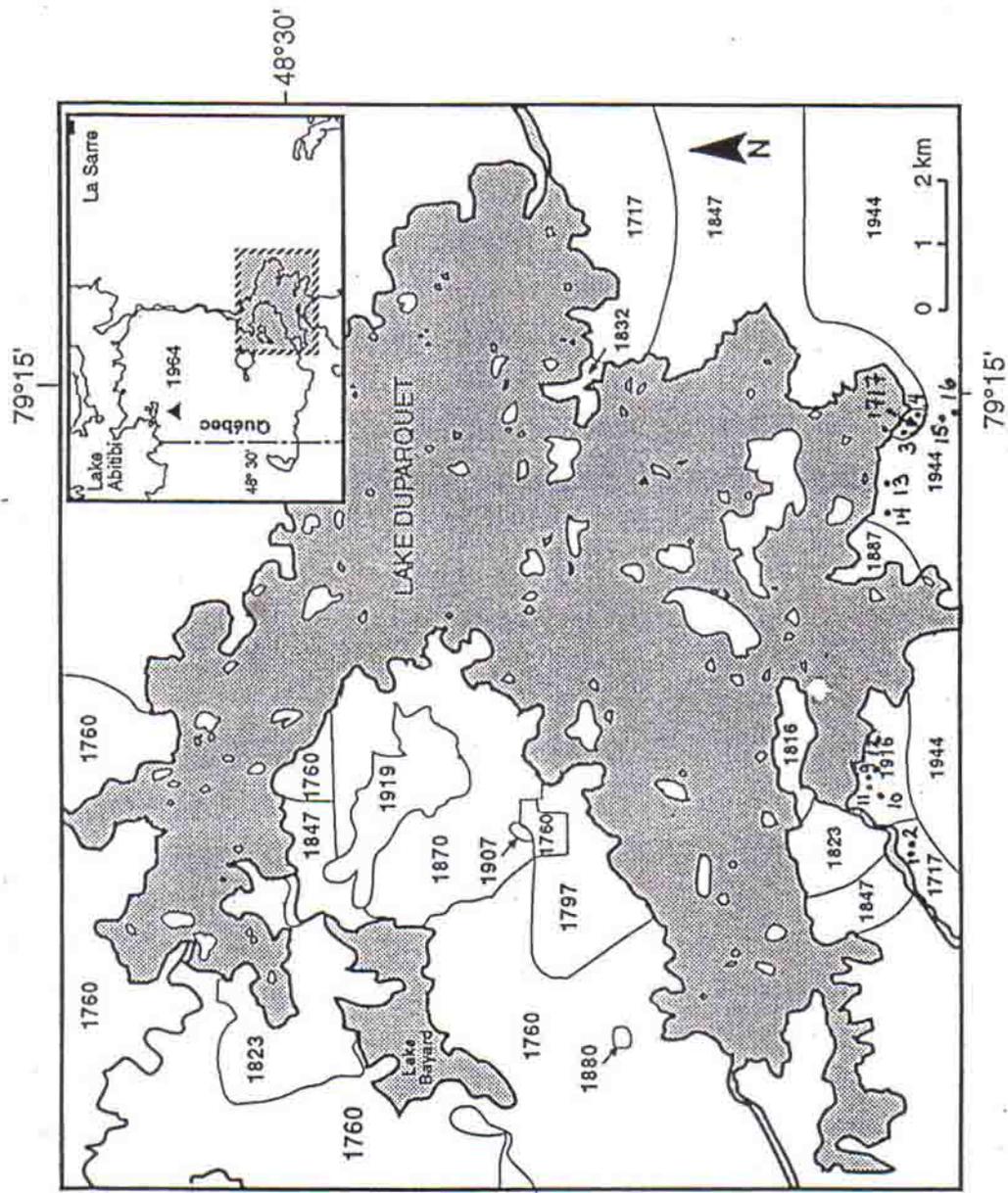


Figure 2.1 Carte du lac Duparquet avec la localisation des stations d'échantillonnage.

intensité, sont à l'origine de plusieurs communautés successionales. Sur les sites mésiques, *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera* ou *Picea glauca* dominent après feu, alors que la fréquence de *Abies balsamea* et de *Thuja occidentalis* augmente au cours de la succession (Bergeron & Dubuc 1989).

Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) ont généralement affecté les communautés plus âgées dominées par *Abies balsamea*, et créé des ouvertures dans la canopée. La plus récente épidémie a eu lieu entre 1970 et 1987, avec un pic de mortalité de sapins entre 1977 et 1981. Deux autres épidémies ont eu lieu entre 1919 et 1929 et entre 1930 et 1950 (Morin *et al* 1993). Les forêts de la région ont été exploitées de façon mécanique et manuelle de 1978 jusqu'à 1985 (Harvey *et al.* 1995). Concentrées autour de la ville de Duparquet, au nord-est du lac, l'agriculture et les activités minières ont débuté dans les années 1930. Une mine à Duparquet a été en opération pendant 25 ans; elle a fermé ses portes en 1957.

3. Méthodologie

3. 1. Récolte des données

Le choix des stations échantillonnées a été guidé par des études sur l'historique des feux des rives du lac Duparquet, réalisées par Bergeron (1991) et Dansereau & Bergeron (1993). Quatre milieux de composition différente se retrouvant sur des sites mésiques ont été sélectionnés: peuplements issus des feux de 1717, 1870, 1916 et 1944; pour lesquels au moment de l'échantillonnage (1995) s'était écoulé une période de temps de 278, 125, 79 et 51 ans depuis l'initiation de ces peuplements. Ces milieux ont été choisis car ils représentent bien les différents stades successionnels observés après feu, soit des peuplements feuillus (1944 et 1916), mixtes (1870) et conifériens (1717) (fig. 2.1).

Dans chacun des peuplements sélectionnés, quatre stations, situées sur des dépôts argileux modérément bien drainés, ont été sélectionnées. À l'intérieur de chacune des stations, 10 peupliers faux-tremble ont été choisis; pour un total de 160 arbres

échantillonnés. Les arbres sélectionnés avaient un diamètre variant de 20 à 30 cm. Ils ont tous été sondés à l'aide d'une sonde de Pressler, afin de déterminer leur âge. Sur chacun des arbres, une portion d'écorce a été prélevée à 1,50 m sur la face nord de l'arbre. Les prélèvements d'écorce ont été réalisés durant les périodes plus sèches, pour éviter que les variations hebdomadaires de l'humidité atmosphérique influencent les données. Ces échantillons ont d'abord été pesés à l'état frais. Ils ont été pesés de nouveau après avoir passé 48 heures dans l'étuve. L'écart entre ces deux mesures nous a donné un indice de l'humidité de l'écorce des arbres. La hauteur à laquelle les troncs étaient colonisés de façon continue par les épiphytes de même que la texture de l'écorce (en 3 classes: lisse, fissurée ou craquelée) ont été notées. La variable qualitative texture a ensuite été transformée en variable de rang, afin qu'elle puisse exprimer un gradient allant d'une texture d'écorce lisse à craquelée.

Comme il est connu que la végétation corticole varie en fonction de sa position sur le tronc (Hale 1952; Hosokawa 1965), les arbres ont été échantillonnés à des hauteurs constantes (0 m, 0,75 m, 1,50 m), à l'aide de trois micro-quadrats rectangulaires de 10 cm X 20 cm centrés au nord, et de trois autres centrés au sud. À l'intérieur de ces quadrats, le recouvrement des bryophytes et des lichens a été évalué, et des spécimens ont été récoltés pour fins d'identification en laboratoire. L'abondance des espèces a été notée en utilisant les classes d'abondance suivantes: 0-1%, 1-5%, 5-15%, 15-25%, ..., 85-95%, 95-100%. Les spécimens de mousses ont été vérifiés par Bruce Allen, les hépatiques par Alan Whittemore, et les lichens par Pak Yau Wong.

Afin de caractériser chacune des stations, nous avons évalué la distance la séparant du lac et du peuplement le plus âgé, sa pente ainsi que l'orientation de cette pente. L'influence de la proximité d'un vieux peuplement (zone préservée et source potentielle de spores) sur la colonisation des peuplements plus jeunes a été évaluée en calculant un indice de dispersion (ID). Cet indice tient compte à la fois de la distance séparant une station du peuplement le plus âgé et de la période de temps écoulé depuis le dernier feu associée à cette station. Cette période correspond au temps alloué aux organismes pour recoloniser cette station. L'indice se calcule de la façon suivante:

ID = distance d'une station x au peuplement le plus âgé
 période de temps écoulée depuis le dernier feu associée à la station x

Une valeur faible de ce coefficient indique que la station est à proximité du vieux peuplement, ou encore qu'elle en est relativement éloignée, mais que le temps de colonisation a été long. Inversement, les stations aux coefficients de dispersion élevés sont relativement jeunes et distantes de la zone préservée (tableau 3.1). Les données d'orientation des pentes ont été transformées, étant donné leur circularité. Une valeur de 180 a été attribuée aux pentes d'orientation *sud-ouest* (225°) car, bénéficiant d'une plus grande période d'ensoleillement l'après-midi, elles sont plus chaudes que les pentes d'orientation *sud*. Par conséquent, la plus faible valeur revient à l'orientation *nord nord-est*. Puisque l'évolution vers 180 est symétrique de part et d'autre du 0, une orientation transformée de $67,5^\circ$ a caractérisé les pentes d'orientation *est* et celles d'orientation *nord-ouest* (Gauthier & Gagnon, 1990). Le tableau 3.1 résume l'information apportée par les variables écologiques mesurées au niveau des arbres et des stations.

3.2. Analyse des données

3.2.1. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu et des variables environnementales sur la composition des communautés

Une analyse des correspondances partielle a été effectuée avec les données de présence et absence des espèces au moyen du logiciel CANOCO (ter Braak 1987). Toutes les espèces observées sur les 160 arbres ont été incluses dans l'ordination. Une espèce déclarée "présente" sur un arbre, devait se retrouver dans au moins un des 6 micro-quadrats échantillonnés sur cet arbre. Les espèces rares n'ont pas été retirées et un poids équivalent a été alloué à chacune des espèces. Nous avons préconisé le retrait des arbres extrêmes le long des axes d'ordination, jusqu'à ce que nous obtenions une bonne dispersion des arbres sur le plan d'ordination. Puisque l'âge des arbres différait entre les peuplements (tableau 3.1), cette variable a été mise en covariable; l'analyse effectuée est donc dite partielle.

Tableau 3.1 Résumé des variables écologiques mesurées au niveau des stations et des arbres (1) pour chacune des stations

sta- tion	année feu	tps depuis feu	Stations			Arbres						
			dist. du lac	dist. zone prés.	ID (2)	pen- te	expo- sition	âge arbres	diamè- tre	hum. écorce	haut.de colo.	text. écorce (3)
1	1717	278	650	0	0	2	157,5	75,9	25,0	0,269	3,23	L(1), F-L(0), F(3), C(6)
2	1717	278	800	0	0	2	22,5	45,9	24,7	0,158	1,19	L(0), F-L(0), F(1), C(9)
3	1717	278	110	0	0	2	22,5	45,9	24,9	0,303	0,96	L(0), F-L(0), F(9), C(1)
4	1717	278	45	0	0	15	22,5	42,9	24,0	0,301	0,87	L(0), F-L(0), F(3), C(7)
5	1870	125	200	650	5,2	4	67,5	49,0	24,4	0,190	1,24	L(0), F-L(0), F(5), C(5)
6	1870	125	300	700	5,6	4	67,5	51,8	24,0	0,248	0,87	L(0), F-L(0), F(10), C(0)
7	1870	125	100	300	2,4	14	67,5	45,5	25,3	0,183	0,51	L(0), F-L(0), F(6), C(4)
8	1870	125	150	350	2,8	4	22,5	48,4	23,9	0,168	0,78	L(0), F-L(0), F(6), C(4)
9	1916	79	155	100	1,3	22	67,5	67,2	25,3	0,197	3,37	L(0), F-L(0), F(4), C(6)
10	1916	79	180	100	1,3	5	67,5	67,3	24,7	0,210	1,38	L(0), F-L(0), F(7), C(3)
11	1916	79	110	140	1,8	7	67,5	69,8	25,4	0,176	2,01	L(0), F-L(0), F(8), C(2)
12	1916	79	185	140	1,8	11	22,5	72,6	24,4	0,260	2,77	L(0), F-L(0), F(0), C(10)
13	1944	51	100	300	5,9	2	67,5	47,1	25,8	0,215	0,63	L(0), F-L(3), F(7), C(0)
14	1944	51	75	100	2,0	10	22,5	49,7	22,1	0,261	0,82	L(0), F-L(0), F(10), C(0)
15	1944	51	290	100	2,0	5	157,5	51,2	24,2	0,266	0,89	L(0), F-L(0), F(7), C(3)
16	1944	51	390	200	3,9	16	157,5	44,1	25,3	0,252	0,74	L(0), F-L(2), F(8), C(0)

(1) les moyennes des valeurs associées à chacun des arbres faisant partie d'un même station ont été calculées pour les variables suivantes: âge des arbres, diamètre, humidité de l'écorce et hauteur de colonisation.

(2) ID: Indice de dispersion.

(3) L: lisse, F-L: fissurée-lisse, F: fissurée, C: craquelée; les valeurs entre parenthèses correspondent au nombre de fois que chacune

Afin d'évaluer l'influence des variables environnementales sur la répartition des espèces, les positions des arbres le long des deux premiers axes de l'analyse des correspondances partielle ont été corrélées aux différentes variables environnementales à l'aide du coefficient de rang de Spearman. Lors de l'élaboration de la matrice des variables environnementales, la même valeur a été attribuée à tous les arbres faisant partie d'une même station, pour les variables mesurées au niveau des stations.

