

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

**LA FRAGMENTATION POSE-T-ELLE UN PROBLÈME POUR LA
CONSERVATION DES PLANTES DE SOUS-BOIS ET DES LICHENS
ÉPIPHYTES? ATTENTION PARTICULIÈRE À LA FRAGMENTATION
PAR L'AMÉNAGEMENT FORESTIER EN FORÊT BORÉALE**

RAPPORT DE SYNTHÈSE ENVIRONNEMENTALE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

CATHERINE BOUDREAULT

AOÛT 2006

TABLE DES MATIÈRES

1. RÉSUMÉ	1
2. INTRODUCTION.....	3
3. FRAGMENTATION DES HABITATS	8
3.1. Composantes de la fragmentation	8
3.1.1. <i>Diminution de la taille des habitats</i>	8
3.1.2. <i>Isolement des habitats et nature de la matrice</i>	9
3.1.3. <i>Effets de lisière</i>	11
3.2. Fragmentation des habitats en forêt boréale : feux vs coupes.....	13
3.2.1. <i>Aspect temporel des perturbations</i>	14
3.2.2. <i>Taille et configuration spatiale des habitats</i>	15
3.2.3. <i>Réseau routier</i>	17
3.3. Modifications apportées au régime forestier.....	18
4. BIOLOGIE DES ESPÈCES	19
4.1. Mécanismes de reproduction sexuée chez les plantes boréales	19
4.2. Modes de dispersion et autres facteurs influençant les distances de dispersion	21
4.2.1. <i>Les plantes de sous-bois</i>	21
4.2.2. <i>Les lichens épiphytes</i>	26
4.3. Adaptations des plantes au feu.....	29
4.3.1. <i>Plantes de sous-bois</i>	29
4.3.2. <i>Les lichens épiphytes</i>	31

5. EFFETS DE LA FRAGMENTATION SUR LES PLANTES DE SOUS-BOIS ET LES LICHENS ÉPIPHYTES	31
5.1. Baisse de la fécondité et du succès de reproduction des plantes de sous-bois.	31
5.2. Problèmes de dispersion des espèces dans les paysages fragmentés	35
5.2.1. <i>Les plantes de sous-bois</i>	35
5.2.2. <i>Lichens épiphytes</i>	38
5.3. Vulnérabilité des espèces aux effets de lisière.....	39
5.3.1. <i>Plantes de sous-bois</i>	39
5.3.2. <i>Lichens épiphytes</i>	42
6. LA FRAGMENTATION POSE-T-ELLE UN PROBLÈME POUR LES PLANTES DE SOUS-BOIS ET LES LICHENS ÉPIPHYTES DE LA FORÊT BORÉALE?.....	44
7. QUELLES ESPÈCES SONT LES PLUS VULNÉRABLES À LA FRAGMENTATION?	51
8. CONCLUSION ET RECOMMANDATIONS.....	58
9. RÉFÉRENCES	63

1. RÉSUMÉ

La protection de l'intégrité écologique des écosystèmes et de la biodiversité ne doit pas se faire uniquement à l'intérieur de réserves, elle doit aussi s'effectuer sur une plus grande échelle spatiale, à l'intérieur des zones d'exploitation. Ces zones sont toutefois fragmentées en de petits îlots forestiers entourés d'une matrice correspondant à une végétation différente ou à une vocation différente du territoire. La fragmentation au sens large a quatre composantes qui interagissent entre elles, soit la perte d'habitats, la diminution de la taille des habitats, l'augmentation de l'isolement spatial des habitats résiduels et les effets de lisière. L'objectif de cette synthèse est d'évaluer si la fragmentation pose un problème aux plantes de sous-bois et aux lichens épiphytes, particulièrement dans le contexte de l'aménagement forestier en forêt boréale. La fragmentation peut influencer chez les plantes leur succès de reproduction et leur potentiel de dispersion, et les populations à l'intérieur des petits fragments peuvent être exposées aux effets de lisière.

Des baisses de fécondité associées à des restrictions polliniques chez les plantes herbacées ont été documentées. Ces restrictions peuvent être causées par une quantité insuffisante de grains de pollen déposés sur les stigmates ou par des grains de pollen incompatibles ou de moins bonne qualité. La fragmentation altère donc les interactions entre les pollinisateurs et les plantes. Plusieurs espèces de sous-bois et de lichens épiphytes, particulièrement celles associées aux vieilles forêts, ont des restrictions au niveau de la dispersion et ne colonisent donc pas tous les habitats qui pourraient être colonisés. Cette mobilité réduite se traduit par une augmentation du temps requis pour la colonisation des forêts en régénération. Dans les paysages fragmentés, les distances séparant les sites seraient parfois trop grandes pour permettre la colonisation de nouveaux sites. La connectivité dans un paysage augmenterait la persistance et l'occurrence des espèces. Les espèces de plantes dispersées par les fourmis et de lichens qui se dispersent par fragments de thalle sont celles qui possèdent les plus faibles taux de migration; ces espèces seraient donc les plus vulnérables à la fragmentation. L'importance des grands herbivores et des carnivores pour la dispersion des graines sur de longues distances a été sous-estimée, mais ce rôle dans des paysages fragmentés demeure encore méconnu. Les espèces qui produisent une grande quantité de petites graines ou de spores se dispersent mieux que les autres et sont moins vulnérables à la fragmentation. La probabilité d'occurrence d'une espèce dans un fragment est fonction de la distance d'une source de propagules, de sa capacité de dispersion, de la quantité de vieilles forêts laissées dans le paysage et de la qualité de l'habitat atteint par les propagules pour son établissement. En bordure de deux unités avec de forts contrastes structuraux, des effets de lisière sont généralement observés. Des changements microclimatiques influencent la structure de la forêt, les plantes de sous-bois et les lichens épiphytes et ont pour conséquence de diminuer la proportion d'habitats intérieurs. Les distances