Les données de présence et absence des espèces ont aussi été soumises à une analyse canonique des correspondances partielle. Les mêmes arbres que dans l'analyse précédente ont été supprimés, et le seuil de signification des axes 1 et 2 a été déterminé par un test de permutation de Monte Carlo. Ce test permet de s'assurer que les valeurs propres de l'axe 1 et 2 sont significativement plus élevées que celles qui pourraient être obtenues en associant aléatoirement les vecteurs objets de la matrice de végétation et les variables environnementales. Bien que cette méthode d'ordination permette d'analyser simultanément deux ou plusieurs matrices de données, et d'obtenir une ordination intégrée des espèces avec les variables environnementales (ter Braak 1986), nous avons préféré l'utiliser uniquement pour évaluer le pourcentage de variance de la matrice de végétation pouvant être expliqué par la matrice environnementale. En effet, puisque les axes sont contraints à être des combinaisons linéaires des variables environnementales, à être corrélés de façon maximale à ces dernières, les positions des espèces ou des stations dans le plan d'ordination sont souvent moins fiables que celles déterminées par l'analyse des correspondances basée uniquement sur les données de végétation.

3.2.2. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la richesse, la diversité et le recouvrement des espèces

Différents indices ont été calculés pour chacun des arbres: la richesse, la diversité et le recouvrement. La richesse est définie ici comme le nombre d'espèces différentes observées à l'intérieur des 6 micro-quadrats. La diversité a été calculée à l'aide de

l'indice de Shannon (Whittaker 1972). Le recouvrement correspond au pourcentage de recouvrement moyen des espèces d'un micro-quadrat. Afin de comparer ces indices en fonction de l'âge des peuplements, des analyses de variance hiérarchisée, calculées sur les rangs, ont été réalisées. Ce type de méthode a été choisi en raison de la nature hiérarchisée de notre échantillon. Elle permet de décomposer la variance sur plusieurs niveaux, et de voir si la variabilité associée au niveau supérieur (temps depuis le dernier feu) demeure importante après avoir enlevé celle associée au niveau inférieur (stations); les 10 arbres étaient prélevés dans les quatre stations, elles-mêmes localisées dans des forêts dont le temps écoulé depuis le dernier feu était le même. La distribution non normale de nos données justifie le classement de nos observations en rangs. Le test de comparaisons multiples employé est celui de Student-Newman-Keuls. L'âge des arbres et la distance de la zone préservée ont également été intégrés dans l'analyse.

3.2.3. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la fréquence d'apparition des espèces

Nous avons aussi voulu déterminer quelles sont les espèces ayant une probabilité d'apparition liée au temps écoulé depuis le dernier feu, à l'âge des arbres ou à la distance de la zone préservée. Quatre classes, correspondant chacune à une période de temps écoulée depuis le dernier feu (51, 79, 125 et 278 ans) ont été formées. Chacune des classes regroupe les observations de présence et absence des espèces faites sur les 40 arbres, peu importe la hauteur. Le temps depuis le dernier feu est donc une variable qualitative, alors que l'âge des arbres et la distance de la zone préservée sont des variables quantitatives.

Les données de présence et absence de chacune des espèces ont été analysées par un modèle mixte, comportant à la fois des éléments des modèles log-linéaires et de la régression logistique. Les modèles log-linéaires et la régression logistique sont respectivement équivalents, pour des variables en classe, à l'analyse de variance et à la régression linéaire pour des variables quantitatives. Les modèles log-linéaires sont basés sur l'analyse de tableaux de contingence multivariés; ils permettent de trouver les relations existant entre des variables indépendantes qualitatives, ou

différents états d'une même variable qualitative. Le logarithme naturel de la fréquence attendue à l'intérieur de chacune des cellules du tableau est fonction des effets principaux des différents descripteurs et de leurs interactions. Les fréquences prédites sont, par la suite, comparées aux valeurs observées. Lorsque le modèle s'ajuste bien aux données, il y a peu de différences entre les valeurs observées et prédites. Quant à la régression logistique, elle est particulièrement bien adaptée à l'analyse d'une variable dépendante binaire, lorsque la variable indépendante est quantitative (Legendre & Legendre 1984).

Les signes des paramètres estimés pour les différents peuplements indiquent si la valeur observée dans une case est supérieure ou inférieure à celle attendue sous l'hypothèse d'indépendance entre les variables. Par la suite, l'emploi de tests de contraste a permis d'évaluer si les paramètres estimés différaient significativement entre eux. Seules les espèces présentes dans plus de 10% des stations ont été incluses dans ces analyses.

4. Résultats

4.1. Nombre d'espèces observées dans les différents peuplements

Soixante-quinze espèces, dont 34 espèces de mousses, 34 espèces de lichens et 7 espèces d'hépatiques ont été observées sur les peupliers faux-tremble échantillonnés (annexe A). Un plus grand nombre d'espèces a été rencontré dans les peuplements de 278 ans, toutefois le nombre d'espèces diffère peu entre les autres peuplements (tableau 4.1). De plus, au sein d'une forêt de même âge, il existe une variabilité quant au nombre d'espèces dénombrées d'une station à une autre. Les stations 3 et 4 des peuplements de 278 ans sont moins riches en espèces que les stations 1 et 2. Dans les plus jeunes peuplements, les stations 2 et 4 sont beaucoup plus riches que les deux autres stations, alors que dans les peuplements initiés il y a 79 et 125 ans, la variabilité entre les sites est moins

Tableau 4.1 Nombre d'espèces observées dans chacun des peuplements

	Temps écoulé depuis le dernier feu (années)							
	51		79		125		278	
	station		station		station		station	
Mousses								
	1	13	5	21	9	16	13	28
	2	21	6	18	10	16	14	23
	3	12	7	22	11	21	15	19
	4	16	8	20	12	17	16	17
	moy/station	15,5	moy/station	20,3	moy/station	17,5	moy/station	21,8
	total (1)	23	total	25	total	24	total	33
Lichens								
	1	8	5	14	9	11	13	18
	2	18	6	11	10	15	14	14
	3	8	7	14	11	16	15	10
	4	17	8	15	12	11	16	9
	moy/station	12,8	moy/station	13,5	moy/station	13,3	moy/station	12,8
	total	24	total	22	total	21	total	25
Hépatiques								
	1	1	5	5	9	2	13	7
	2	0	6	4	10	4	14	5
	3	1	7	4	11	4	15	4
	4	4	8	4	12	5	16	2
	moy/station	1,5	moy/station	4,3	moy/station	3,8	moy/station	4,5
	total	4	total	5	total	5	total	7
MLH (2)								
	1	22	5	40	9	29	13	53
	2	40	6	33	10	35	14	42
	3	21	7	40	11	41	15	33
	4	37	8	39	12	33	16	28
	moy/station	30	moy/station	38	moy/station	34,5	moy/station	39
	total	51	total	52	total	50	total	65

Nota: 1) le total correspond au nombre d'espèces différentes retrouvées dans les 4 stations.

2) regroupement des mousses, des lichens et des hépatiques.

importante. Il est à noter que les hépatiques sont pratiquement absentes des jeunes peuplements de 51 ans.

Sur les 75 espèces identifiées, 32 étaient présentes dans plus de 10% des stations (annexe A). Il est à souligner que bien que le même nombre de lichens et de mousses ait été observé dans l'échantillon, seulement 10 espèces de lichens comparativement à 18 espèces de mousses ont une fréquence d'occurrence supérieure à 10%. Quatre des sept espèces d'hépatiques ont été rencontrées dans plus de 10% des stations. De façon générale, les lichens ont été observés plus rarement que l'ont été les mousses et les hépatiques.

4.2. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu et des variables environnementales sur la composition des communautés

La figure 4.1 montre les intervalles de 95% où se situent les arbres des stations selon les résultats obtenus par l'analyse des correspondances partielle. Les différentes années de feu ont été représentées sur des plans séparés pour plus de clarté. Parmi les stations échantillonnées dans les peuplements de 278 ans, les stations 3 et 4 (cf. tableau 3.1) semblent moins différer des autres peuplements au niveau de la composition des communautés de bryophytes et de lichens que les stations 1 et 2. La composition de la station 3 est en effet relativement près de celle des stations des peuplements de 125 ans (5, 6 et 8). C'est parmi les stations issues du feu de 1870 et de 1916, qu'il semble y avoir le moins de variabilité inter-stations; à l'opposé, cette variabilité est plus grande pour les stations issues des peuplements de 1717 et de 1944.

Le premier axe est corrélé positivement à la distance de la zone préservée et à l'indice de dispersion, et inversement au temps écoulé depuis le dernier feu, à la pente et à la hauteur de colonisation (tableau 4.2). Il peut être interprété comme un gradient de temps depuis le dernier feu et de proximité d'un vieux peuplement. La distance du lac, la texture de l'écorce ainsi que le temps depuis le dernier feu sont positivement

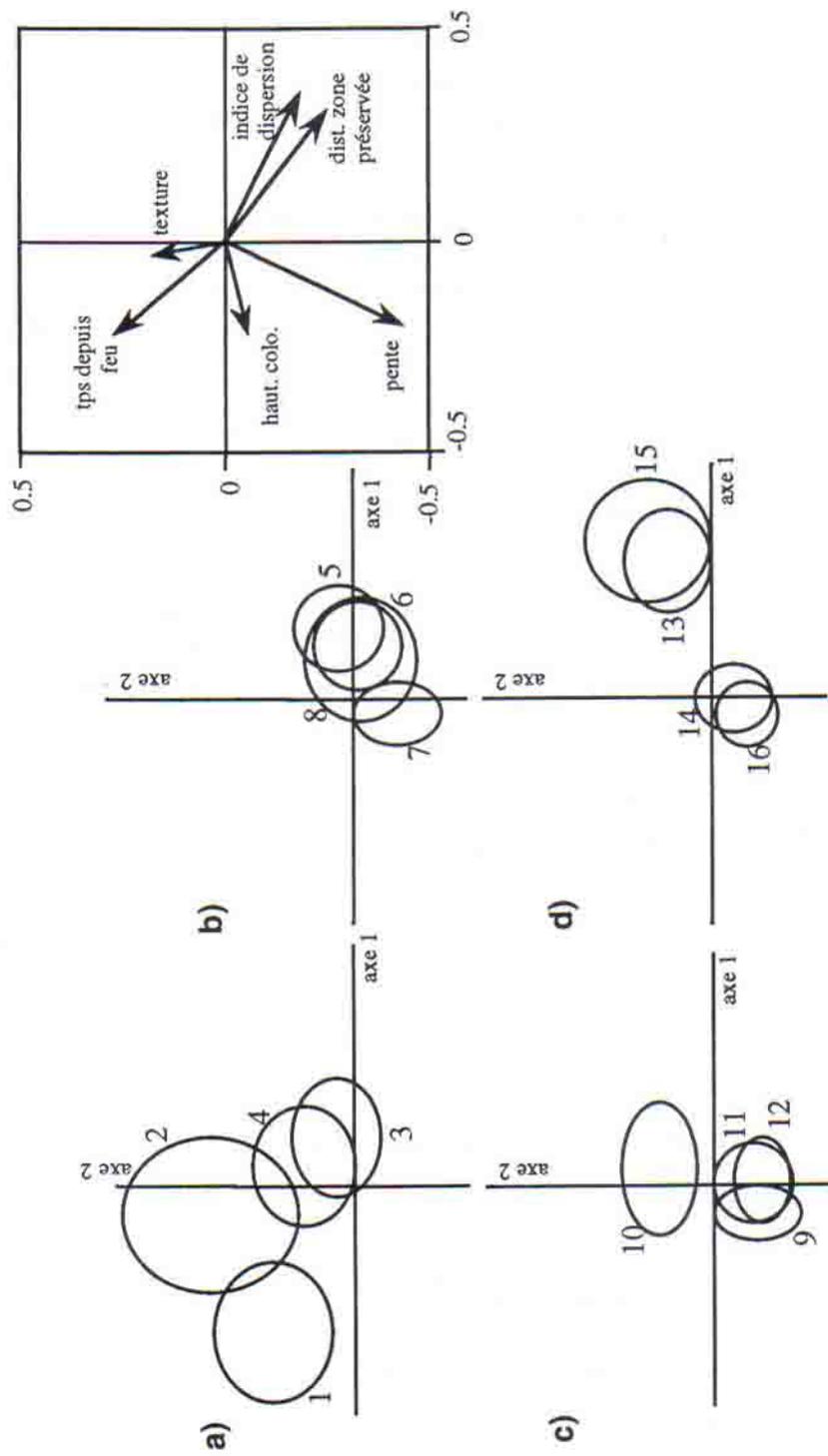


Figure 4.1 Analyse des correspondances partielle montrant les intervalles de 95 % où se situent les arbres des stations. L'analyse a été effectuée à partir des données de présence-absence des espèces, et l'âge des arbres a été mis en covariable. Les différentes années de feu sont représentées sur des plans séparés pour plus de clarté. (a) : stations issues du feu de 1717; (b): stations issues du feu de 1870; (c): stations issues du feu de 1916; (d): stations issues du feu de 1944. L'encadré montre les variables environnementales significatives.

Tableau 4.2 Coefficients de corrélation de Spearman entre les positions des arbres le long des deux premiers axes de l'analyse des correspondances partielle et les variables environnementales *** $p < 0,01$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$

Variabes environnementales	Axe 1	Axe 2
Temps depuis le dernier feu	- 0,191*	0,293***
Variables mesurées au niveau des sites		
distance du lac	- 0,124	0,158*
distance de la zone préservée	0,288***	- 0,298***
indice de dispersion	0,328***	- 0,169*
pente	- 0,202*	- 0,432***
exposition	- 0,005	- 0,026
Variables mesurées au niveau des arbres		
diamètre de l'arbre	- 0,039	- 0,058
humidité de l'écorce	0,050	0,062
hauteur	- 0,225**	- 0,055
texture de l'écorce	- 0,028	0,184*

Tableau 4.3 Valeurs propres des différentes ordinations et seuil de signification des axes (test de permutation de Monte Carlo)

	λ_1	λ_2	$p(\lambda_1)$	$p(\lambda_2)$
AC	0,243	0,171	-	-
ACC	0,143	0,079	0,01	0,04

Nota: AC: analyse des correspondances; ACC: analyse canonique des correspondances

Tableau 4.4 Variances totale (Vt), résiduelle (Vr) et canonique (Vc), et pourcentages de variance totale (% Vt exp.) et résiduelle (% Vr exp.) expliqués par la matrice environnementale

Vt	Vr	Vc	% Vt.exp.	% Vr.exp.
3,721	3,694	0,436	11,72	11,80

Nota: Vt: somme des valeurs propres de l'analyse des correspondances
 Vr: somme des valeurs propres calculée après régression sur la covariable
 Vc: somme des valeurs propres des axes sous contraintes
 % Vt.exp.: $Vc \cdot 100 / Vt$
 % Vr.exp.: $Vc \cdot 100 / Vr$

corrélés au deuxième axe, alors que la pente, la distance de la zone préservée et l'indice de dispersion y sont inversement corrélés (tableau 4.2).

Le tableau 4.3 présente les valeurs propres correspondant aux deux premiers axes des différentes ordinations. Le test de permutation de Monte Carlo confirme que le premier et le deuxième axe montrent bien une relation entre les espèces et les variables environnementales. Les pourcentages de variance de la matrice de végétation expliqués par la matrice environnementale apparaissent au tableau 4.4. La matrice des variables écologiques explique près de 12 % de la variabilité présente dans la matrice de végétation.

De façon générale, les espèces exclusives à un âge de peuplement ou peu fréquentes sont périphériques sur le plan d'ordination (fig. 4.2). Nous pouvons y observer, dans la portion supérieure gauche de l'ordination, un regroupement des espèces observées uniquement (tableau 4.5) ou plus fréquentes (comme nous le verrons plus loin à la figure 4.4a) dans les peuplements âgés de 278 ans, telles que *Evernia mesomorpha* (eme), *Collema subflaccidum* (csu) et *Brachythecium rutabulum* (brt). À l'inverse, *Candelariella vitellina* (cvi) et *Caloplaca cerina* (cce) se retrouvent dans les peuplements plus jeunes, à l'extrême ^{droite} gauche de l'ordination.

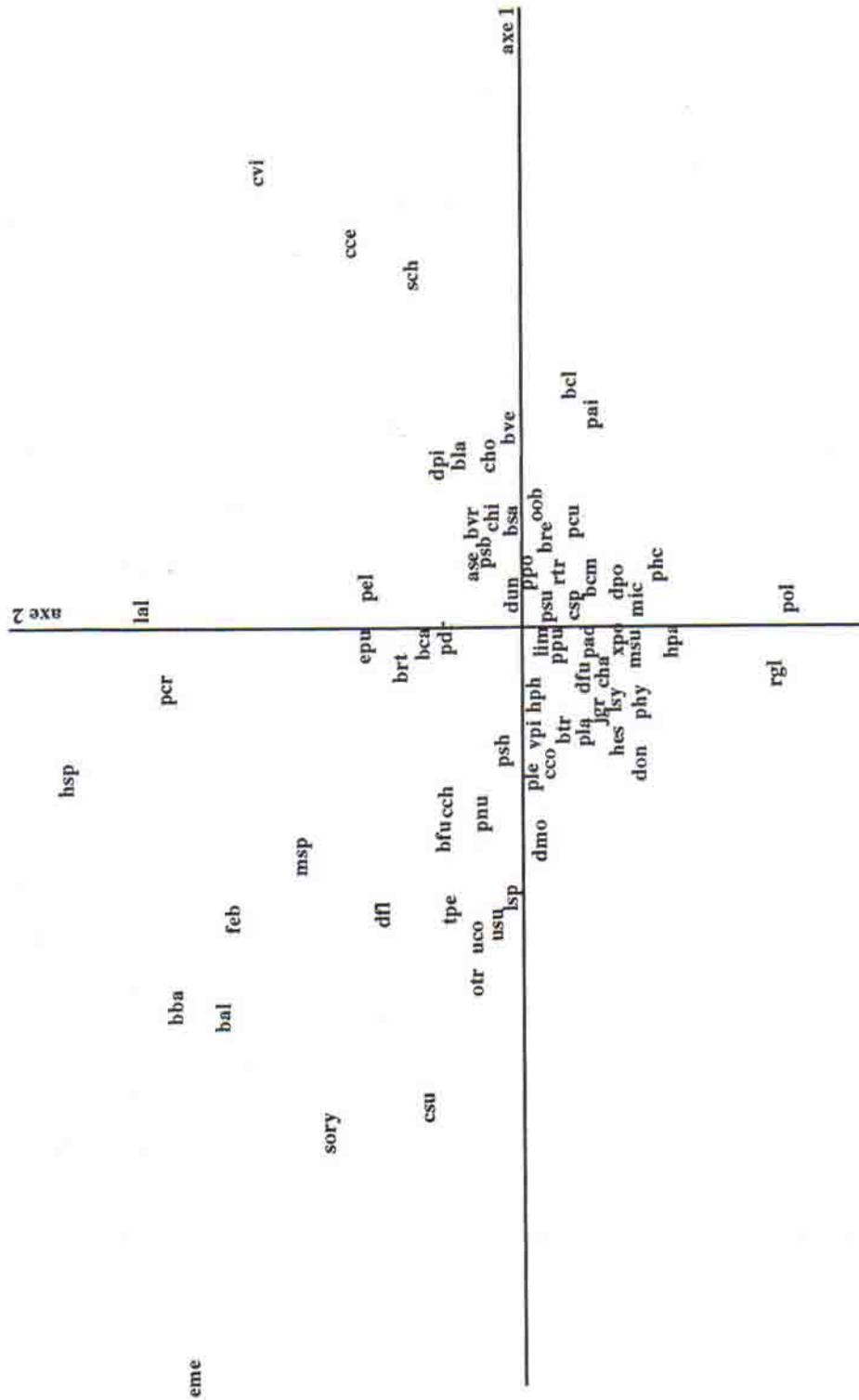


Figure 4.2 Analyse des correspondances partielle montrant la position des espèces. L'analyse a été effectuée à partir des données de présence-absence des espèces, et l'âge des arbres a été mis en covariable. La liste des espèces et leurs abréviations apparaissent à l'annexe 1.

Tableau 4.5 Fréquence d'apparition des espèces ayant été observées uniquement dans un âge de peuplement

	Temps écoulé depuis le dernier feu (années)				Total
	51	79	125	278	
Mousses					6
<i>Brachythecium calcareum</i>				2	
<i>Brachythecium velutinum</i>				3	
<i>Dicranum polysetum</i>		1			
<i>Hylocomnium splendens</i>				5	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>				5	
<i>Ulota crispa</i>				1	
Lichens					8
<i>Candelariella vitellina</i>	1				
<i>Collema subfaccidum</i>				3	
Croûte sorédiée (jaune)				3	
<i>Evernia mesomorpha</i>				4	
<i>Lecanora</i> cfr. <i>piniperda</i>				1	
<i>Phaeophyscia ciliata</i>		5			
<i>Rinodina glauca</i>			2		
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i>			2		
Hépatique					1
<i>Barbilophozia barbata</i>				3	
Nombre d'espèces	1	2	2	10	15

La distribution des espèces le long de l'axe 2 repose sur la synergie des facteurs corrélés à cet axe (tableau 4.2), mais la pente des stations semble être le facteur le plus structurant. Les espèces situées le long de l'axe 2, du côté positif, se retrouvent dans des stations relativement planes, probablement moins bien drainées; les espèces plus fréquentes 278 ans après feu font partie de ce groupe d'espèces. Inversement, celles observées dans les stations aux pentes plus prononcées se retrouvent dans la portion inférieure de l'ordination. Nous y retrouvons des espèces plus fréquentes 79 ans après feu (fig. 4.4e), mais également rencontrées 51 et 125 ans après feu, telles que *Hypnum pallescens* (hpa), *Micarea* sp. (mic), *Lecanora symmicta* (lsy) et *Parmeliopsis hyperopta* (phy).

4.3. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la richesse, la diversité et le recouvrement des espèces

Le tableau 4.6 montre les résultats des comparaisons des différents indices entre les peuplements qui ont été obtenus par analyse de variance hiérarchisée. Les moyennes correspondant aux différents indices, avant et après leurs transformations en rangs, sont présentées à l'annexe B. La majorité des indices sont plus bas dans les peuplements de 51 ans et plus élevés dans les peuplements de 79 ans. La richesse, la diversité et le recouvrement des lichens n'ont pas de relation significative avec le temps écoulé depuis le dernier feu, ni d'ailleurs avec la distance de la zone préservée. Cette dernière influence les variables de richesse et de recouvrement des mousses et des hépatiques. La diversité des mousses, la diversité totale, la richesse des mousses et la richesse totale sont significativement plus faibles dans les jeunes peuplements de 51 ans. La diversité totale, le recouvrement des mousses et la richesse totale sont significativement plus élevés dans les peuplements de 79 ans (fig. 4.3). Aucun indice est significativement plus faible ou plus élevé dans les peuplements de 125 ans et de 278 ans.

La variabilité entre les stations d'un même âge de peuplement est élevée pour la majorité des indices étudiés (tableau 4.6). De plus, l'âge des arbres a une influence

Tableau 4.6 Analyses de variance hiérarchisée des indices calculés pour chacun des arbres et comparés entre les peuplements d'âge différent

	Temps depuis feu		Stations		Distance		Age des arbres		R ²
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	
RIM	6,07	0,000	3,27	0,001	6,31	0,000	16,83	0,000	0,351
RIL	2,08	0,106	5,03	0,000	0,18	0,671	31,09	0,000	0,394
RIH	7,69	0,000	6,06	0,000	9,09	0,003	26,72	0,000	0,467
RIT	6,55	0,000	8,91	0,000	0,68	0,411	60,89	0,000	0,556
DIM	5,80	0,001	1,72	0,075	0,09	0,759	8,70	0,004	0,240
DIL	1,87	0,138	2,37	0,010	0,76	0,385	10,67	0,001	0,231
DIH	5,99	0,001	4,99	0,000	1,99	0,161	29,45	0,000	0,422
DIT	5,10	0,002	4,04	0,000	3,44	0,066	28,05	0,000	0,389
REM	11,71	0,000	2,10	0,024	5,63	0,019	2,20	0,140	0,316
REL	1,74	0,161	4,23	0,000	2,08	0,151	17,45	0,000	0,333
REH	3,69	0,013	6,90	0,000	17,63	0,000	12,23	0,001	0,450
RET	3,74	0,013	4,90	0,000	0,82	0,368	18,75	0,000	0,372

Nota: 1) RIM: richesse des mousses; RIL: richesse des lichens; RIH: richesse des hépatiques; RIT: richesse totale; DIM: diversité des mousses; DIL: diversité des lichens; DIH: diversité des hépatiques; DIT: diversité totale; REM: recouvrement des mousses; REL: recouvrement des lichens; REH: recouvrement des hépatiques; RET: recouvrement total.

2) les valeurs en caractère gras sont significatives à un niveau de probabilité fixé à $p \leq 0,05$.

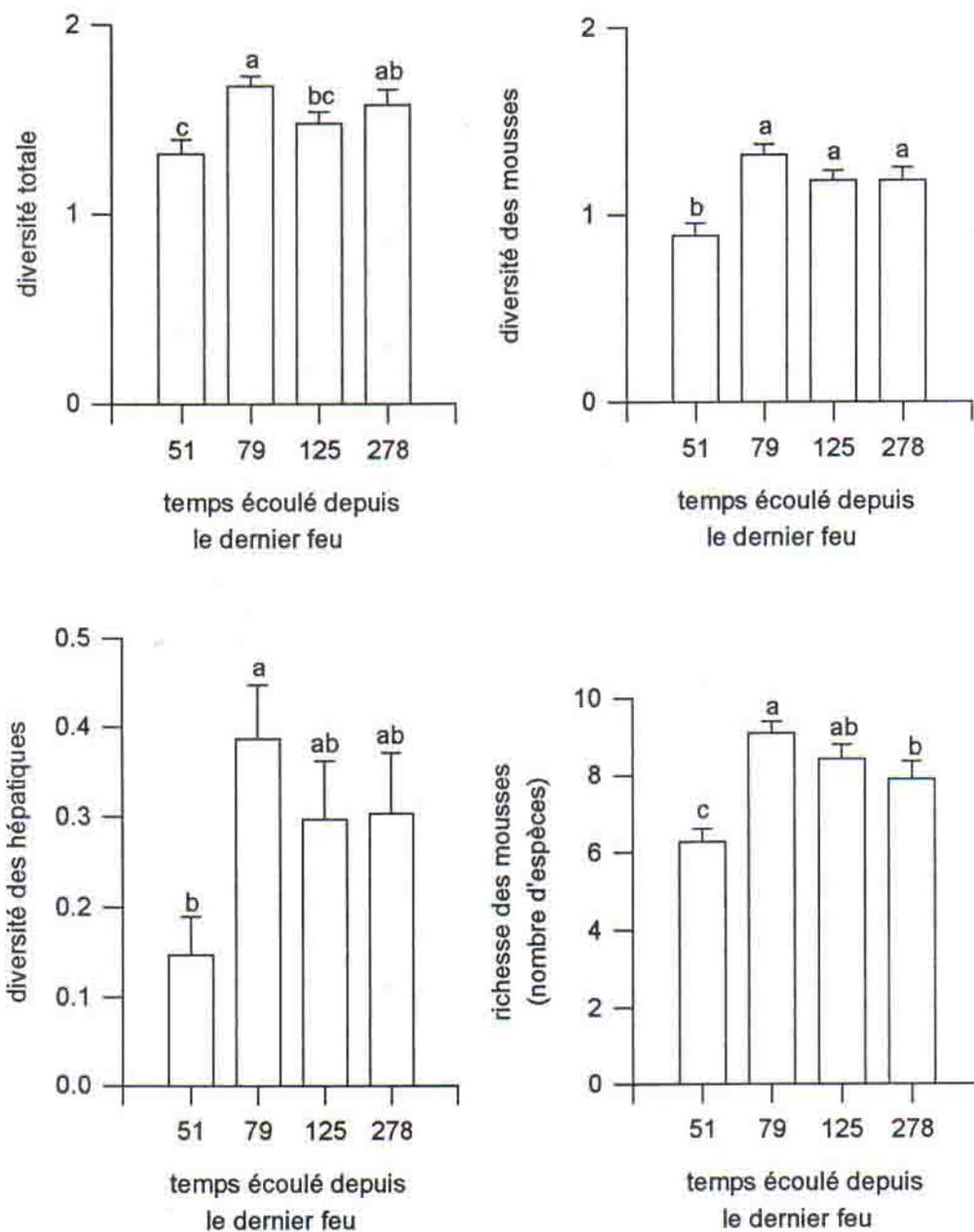


Figure 4.3 Histogrammes illustrant les indices (richesse, diversité et recouvrement) calculés à l'échelle des arbres qui diffèrent significativement entre les âges de peuplement.

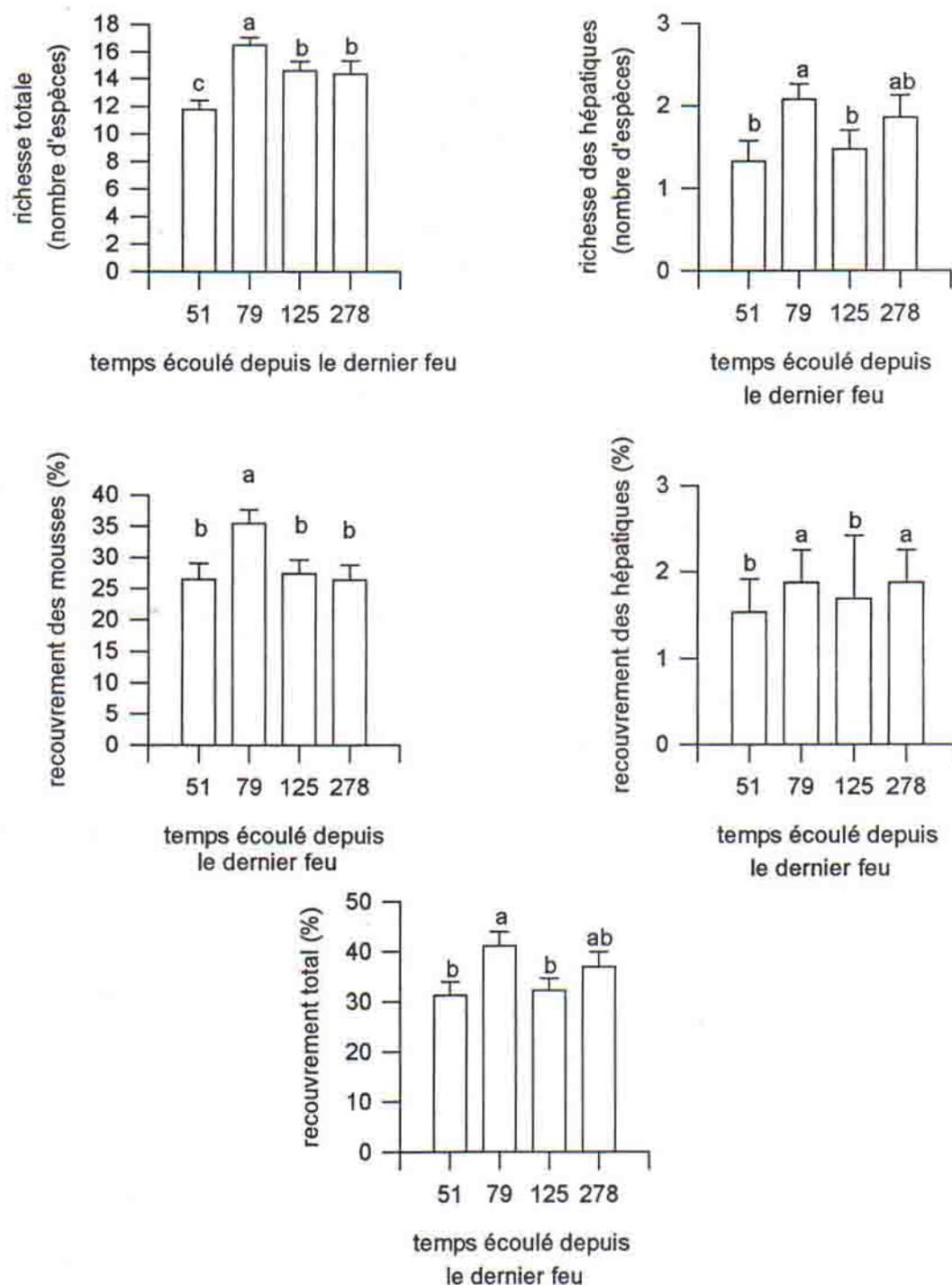


Figure 4.3 (suite) Histogrammes illustrant les indices (richesse, diversité et recouvrement) calculés à l'échelle des arbres qui diffèrent significativement entre les âges de peuplement.

significative pour tous les indices, à l'exception du recouvrement des mousses. En regardant les moyennes non transformées (annexe B), nous pouvons constater que la richesse des mousses est supérieure à celle des lichens et des hépatiques, et que les mousses sont aussi beaucoup plus abondantes. Enfin, la diversité des hépatiques est nettement inférieure à celle des lichens et des mousses.

4.4. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la fréquence d'apparition des espèces

Les analyses effectuées au moyen des modèles mixtes montrent que la fréquence d'apparition de certaines espèces est liée au temps écoulé depuis le dernier feu et/ou à l'âge des arbres et/ou à la distance de la zone préservée (tableau 4.7).

Sept mousses et quatre lichens ont une relation significative avec le temps écoulé depuis le dernier feu. *Brachythecium rutabulum* et *Plagiomnium ellepticum* sont statistiquement plus fréquents 278 ans après feu. Nous pouvons aussi remarquer une tendance à une augmentation de la fréquence d'apparition de *P. drummondii*, *Biatora carneoalbida* et *Drepanocladus uncinatus* avec le temps écoulé depuis le dernier feu (fig. 4.4a). Certaines espèces, présentes dans moins de 10% des stations et ne faisant pas partie des espèces analysées par les modèles mixtes, ont tendance à être plus communes dans les peuplements plus âgés: *Mnium spinulosum*, *Pohlia nutans*, *Usnea subfloridana* et *Frullania eboracensis* (annexe A). Il est à noter qu'aucune tendance de ce genre n'a été observée dans les autres peuplements. *Plagiomnium cuspidatum* est significativement plus fréquent 79 et 125 ans après feu (fig. 4.4b). *Brachythecium salebrosum* semble pour sa part bimodale: cette espèce est plus fréquente 51 et 125 ans après feu (fig. 4.4c). D'autres espèces sont plus fréquentes dans un âge de peuplement (fig 4.4d). La fréquence d'apparition de *Lecanora symmicta*, de *Micarea* sp. et d'*Hypnum pallescens* est significativement plus élevée dans les peuplements feuillus de 79 ans. *Caloplaca cerina* est la seule espèce statistiquement plus fréquente dans les peuplements de 51 ans (fig. 4.4d).

Tableau 4.7 Résultats des analyses réalisées sur les espèces présentes dans plus de 10% des stations et testant les relations entre la fréquence d'apparition des espèces et le temps écoulé depuis le dernier feu, l'âge des arbres et la distance de la zone préservée

	Age des arbres		Dist. de la zone préservée		Temps depuis feu	
	X^2	p	X^2	p	X^2	p
<u>Espèce associée au temps depuis feu, à la distance de la zone préservée et à l'âge des arbres</u>						
hépatique						
<i>Jungermania gracillima</i>	11,75	0,000	10,63	0,001	14,66	0,002
<u>Espèce associée au temps depuis feu et à la distance de la zone préservée</u>						
hépatique						
<i>Harpanthus sp.</i>	0,40	0,530	7,64	0,006	15,65	0,001
<u>Espèces associées au temps depuis feu à l'âge des arbres</u>						
mousse						
<i>Dicranum fuscescens</i>	3,48	0,062	6,13	0,105	5,77	0,016
lichens						
<i>Hypogymnia physodes</i>	7,75	0,005	2,73	0,099	5,66	0,129
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	4,07	0,044	3,44	0,064	5,10	0,165
<u>Espèces associées au temps depuis feu</u>						
mousses						
<i>Brachythecium rutabulum</i>	1,57	0,210	1,00	0,319	27,00	0,000
<i>Brachythecium salebrosum</i>	0,04	0,840	1,84	0,175	28,61	0,000
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	3,05	0,081	2,78	0,095	12,71	0,005
<i>Hypnum pallescens</i>	0,77	0,379	0,79	0,375	15,38	0,002
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	0,33	0,568	2,60	0,107	49,56	0,000
<i>Plagiomnium drummondii</i>	0,22	0,636	1,61	0,204	11,22	0,011
<i>Plagiomnium ellepticum</i>	1,51	0,219	0,25	0,615	17,12	0,001
lichens						
<i>Biatora carnealbisa</i>	0,63	0,427	2,02	0,155	8,83	0,032
<i>Caloplaca cerina</i>	0,00	0,962	18,50	0,000	1,55	0,213
<i>Lecanora symicta</i>	0,01	0,938	0,00	0,988	25,76	0,000
<i>Micarea sp.</i>	0,28	0,600	0,23	0,628	28,63	0,000
<u>Espèces associées à la distance de la zone préservée</u>						
mousses						
<i>Amblystegium serpens</i>	0,04	0,832	5,05	0,025	5,30	0,151
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	3,24	0,072	11,21	0,001	6,86	0,077
<i>Pylaisiella polyantha</i>	1,36	0,243	3,53	0,060	6,59	0,086
<i>Platydictya subtile</i>	1,45	0,229	6,33	0,012	3,34	0,342
hépatiques						
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	2,81	0,094	6,74	0,009	4,51	0,211
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	0,73	0,393	6,28	0,012	6,82	0,078

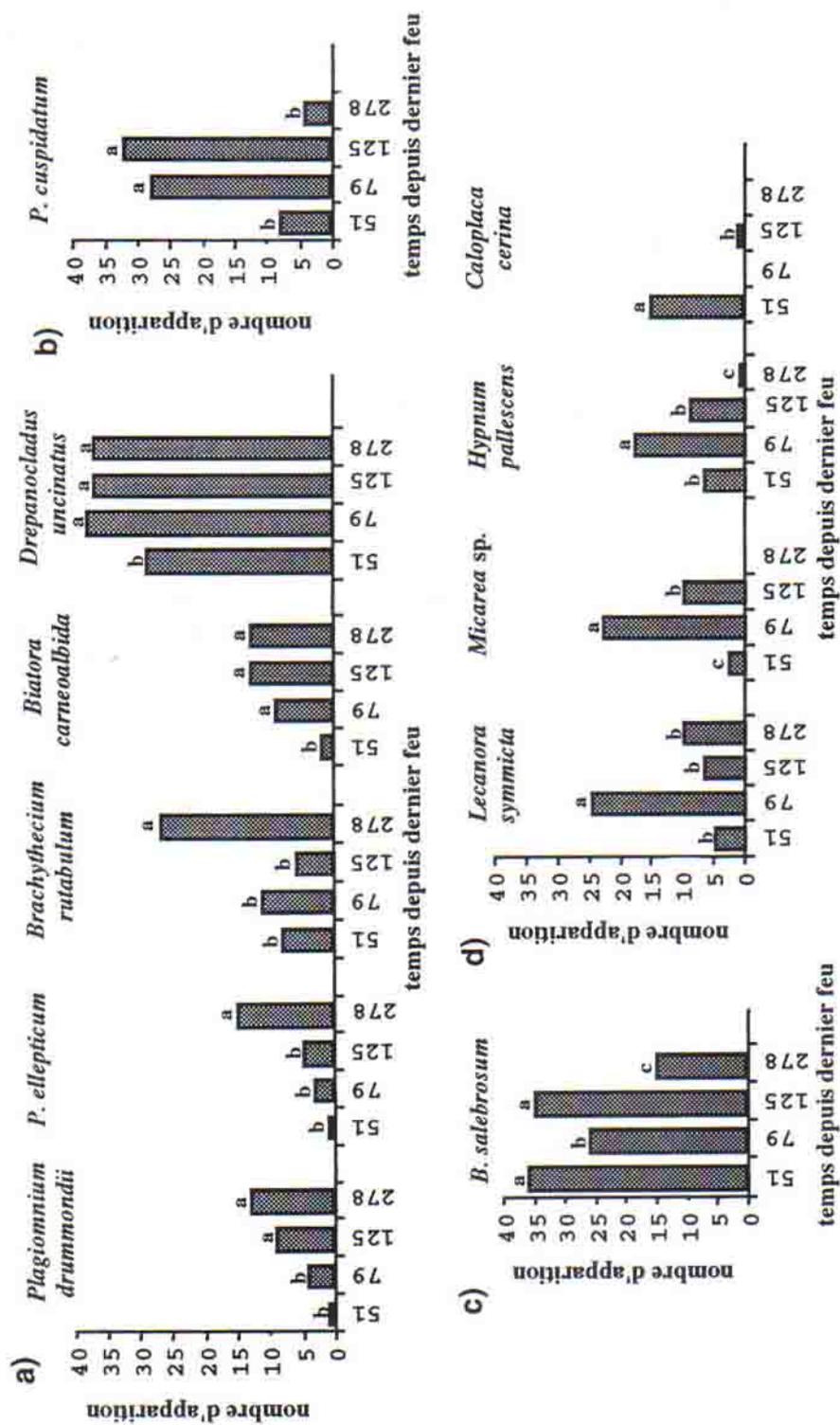


Figure 4.4 Espèces dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée à l'âge des peuplements, selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes. Les histogrammes représentent le nombre de fois que chacune des espèces fut observée dans les différents peuplements. (a) augmentation de la fréquence d'apparition dans les peuplements de 278 ans; (b) augmentation de la fréquence d'apparition dans les peuplements d'âge intermédiaire; (c) espèces bimodales; (d) augmentation de la fréquence d'apparition dans un âge de peuplement.

Quinze autres espèces, dont six mousses, huit lichens et une hépatique, se retrouvent uniquement dans un âge de peuplement; elles ont cependant des fréquences d'apparition inférieures à 10%. De ce nombre, dix espèces sont exclusives aux peuplements de 278 ans (tableau 4.5). Il est intéressant de constater que le nombre d'espèces exclusives à un âge de peuplement est considérablement plus élevé dans les peuplements plus âgés.

Trois espèces sont associées au temps depuis le dernier feu et à l'âge des arbres (tableau 4.7): *Dicranum fuscescens*, *Hypogymnia physodes* et *Parmeliopsis hyperopta*. La fréquence d'apparition de ces espèces augmente avec l'âge des arbres (fig.4.5). La fréquence de *D. fuscescens* est plus basse dans les peuplements de 51 ans et celle de *P. hyperopta* est plus élevée dans les peuplements de 79 ans.

Six espèces sont liées à la distance de la zone préservée (tableau 4.7 et fig. 4.6): *Amblystegium serpens*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Pylaisiella polyantha*, *Platydictya subtile*, *Blepharostoma trichophyllum* et *Ptilidium pulcherinum*. Contrairement aux autres espèces, la fréquence des deux hépatiques (*B. trichophyllum*, et *P. pulcherinum*) augmente en fonction de la distance de la zone préservée (fig. 4.6). Une autre espèce, *Harpanthus* sp., est associée au temps depuis feu et à la distance de la zone préservée (tableau 4.7 et fig. 4.7). Enfin, la fréquence d'apparition de *Jungermania gracillima* répond à la fois au temps depuis feu, à l'âge des arbres et à la distance de la zone préservée (tableau 4.7).

5. Discussion

5.1. Nombre d'espèces observées dans les différents peuplements et flore épiphyte des peupliers faux-tremble

Comme les résultats de notre étude semblent le montrer, et tel que suggéré dans plusieurs autres, les forêts, dont l'histoire est exempte de perturbations majeures et où une continuité forestière a pu s'exercer durant une longue période de temps, ont pu accumuler un plus grand nombre d'espèces et semblent importantes pour l'établissement de certaines espèces (Cooper-Ellis 1994; Goward 1994; Rose 1976;

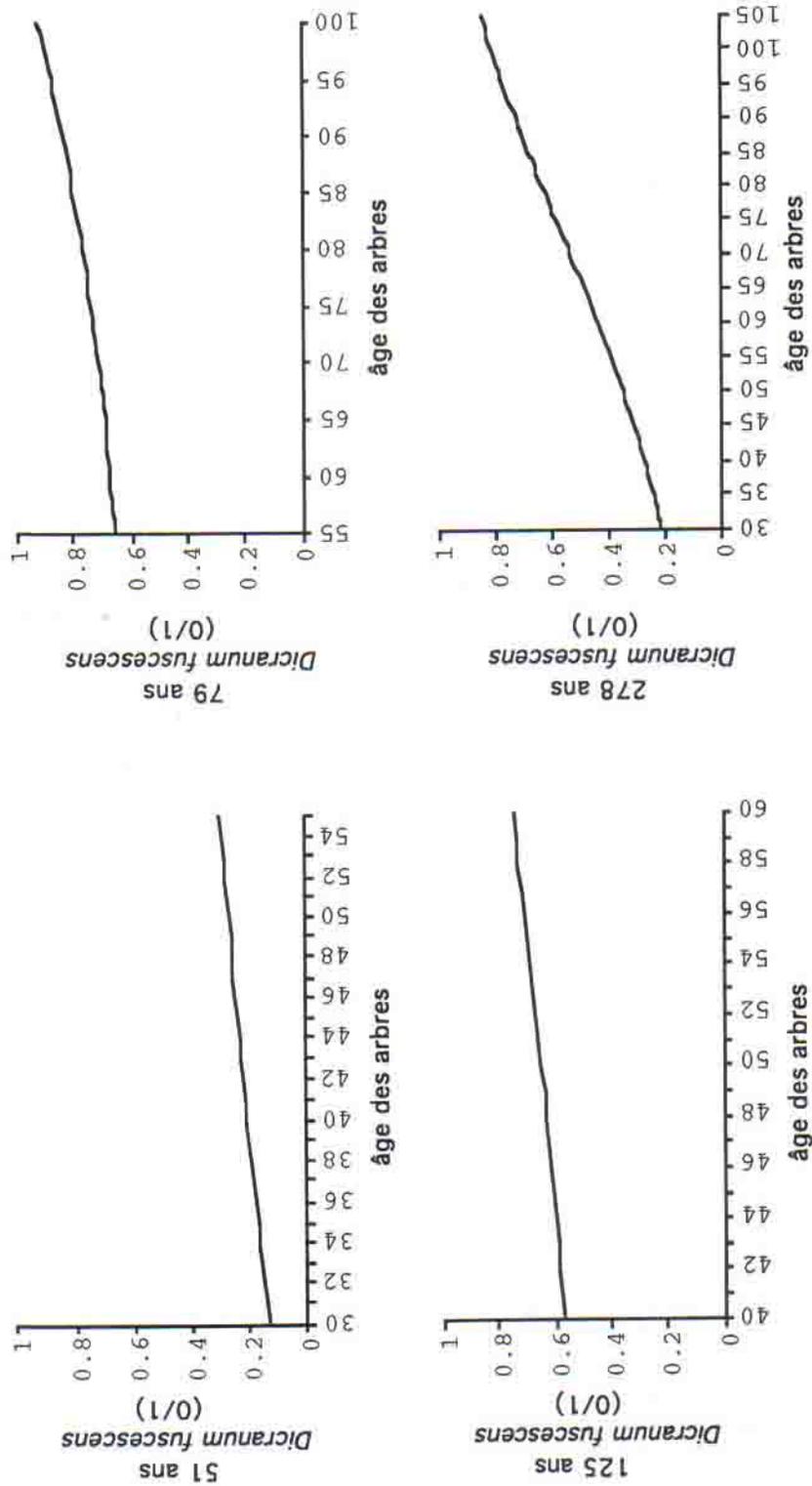


Figure 4.5 Espèces dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée au temps écoulé depuis le dernier feu et à l'âge des arbres selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes.

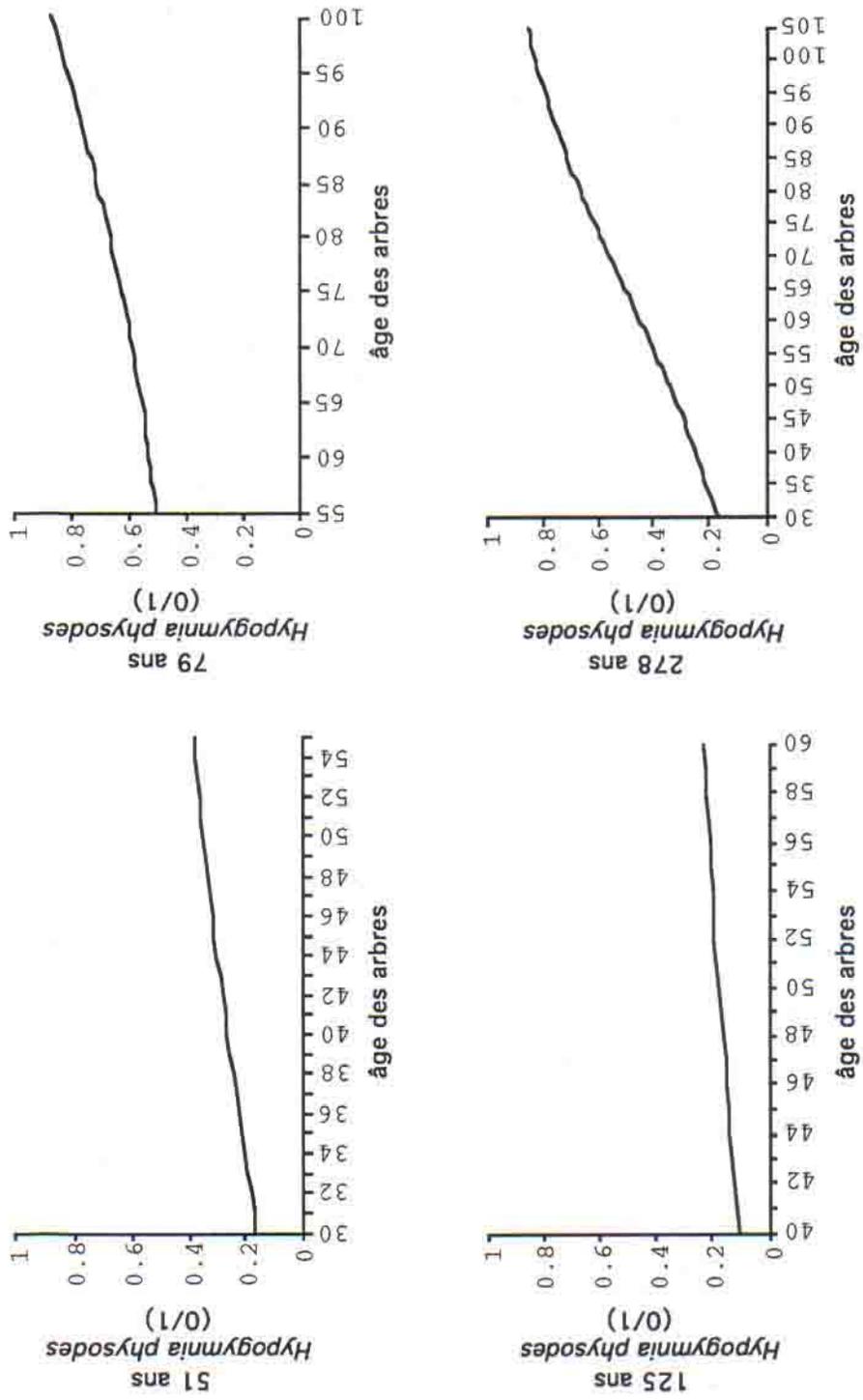


Figure 4.5 (suite) Espèces dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée au temps écoulé depuis le dernier feu et à l'âge des arbres selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes.

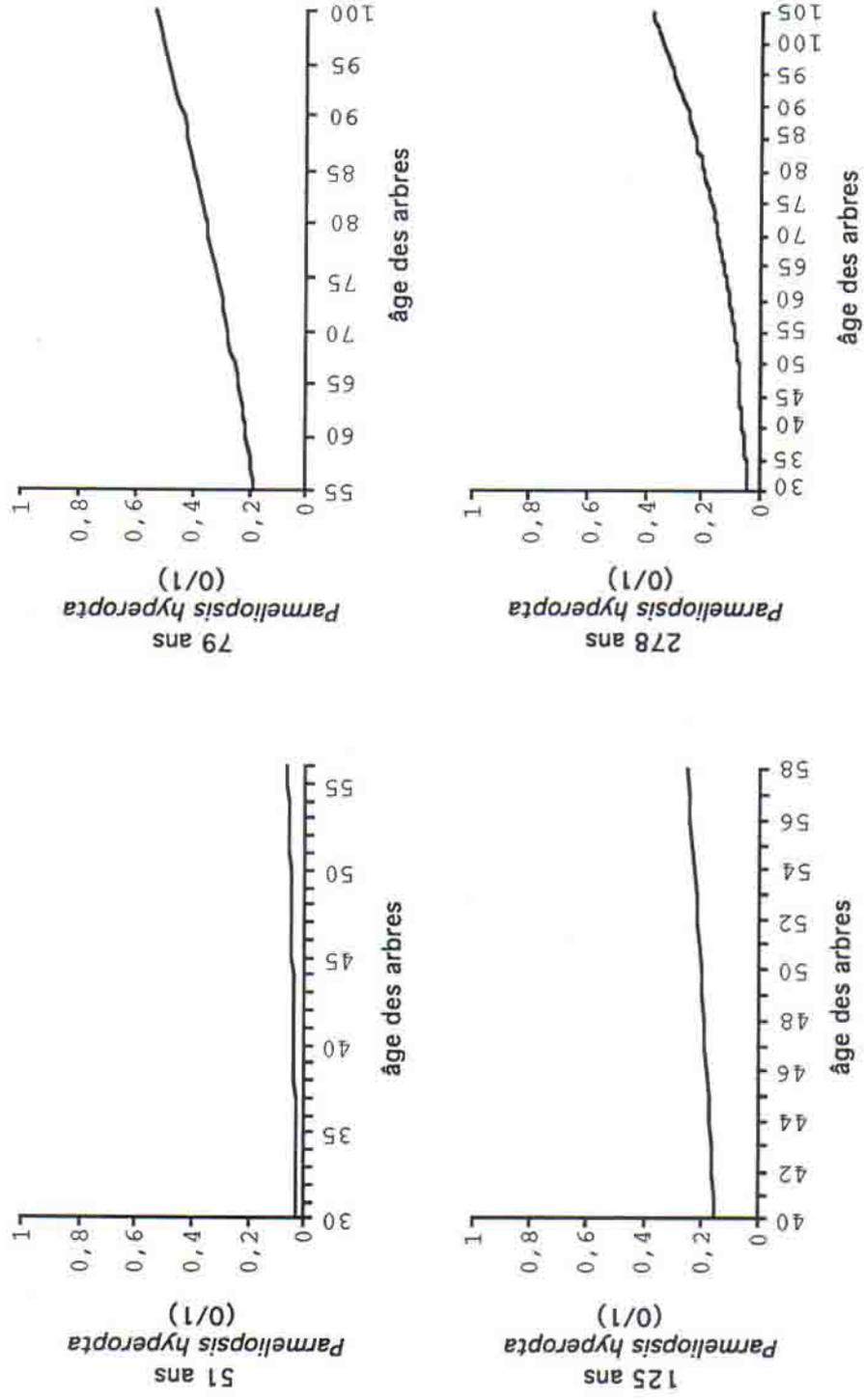


Figure 4.5 (suite) Espèce dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée à l'âge des arbres et au temps écoulé depuis le dernier feu selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes.

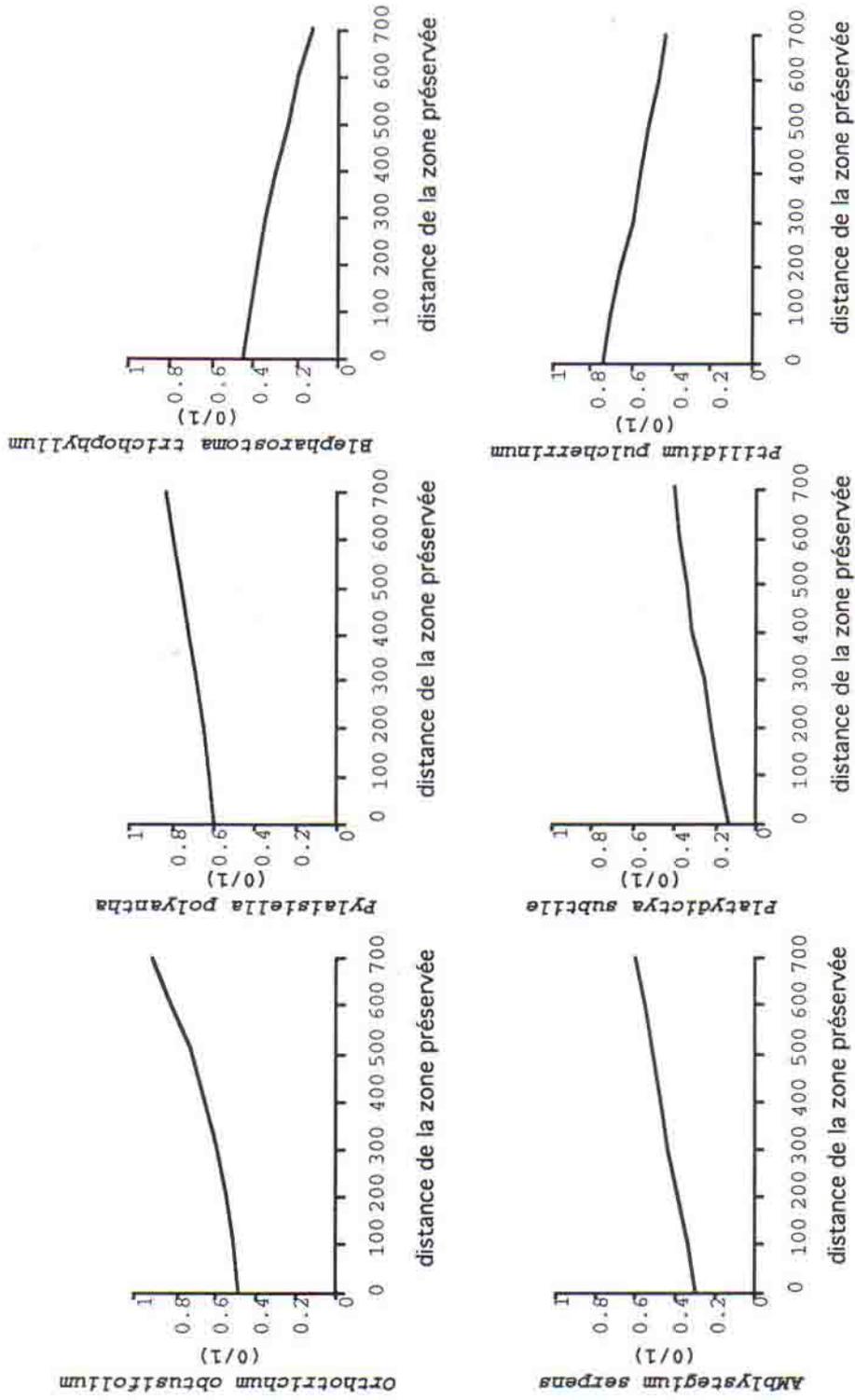


Figure 4.6 Espèces dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée à la distance de la zone préservée selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes.

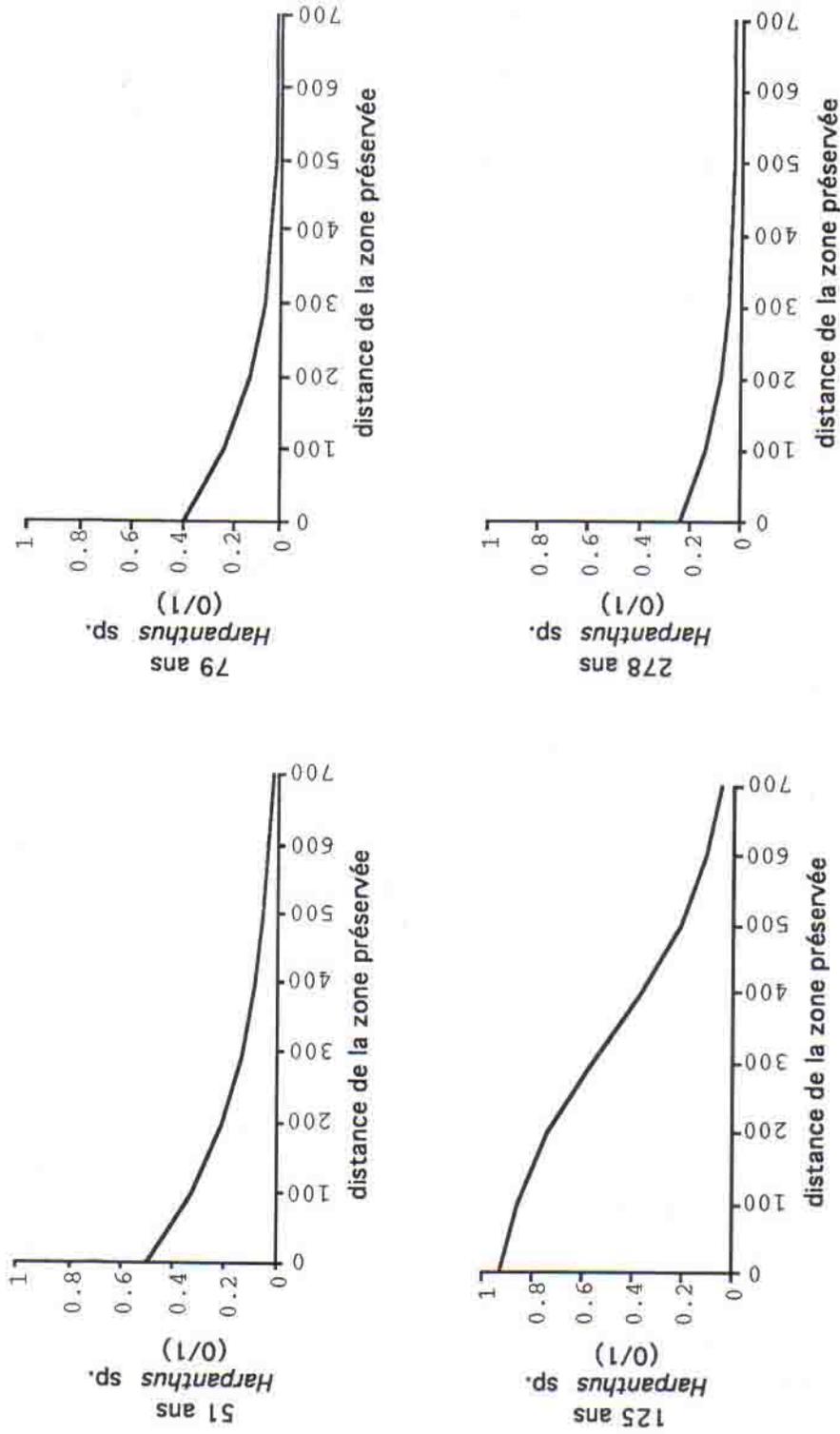


Figure 4.7 Espèce dont la fréquence d'apparition (présence/absence) est associée à au temps écoulé depuis le dernier feu et à la distance de la zone préservée selon les analyses réalisées à l'aide des modèles mixtes.

Tibell 1992; Lesica *et al.* 1991; Kuusinen 1994; Selva 1994; Rose & Walseley 1984; Esseen *et al.* 1992). C'est dans les vieux peuplements que le nombre de mousses, de lichens et d'hépatiques observées est le plus élevé. Dans les jeunes peuplements de 51 ans la moyenne du nombre d'espèces par station est la plus faible et les hépatiques y sont particulièrement peu représentés. De plus, tout comme Lesica *et al.* (1991) et Cooper-Ellis (1994), nous avons observé un plus grand nombre d'espèces exclusives aux vieux peuplements et une seule des 34 espèces de mousses rencontrées dans notre étude n'a pas été observée dans les vieux peuplements: *Dicranum polysetum*. Selon Rose et Walseley (1984), des centaines d'années doivent parfois s'écouler pour que tous les microhabitats souhaitables à l'implantation d'espèces plus rares se retrouvent dans une forêt. Certaines espèces exclusives aux vieux peuplements, et plus fréquentes dans ces peuplements auraient donc eu besoin d'un délai avant de coloniser avec succès les arbres de ces peuplements.

La flore des lichens épiphytes du peuplier faux-tremble, quoique intensivement étudiée dans les parcs à tremble des prairies canadiennes (Jonescu 1970; Sheard & Jonescu 1974; Jesberger & Sheard 1973; Case 1977), est peu connue en forêt boréale, et les bryophytes qui y sont associés n'ont fait l'objet, à notre connaissance, d'aucune étude. De plus, peu d'études ont été entreprises sur la flore des bryophytes et des lichens en Abitibi (Clayden & Bouchard 1983). Dans ses travaux sur la flore qui colonise le peuplier faux-tremble tant en milieu ouvert qu'en milieu forestier, Jonescu (1970) a identifié 30 espèces de lichens. Bien que la richesse totale en espèces soit, dans notre territoire, comparable à celle observée dans les peuplements de peuplier faux-tremble de l'ouest du Canada (Jonescu 1970), seulement six espèces sont communes aux deux aires d'étude. La flore épiphyte des peupliers semble assez variable d'une région à l'autre et les points de comparaison sont, par conséquent, limités. Kuusinen (1994) a, en forêt boréale finnoise, observé 75 espèces de lichens sur *Populus tremula*. De ce nombre, douze espèces étaient également présentes dans notre territoire d'étude.

Des travaux ont montré que certaines espèces de lichens à cyanobactéries se retrouvent plus fréquemment dans les vieilles forêts (Rose 1976; Kuusinen 1994;

Lesica *et al.* 1991; Selva 1994; Goward 1994). Hormis la présence de deux espèces du genre *Peltigera* à la base des arbres, aucun autre cyanolichen strictement épiphyte n'a été observé sur les peupliers. De plus, la présence de ces lichens sur d'autres essences forestières n'a été que rarement remarquée dans les sapinières à cèdre. Plus d'une dizaine de ces espèces ont été observées sur *Populus tremula* par Kuusinen (1994). Les lichens, et particulièrement les cyanolichens, sont très sensibles à l'émission de SO₂ (Hawksworth & Rose 1970). Durant la période s'étendant de 1932 à 1957, une industrie minière a été en opération à Duparquet. Ce type d'activité aurait pu ralentir le processus de colonisation et la croissance de certains cyanolichens.

De façon générale et tel qu'observé par Kuusinen (1994), peu de lichens de l'alliance nitrophile Xanthorion (*Xanthoria* spp., *Caloplaca* spp. et *Physcia* spp.), très communs sur les peupliers de bord de route ou de milieux ouverts (Hale 1955), ont été rencontrés au cours de notre étude. Par contre, *Caloplaca cerina* et *C. holocarpa* ont été rencontrés assez fréquemment sur les arbres des peuplements de 51 ans. *C. holocarpa* a aussi souvent été observé sur ceux provenant des peuplements de 125 ans. Ces observations nous laissent penser que la pénétration lumineuse à l'intérieur de ces peuplements devait y être assez importante.

5.2. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu et des variables environnementales sur la composition des communautés

Dans la présente étude, les changements observés chez les communautés de bryophytes et de lichens semblent principalement imputables au temps écoulé depuis le dernier feu, à la distance de la zone préservée, ainsi qu'à la pente des stations. Parmi les variables mesurées au niveau des arbres, l'humidité de l'écorce et le diamètre de l'arbre semblent moins importantes pour expliquer les variations observées au sein des communautés que la hauteur de colonisation et la texture de l'écorce. Cependant, les différences de diamètre entre les arbres échantillonnés étaient peut-être insuffisantes pour permettre de détecter l'effet réel de cette variable au niveau de l'assemblage des différentes espèces.

Dans une étude également effectuée en Abitibi sur les rives du lac Duparquet et portant sur les communautés de plantes vasculaires (herbacées et arbustes), De Grandpré *et al.* (1993), ont remarqué une diminution de la richesse et de la diversité de ces plantes le long de la chronoséquence. Sur les 90 espèces rencontrées au cours de cette étude, aucune n'était exclusive aux vieux peuplements. Contrairement aux plantes vasculaires qui sont, pour la plupart, présentes très tôt sur un site après l'initiation de la succession (De Grandpré *et al.* 1993), des conditions particulières semblent nécessaires à l'établissement de certaines espèces de bryophytes et de lichens. En effet, ces dernières sont absentes des peuplements plus jeunes. La succession des plantes invasculaires semble donc s'apparenter au modèle de facilitation de Connell et Slatyer (1977).

De plus, De Grandpré *et al.* (1993) ont observé que l'ouverture de la voûte forestière après une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette entraînait une augmentation de la richesse des vasculaires. Par ailleurs, en brisant la continuité forestière et en modifiant les conditions micro-climatiques des sites, la tordeuse des bourgeons de l'épinette pourrait, contrairement à ce qui se produit pour les plantes vasculaires (De Grandpré *et al.* 1993), contribuer à diminuer la diversité des plantes invasculaires. Par exemple, les stations 3 et 4 des peuplements de 278 ans ont été perturbées par la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. L'ordination montre que la composition de ces stations est similaire à celle des stations des peuplements de 79 et 125 ans; la richesse de ces dernières est même supérieure à celle des stations 3 et 4, plus âgées, mais perturbées (tableau 4.1). À l'opposé, c'est dans les stations 1 et 2 des peuplements de 278 ans, où la continuité forestière n'a pas été perturbée, que la richesse est la plus élevée. De plus, à l'exception de *Brachythecium velutinum*, toutes les espèces exclusives aux vieux peuplements ont été retrouvées à l'intérieur de ces stations.

La distance de la zone préservée pourrait expliquer, en partie, la proximité des stations des peuplements de 79 ans et de 278 ans, lorsque la position des stations est projetée sur l'axe 1 de l'ordination. En effet, c'est dans les peuplements de 79 ans que les indices de dispersion associés aux stations sont les plus bas (tableau 3.1). Même si la continuité forestière a opéré sur une période de temps plus longue dans

les peuplements de 125 ans que dans ceux de 79 ans, l'effet positif de la continuité forestière sur le taux de colonisation des espèces aurait pu être annulé par la distance plus grande séparant les stations d'échantillonnage de la zone préservée pour les peuplements de 125 ans. De plus, la zone préservée la plus près de ces peuplements est constituée de peuplements issus du feu de 1760, contrairement aux autres peuplements étudiés dont la zone préservée située à proximité est composée de peuplements issus du feu de 1717.

5.3. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la richesse, la diversité et le recouvrement des espèces

Dans les études ayant montré que la richesse, la diversité ou le recouvrement des bryophytes et des lichens augmentait avec le statut successional de la forêt (Gustafsson et Hallingbäck 1988; Lesica *et al.* 1991; Cooper-Ellis 1994), les arbres provenant des vieilles forêts étaient souvent plus âgés et de diamètre plus important que ceux associés aux jeunes forêts. Par conséquent, les différences observées entre les sites pourraient être dues, du moins en partie, aux différences d'âges entre les arbres échantillonnés. En effet, on peut penser que plus un arbre est vieux, plus le nombre d'espèces ayant eu la chance de le coloniser sera grand, et plus les espèces auront eu le temps d'y accroître leur recouvrement. L'effet de la continuité forestière peut donc être difficile à démarquer de celui de l'âge des arbres. L'approche utilisée dans notre étude tient compte de cet effet confondant et permet de déterminer si les espèces dépendent de la continuité forestière et/ou de l'âge des arbres.

Le temps depuis le dernier feu, l'âge des arbres, la distance de la zone préservée et les conditions locales semblent avoir une certaine importance pour régir l'agencement des différentes espèces de mousses et d'hépatiques sur les arbres. Par contre, l'âge des arbres expliquerait plus les changements observés au niveau des lichens pour les variables étudiées à l'échelle des arbres (richesse, diversité et recouvrement), que le temps écoulé depuis le dernier feu et la distance de la zone préservée.

Bien qu'un plus grand nombre d'espèces ait été rencontré dans les peuplements âgés de 278 ans, les arbres de ces peuplements ne sont pas plus riches, plus diversifiés ou plus recouverts d'espèces épiphytes que le sont ceux des peuplements de 79 et de 125 ans. En effet, c'est dans les peuplements de 79 ans que les indices sont les plus élevés. L'effet combiné de la proximité du lac, de la zone préservée aurait pu favoriser la croissance des espèces déjà établies et l'arrivée de nouvelles espèces dans les peuplements de 79 ans. De plus, tel que reflété par la faible variabilité à l'intérieur des stations de ces peuplements (fig 4.1), la proximité spatiale des arbres aurait pu favoriser les échanges d'espèces entre les arbres d'une même station. En effet, selon la théorie de la biogéographie insulaire, la probabilité qu'une propagule atteigne un arbre serait inversement proportionnelle à la distance de sa source (MacArthur & Wilson 1967; Slack 1976). À l'opposé, les arbres des peuplements de 278 ans sont plus différents entre eux au niveau de la composition en espèces (fig. 4.1) que ne le sont ceux des autres peuplements, probablement parce que les peupliers échantillonnés étaient plus distants les uns des autres, en raison de la faible abondance de cette essence dans les vieux peuplements étudiés.

5.4. Influences du temps écoulé depuis le dernier feu, de l'âge des arbres et de la distance de la zone préservée sur la fréquence d'apparition des espèces

Près du tiers des espèces observées dans plus de 10% des stations sont uniquement associées au temps depuis le dernier feu. En revanche, aucune espèce a une fréquence d'apparition liée exclusivement à l'âge des arbres. Par conséquent, les bryophytes et les lichens semblent être de bons indicateurs de l'âge des forêts.

Dans les vieilles forêts en Finlande, *Biatora carneoalbida* est particulièrement abondant sur *Populus tremula*; cette espèce est plutôt rare sur les autres essences forestières et serait spécialiste du peuplier (Kuusinen 1994). Dans notre étude la fréquence de ce lichen a tendance à augmenter avec l'âge des peuplements, bien que cette tendance ne soit pas significative. *Frullania eboracensis*, une hépatique épiphyte associée aux vieilles forêts du Massachusetts (Cooper-Ellis 1994), est aussi plus fréquente dans nos vieux peuplements.

Les espèces de mousses significativement plus fréquentes dans les vieux peuplements, *Brachythecium rutabulum*, *Plagiomnium ellepticum* et *P. drummondii*, ne sont pas strictement épiphytes; elles se retrouvent à la base des arbres et peuvent aussi se retrouver au sol ou sur du bois mort. Ces espèces semblent remplacer *P. cuspidatum* et *Brachythecium salebrosum* qui occupent le même habitat. La première est plus fréquente dans les peuplements de 79 et de 125 ans, et la seconde, généralement rencontrée dans des milieux relativement secs (Crum & Anderson 1981), est plus fréquente dans les peuplements de 51 et de 125 ans. Leur association aux vieilles forêts pourrait peut-être s'expliquer par la présence d'un tapis de mousse au sol, d'épaisseur plus importante dans les forêts conifériennes, qui faciliterait leur ascension sur les arbres. Des études ont montré que certaines espèces se retrouvant au sol ou sur des roches dans les jeunes forêts, ont tendance à se retrouver à la base et sur le tronc des arbres dans les forêts plus vieilles (Hale 1955; Cooper-Ellis 1994).

Même si les espèces retrouvées exclusivement dans les vieilles forêts semblaient pour la plupart indépendantes de l'âge des arbres, *Evernia mesomorpha*, *Collema subflaccidum* et *Ulota crispa* ont été observés sur des arbres âgés de plus de 100 ans. Par contre on ne peut savoir laquelle des variables, l'âge des arbres ou l'âge de la forêt, a préséance dans cette association puisque ces espèces n'ont fait l'objet d'aucune analyse statistique. Notons que *E. mesomorpha* en Suède (Tibell 1992), et *C. subflaccidum* en Nouvelle-Angleterre et au Nouveau-Brunswick (Selva 1994) sont considérés comme indicateurs de vieilles forêts.

6. Conclusion

Bien que notre étude portait uniquement sur la flore du peuplier faux-tremble, la présente étude indique néanmoins que certaines espèces sont associées au temps écoulé depuis le dernier feu et que les forêts anciennes comportent une forte diversité de plantes vasculaires. De plus, la composition des communautés de plantes vasculaires semble varier en fonction de la distance d'une zone préservée d'un feu de forêt. Par conséquent, l'isolement des forêts pourrait influencer la colonisation des bryophytes et des lichens.

Les pratiques forestières actuellement en vigueur en forêt boréale ont pour effet de diminuer la proportion des peuplements les plus anciens sur un territoire et d'isoler les peuplements les uns des autres. Par conséquent, certaines espèces dépendantes de la continuité forestière pourraient devenir moins abondantes et pourraient même disparaître des territoires aménagés. *Usnea longissima*, emblème des vieilles pessières de la Fennoscandie est sévèrement en danger dans plusieurs pays d'Europe et disparu dans quelques autres (Esseen 1981). Cette espèce est particulièrement sensible aux différentes perturbations, car elle est incapable de se disperser sur de longues distances et requiert un habitat particulier pour survivre. Les coupes à blanc et la pollution atmosphérique sont responsables du déclin de cette espèce.

Après une coupe à blanc, tous les lichens et bryophytes épiphytes qui se trouvaient sur le territoire sont éliminés. Suite à l'augmentation de la vitesse des vents et à une baisse de l'humidité de l'air, les espèces épiphytes et lignicoles déclinèrent et mourront un à deux ans après la coupe, et ce, même si des arbres vivants et matures sont laissés sur la coupe (Esseen *et al.* 1992).

L'insularisation des parcelles de vieilles forêts, et les changements microclimatiques et physiques des écosystèmes insularisés pourrait aussi affecter les espèces dépendantes des vieilles forêts. La fragmentation des forêts est, selon Harris & Silva-Lopez (1992), la principale cause de l'extinction des populations et ce qui menace le plus le maintien de la biodiversité. La capacité de recoloniser les forêts résiduelles est directement liée au mode de dispersion et au succès d'établissement d'une espèce (Matlack 1994). La fragmentation pourrait donc entraîner une diminution du taux de colonisation de certaines espèces de bryophytes et de lichens dont les capacités de dispersion sont déjà réduites. De plus, les effets liés à la fragmentation tels que les fluctuations des régimes de température, de vent et d'eau ont des répercussions sur la dynamique de tout l'écosystème (Saunders *et al.* 1991). Ces fluctuations auront pour conséquence d'affecter les espèces qui dépendent des conditions microclimatiques spécifiques rencontrées dans les vieilles forêts au profit des espèces rudérales.

Des études devraient être entreprises afin d'évaluer les changements au niveau des conditions microclimatiques des forêts et la survie des espèces de bryophytes et lichens épiphytes, terricoles et lignicoles, lorsque le pourcentage d'arbres coupés dans les forêts aménagées est faible. Pour l'instant, seules des pratiques forestières visant à maintenir en tout temps un réseau de vieilles forêts dans les paysages sous aménagement assurent le maintien de populations viables des espèces qui dépendent de ces forêts. De plus, les parcelles protégées devraient être entourées d'une zone tampon d'une largeur suffisante et proportionnelle à la zone protégée, afin de minimiser les modifications au niveau des conditions microclimatiques causées par l'effet de lisière.

7. Bibliographie

- Anon. 1982. Canadian climate normals. Canadian climate program. Environment Canada, Atmospheric Environment Service. Downsview, Ontario.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regime. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y. et P.-R. Dansereau. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science* 4: 827-832.
- Bergeron, Y. et M. Dubuc. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Bergeron, Y., B. Harvey et A. Leduc. 1997. Natural Fire Regime : A Guide for Sustainable Forest Management of the Boreal Forest. Proceedings. 78th Canadian woodland forum. Canadian Pulp and Paper Association. March 1997. Vancouver.
- Bergeron, Y. A. Leduc, H. Morin et C. Joyal. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1375-1384.
- Billings, W. D. et W. B. Drew. 1938. Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophytic communities. *American Midland Naturalist* 20: 302-330.
- Bouchard, A. R., J.-P. Jetté, A. Cimon et L. Thivierge. 1993. Biodiversité et aménagement des forêts: contexte québécois, Ministère des forêts, Québec.
- Brais, S., C. Camiré et D. Paré. 1995. Impacts of whole-tree harvesting and winter windrowing on soil pH and base status of clayed sites in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 997-1007.
- Brinkley, D et D. Richter. 1987. Nutrient cycling and H⁺ budgets of forest ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 16: 1-51.
- Brodo, L.M. 1989. Lichens de la région d'Ottawa. Musée National des Sciences Naturelles, Ottawa.
- Case, J. W. 1977. Lichens on *Populus tremuloides* in Western Central Alberta, Canada. *The Bryologist* 80: 48-70.

- Clayden, S. et A. Bouchard. 1983. Structure and dynamics of conifer-lichen stands on rock outcrops south of Lake Abitibi, Quebec. *Canadian Journal of Botany* 61: 850-871.
- Connell, J. H. et R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cooper-Ellis, S. 1994. Ecology and distribution of bryophytes in old-growth forests of western Massachusetts. Mémoire de maîtrise, Smith College.
- Crum, H. et L. Anderson. 1981. Mosses of eastern North America. Columbia University Press. New York.
- Dansereau P.-R. et Y. Bergeron. 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 23: 25-32.
- 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: 803-810.
- Dzwonko, Z. 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science* 4: 693-698.
- Engelmark, O. R. Bradshaw et Y. Bergeron. 1993. Disturbance dynamics in boreal forest of Quebec. Opulus Press. Uppsala, Sweden
- Esseen, P.-A. 1981. Host specificity and ecology of epiphytic macrolichens in some central Swedish spruce forests. *Wahlenbergia* 7: 73-80.
- Esseen, P.-A., B. Ehnström, L. Ericson et K. Sjöberg. 1992. Boreal forests -The focal habitats of Fennoscandia. Pages 252-325 *in* L. Hansson (éd.). *Ecological principles of nature conservation*. Elsevier applied science. London, New York.
- Gauthier, S. et D. Gagnon. 1990. La végétation des contreforts des Laurentides: une analyse des gradients écologiques et du niveau successional des communautés. *Canadian Journal of Botany* 68: 409-419.

- Goward, T. 1994. Notes on old-growth-dependent epiphytic macrolichens in inland British Columbia, Canada. *Acta Botanica Fennica* 150: 31-38.
- Gustafsson, L. et T. Hallingbäck. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden. *Biological Conservation* 44: 283-300.
- Hale, M. E., Jr. 1952. Vertical distribution of cryptogams in a virgin forest in Wisconsin. *Ecology* 33: 398-406
- _____. 1955. Phytosociology of corticolous cryptogams in the upland forests of Southern Wisconsin. *Ecology* 36: 45-63.
- Harris, L. D. et G. Silva-Lopez. 1992. Forest fragmentation and the conservation of biological diversity. Pages 197-237 *in* P. L. Fiedler et S. K. Jain (éd). *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management*. Chapman & Hall, New York.
- Harvey, B., 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: 1658-1672.
- Hawksworth, D. L. et F. Rose. 1970. Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature* 227: 145-148.
- Hosokawa, T., N. Odani et H. Tagawa. 1965. Causality of the distributions of corticolous species in forest with special reference to the physio-ecological approach. *The Bryologist* 67: 396-411.
- Ireland, R. R. 1982. Moss flora of the Maritime provinces. National Museums of Canada Publications in Botany No 13. Ottawa.
- Jesberger, J. A. et J. W. Sheard. 1973. A quantitative study and multivariate analysis of corticolous lichen communities in the southern boreal forest of Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 51: 185-201.
- Jonescu, M. E. 1970. Lichens on *Populus tremuloides* in West-Central Canada. *The Bryologist* 73: 557-578.
- Jonsson, B. G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after a small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 819-826.

- Kuusinen, M. 1994. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland. *Annales Botanici Fennici* 31: 245-260.
- Legendre, P. et L. Legendre. 1984. *Écologie numérique, 1. Le traitement des données multiples des données écologiques*, Collection d'écologie 13, Masson, Paris..
- Lesica, P., B. McCune et W. S. Hong. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- MacArthur, R. H et E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, New Jersey.
- MacLean, D.A., S. J. Woodley, M. G. Weber et R. W. Wein. 1983. Fire and nutrient cycling. Pages 111-132 *in* R. W. Wein et D. A. Maclean (éd). *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. Wiley & Sons Ltd.
- Matlack, G. R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* 75: 1491-1502.
- McCune B. et J. A. Antos. 1982. Epiphyte communities of the Swan Valley, Montana. *The Bryologist* 85: 1-12.
- Morin, H., D. Laprise et Y. Bergeron. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1497-1506.
- Peterken, G. F. et M. Game. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72: 155-182.
- Quateman, E. 1949. Ecology of cedar glades. III. Corticolous bryophytes. *The Bryologist* 52: 153-165.
- Rose, F. 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. Pages 279-307 in D. H. Brown, D. L. Hawksworth et R. H. Bailey (éd). *Lichenology: progress and problems*. Academic Press, London.
- Rose, F. et P. Walseley. 1984. Nettlecombe Park - its history and its epiphytic lichens: An attempt at correlation. *Field Studies* 6: 117-148.

- Rowe, J.S. 1972. Forest regions of Canada, Environment Canada, Ottawa.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs et C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32
- Selva, S. B. 1994. Lichen diversity and stand continuity in the Northern hardwoods and spruce-fir forests of Northern New England and Western New Brunswick. *The Bryologist* 97: 424-429.
- Schmitt, C. K. et N. G. Slack. 1990. Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: a comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the Southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The Bryologist* 93: 257:274.
- Sheard, J. W. et M. E. Jonescu. 1974. A multivariate analysis of the distribution of lichens on *Populus tremuloides* in West-Central Canada. *The Bryologist* 77: 514-530.
- Slack, N. G. 1976. Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 41: 107-132.
- Soderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophytes and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biological Conservation* 45: 169-178.
- ter Braak, C. J. F. 1987. *CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondance analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1)*. TNO Institute of Applied Computer Science, Wageningen.
- ter Braack, C. J. F. 1986. Canonical correspondance analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Tibell, L. 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests. *Nordic Journal of Botany* 12: 427-450.
- Vincent, J. S. et L. Hardy. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Geographie Physique et Quaternaire* 31: 357-372.

Whitney, G. G. et D. R. Foster. 1988. Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England. *Journal of Ecology* 76: 867- 876.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

Annexe A Fréquence d'apparition (F.ap.) et fréquence d'apparition relative (%) (F.rel.) des espèces selon le temps écoulé depuis le dernier feu

Mousses	Temps écoulé depuis le dernier feu (années)								
	51		79		125		278		
	abréviations	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.rel.
<i>Amblystegium serpens</i>	ase	12	20,00	13	21,67	19	31,67	16	26,67
<i>Brachythecium albicans</i>	bal	1	33,33	0	0,00	0	0,00	2	66,67
<i>Brachythecium calcareum</i>	bcl	0	0,00	0	0,00	0	0,00	2	100,00
<i>Brachythecium campestre</i>	bcm	9	22,50	13	32,50	10	25,00	8	20,00
<i>Brachythecium reflexum</i>	bre	31	24,22	34	26,56	37	28,91	26	20,31
<i>Brachythecium rutabulum</i>	brt	8	15,38	11	21,15	6	11,54	27	51,92
<i>Brachythecium salebrosum</i>	bsa	36	32,14	26	23,21	35	31,25	15	13,39
<i>Brachythecium velutinum</i>	bve	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3	100,00
<i>Callicladium haldanianum</i>	cha	11	19,30	20	35,09	20	35,09	6	10,53
<i>Campylium hispidulum</i>	chi	17	27,87	16	26,23	16	26,23	12	19,67
<i>Dicranum flagellare</i>	dfl	0	0,00	1	25,00	0	0,00	3	75,00
<i>Dicranum fuscescens</i>	dfu	10	13,70	31	42,47	16	21,92	16	21,92
<i>Dicranum montanum</i>	dmo	0	0,00	4	50,00	1	12,50	3	37,50
<i>Dicranum ontariense</i>	don	1	14,29	2	28,57	3	42,86	1	14,29
<i>Dicranum polysetum</i>	dpo	0	0,00	1	100,00	0	0,00	0	0,00
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	dun	29	20,57	38	26,95	37	26,24	37	26,24
<i>Eurhynchium pulchellum</i>	epu	3	15,00	5	25,00	2	10,00	10	50,00
<i>Hylacomnium splendens</i>	hsp	0	0,00	0	0,00	0	0,00	5	100,00
<i>Hypnum pallescens</i>	hpa	7	20,00	18	51,43	9	25,71	1	2,86
<i>Mnium spinulosum</i>	msp	1	8,33	0	0,00	1	8,33	10	83,33
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	oob	25	23,36	31	28,97	33	30,84	18	16,82
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	pcr	0	0,00	0	0,00	0	0,00	5	100,00
<i>Plagiommium cuspidatum</i>	pcu	8	11,11	28	38,89	32	44,44	4	5,56
<i>Plagiommium drummondii</i>	pdr	1	3,70	4	14,81	9	33,33	13	48,15

Annexe A (suite)

	Temps écoulé depuis le dernier feu (années)							
	51		79		125		278	
abréviations	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.rel.
<i>Plagiomnium ellepticum</i>	1	4,17	3	12,50	5	20,83	15	62,50
<i>Plagiothecium laetum</i>	3	12,00	10	40,00	1	4,00	11	44,00
<i>Platydictya subtile</i>	10	30,30	8	24,24	11	33,33	4	12,12
<i>Pleurozium schreberii</i>	2	9,09	7	31,82	4	18,18	9	40,91
<i>Pohlia nutans</i>	1	9,09	3	27,27	0	0,00	7	63,64
<i>Pylaisiella polyantha</i>	23	21,70	34	32,08	27	25,47	22	20,75
<i>Rhytiadelphus triquetrus</i>	0	0,00	0	0,00	2	66,67	1	33,33
<i>Tetraphis pellucida</i>	0	0,00	1	33,33	0	0,00	2	66,67
<i>Ulota coarctata</i>	0	0,00	0	0,00	1	50,00	1	50,00
<i>Ulota crispa</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	1	100,00
Lichens								
<i>Bacidia laurocerasi</i>	1	25,00	0	0,00	1	25,00	2	50,00
<i>Biatora carnealbida</i>	2	5,41	9	24,32	13	35,14	13	35,14
<i>Biatora vernalis</i>	0	0,00	1	50,00	0	0,00	1	50,00
<i>Bryoria furcellata</i>	2	33,33	1	16,67	1	16,67	2	33,33
<i>Caloplaca cerina</i>	15	93,75	0	0,00	1	6,25	0	0,00
<i>Caloplaca holocarpa</i>	27	32,93	10	12,20	30	36,59	15	18,29
<i>Candelariella vitellina</i>	1	100,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
<i>Cladonia chlorophaea</i>	4	44,44	1	11,11	1	11,11	3	33,33
<i>Cladonia coniocraea</i>	8	18,60	14	32,56	7	16,28	14	32,56
<i>Cladonia sp.</i>	17	27,42	21	33,87	12	19,35	12	19,35
<i>Collema subflaccidum</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3	100,00
<i>Dimerella pineti</i>	1	33,33	0	0,00	1	33,33	1	33,33
<i>Evernia mesomorpha</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	4	100,00
<i>Hypogymnia physodes</i>	13	22,81	13	22,81	17	29,82	14	24,56
<i>Lecanora allophana</i>	5	55,56	0	0,00	0	0,00	4	44,44
<i>Lecanora impudens</i>	22	18,80	34	29,06	31	26,50	30	25,64

Annexe A (suite et fin)

abréviations	51			79			125			278		
	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.rel.	F.ap.	F.rel.
	Temps écoulé depuis le dernier feu (années)											
<i>Lecanora</i> cfr. <i>piniperda</i>	0	0,00	0	0,00	0	0	0,00	0	0,00	1	100,00	
<i>Lecanora</i> <i>symmicta</i>	5	10,64	25	53,19	7	14,89	10	21,28				
lichen sorédié (jaune)	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3	100,00				
<i>Melanelia</i> <i>subaurifera</i>	1	20,00	1	20,00	3	60,00	0	0,00				
<i>Micarea</i> sp.	3	8,33	23	63,89	10	27,78	0	0,00				
<i>Ochrolechia</i> cfr. <i>trochophora</i>	0	0,00	1	25,00	0	0,00	3	75,00				
<i>Parmelia</i> <i>sulcata</i>	28	23,53	36	30,00	29	24,37	26	21,85				
<i>Parmeliopsis</i> <i>hyperopta</i>	2	8,00	11	44,00	8	32,00	4	16,00				
<i>Peltigera</i> <i>lepidophora</i>	3	23,08	2	15,38	4	30,77	4	30,77				
<i>Peltigera</i> <i>polydactyla</i>	1	50,00	0	0,00	1	50,00	0	0,00				
<i>Phaeophyscia</i> <i>ciliata</i>	0	0,00	5	100,00	0	0,00	0	0,00				
<i>Physcia</i> <i>adscensens</i>	4	57,14	0	0,00	0	0,00	3	42,86				
<i>Physcia</i> <i>aipolia</i> . var. <i>aipolia</i>	3	75,00	1	25,00	0	0,00	0	0,00				
<i>Rinodina</i> <i>glauca</i>	0	0,00	0	0,00	2	100,00	0	0,00				
<i>Sclotiosporum</i> <i>chlorococcum</i>	0	0,00	0	0,00	2	100,00	0	0,00				
<i>Usnea</i> <i>subfloridana</i>	4	30,77	1	7,69	1	7,69	7	53,85				
<i>Vulpicida</i> <i>pinastri</i>	1	7,14	4	28,57	5	35,71	4	28,57				
<i>Xanthoria</i> <i>polycarpa</i>	0	0,00	3	100,00	0	0,00	0	0,00				
Hépatiques												
<i>Barbilophzia</i> <i>barbata</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3	100,00				
<i>Blepharostoma</i> <i>trichophyllum</i>	10	19,23	17	32,69	9	17,31	16	30,77				
<i>Frullania</i> <i>eboracensis</i>	0	0,00	2	20,00	0	0,00	8	80,00				
<i>Jungermannia</i> <i>gracillima</i>	12	19,35	26	41,94	14	22,58	10	16,13				
<i>Harpanthus</i> sp.	3	11,54	5	19,23	11	42,31	7	26,92				
<i>Lophocolea</i> sp.	0	0,00	0	0,00	2	66,67	1	33,33				
<i>Ptilidium</i> <i>pulcherrimum</i>	21	19,81	33	31,13	23	21,70	29	27,36				

Annexe B Moyenne des observations et de la somme des rangs des observations faites sur les 40 arbres de chacun des peuplements, pour les différents indices comparés entre les peuplements

	Temps écoulé depuis le dernier feu (années)							
	51		79		125		278	
	moy. obs.	moy. s. rangs	moy. obs.	moy. s. rangs	moy. obs.	moy. s. rangs	moy. obs.	moy. s. rangs
RIM	6,23 (0,35)	51,90 (6,44) c	9,08 (2,03)	102,08 (5,82) a	8,43 (0,37)	90,81 (6,71) ab	7,90 (0,46)	77,21 (7,71) b
RIL	4,40 (0,38)	73,24 (6,93) b	5,38 (0,29)	97,78 (6,31) a	4,68 (0,34)	80,14 (7,01) b	4,58 (0,51)	70,85 (8,16) b
RIH	1,15 (0,18)	67,44 (6,87)	2,08 (0,18)	96,68 (5,88)	1,48 (0,23)	74,34 (7,37)	1,85 (0,27)	83,55 (7,73)
RIT	11,78 (0,64)	57,19 (6,55) b	16,53 (0,55)	106,25 (5,58) a	14,58 (0,72)	83,38 (6,79) b	14,33 (1,01)	75,19 (8,11) ab
DIM	0,97 (0,07)	53,65 (7,03) b	1,34 (0,05)	100,75 (6,47) a	1,18 (0,05)	82,75 (6,58) a	1,18 (0,07)	84,85 (7,38) a
DIL	1,02 (0,08)	81,20 (7,43) ab	1,17 (0,08)	96,94 (7,41) a	1,01 (0,07)	79,10 (6,96) ab	0,87 (0,08)	64,76 (6,85) b
DIH	0,15 (0,04)	66,20 (5,51) a	0,39 (0,06)	96,01 (6,48) a	0,30 (0,07)	79,16 (7,23) ab	0,30 (0,07)	80,63 (6,98) ab
DIT	1,32 (0,07)	60,90 (7,35) c	1,68 (0,06)	98,41 (6,38) a	1,48 (0,06)	76,31 (6,95) bc	1,57 (0,08)	86,38 (7,50) ab
REM	26,52 (2,59)	72,26 (7,00) b	35,45 (2,29) a	102,58 (6,85) a	27,38 (2,21)	75,29 (6,92) b	26,40 (2,38)	71,88 (7,62) ab
REL	3,19 (0,65)	76,03 (7,74)	3,67 (1,26)	90,96 (5,27)	3,06 (0,82)	74,48 (6,74)	6,79 (1,63)	80,54 (9,01)
REH	1,54 (0,38)	70,78 (7,62) b	1,88 (0,38)	92,05 (5,89) a	1,69 (0,73)	68,20 (6,56) b	1,88 (0,38)	90,98 (8,15) a
RET	31,24 (2,61)	68,89 (6,91)	41,00 (2,87)	97,05 (6,63)	32,13 (2,46)	72,86 (7,48)	36,93 (2,96)	83,20 (7,68)

Nota: 1) RIM: richesse des mousses; RIL: richesses des lichens; RIH: richesse des hépatiques; RIT: richesse totale; DIM: diversité des mousses; DIL: diversité des lichens; DIH: diversité des hépatiques; DIT: diversité totale; REM: recouvrement des mousses; REL: recouvrement des lichens; REH: recouvrement des hépatiques; RET: recouvrement total.

2) le seuil de signification est fixé à $p \leq 0,05$.

3) les valeurs entre parenthèses correspondent à l'erreur type.