d'influence sont généralement plus prononcées chez les plantes de sous-bois et les lichens épiphytes que pour la strate arborescente, et plus importantes dans les petits fragments en raison de l'influence de plusieurs bordures.

Des différences entre un paysage fragmenté naturellement par les feux et un paysage fragmenté par les coupes forestières peuvent être relevées. Par exemple, dans un paysage aménagé, les contrastes entre les différentes unités sont plus prononcés, les forêts résiduelles sont plus petites et presque toujours de forme linéaire, et les distances entre les peuplements en régénération et les forêts résiduelles sont plus grandes. Certains attributs de structure importants pour la diversité ne sont pas conservés et l'ensemble de la composition et de la structure des peuplements n'est pas préservé dans un paysage aménagé. La plupart des plantes de la forêt boréale ont des stratégies pour revenir rapidement après un feu (banque de semences, régénération végétative, grande production de graines). Par contre, pour certaines plantes, une longue période de temps doit s'écouler avant de pouvoir les retrouver de nouveau dans les forêts. Malgré ces différentes stratégies et malgré le fait que les effets de la fragmentation en milieu forestier sont vraisemblablement de moins fortes amplitudes que ceux observés en milieu agricole, certaines plantes de la forêt boréale seraient sensibles à la fragmentation. À partir d'indicateurs de vulnérabilité, il ressort que les espèces de fin de succession, plus particulièrement les plantes de sous-bois mycohétérotrophes, les lichens alectorioides et les cyanolichens, semblent particulièrement vulnérables à la fragmentation. Enfin, des recommandations pour atténuer les effets de la fragmentation sont proposées.

Mots-clés : fragmentation, lichens épiphytes, plantes de sous-bois, dispersion, reproduction, pollinisateurs, effets de lisière, connectivité, isolement spatial, métapopulations, forêt boréale, aménagement forestier, perturbations naturelles, matrice forestière, conservation.

2. INTRODUCTION

Le maintien de la biodiversité est l'un des critères de développement durable des forêts. Dans de nombreuses zones d'exploitation agricole ou forestière, l'approche traditionnelle consistant à préserver la biodiversité à l'intérieur de réserves ne serait pas suffisante pour maintenir l'intégrité écologique des écosystèmes et préserver la biodiversité (Lindenmayer et Franklin, 2002). Les forêts à l'extérieur des réserves sont d'une importance majeure pour la conservation de la biodiversité (Mönkkönen, 1999). En plus de contenir plusieurs populations d'une même espèce diminuant ainsi les risques d'extinction stochastiques, ces forêts assurent la connectivité, le lien entre les habitats permettant le déplacement des organismes et des gènes (Lindenmayer et Franklin, 2002). La protection de la biodiversité devrait donc se faire sur l'ensemble de la zone d'exploitation, à une plus grande échelle spatiale (Saunders et al., 1991). Cependant, comme ces zones d'exploitation sont fragmentées à divers niveaux, elles pourraient ne pas être en mesure d'acquiescer leur rôle de « protecteur d'intégrité écologique ».

La fragmentation peut être définie comme une interruption de la continuité dans les patrons ou les processus (Meffe et Carroll, 1994). Elle commence par la perforation de la végétation d'une surface donnée; à mesure que les trouées deviennent plus grandes et plus nombreuses, elles en deviennent finalement la composante principale et la connectivité de la végétation originale est brisée (Meffe et Carroll, 1994). Un paysage fragmenté est donc composé de petits îlots forestiers (fragments), généralement éloignés les uns des autres, entourés d'une matrice (défini ici comme étant l'espace entre les fragments) de végétation différente ou de vocation différente. La quantité de contrastes structuraux entre les fragments et la matrice est une mesure du degré de fragmentation d'un paysage (Harris, 1984). Pour certains auteurs, la fragmentation inclut aussi la perte d'habitats (e.g. Lindenmayer et Franklin, 2002; Honnay et al., 2005). Pour d'autres, il est important de discerner les

deux phénomènes, car ils peuvent affecter les organismes à des niveaux différents (Simberloff, 2001; Fahrig, 2003). Il est toutefois difficile de séparer les effets associés à la perte d'habitats de ceux strictement associés à la fragmentation des habitats, car ils se confondent (Simberloff, 2001) et peu d'études ont tenté de le faire (Fahrig, 2003). Dans ce travail, la perte d'habitats sera considérée comme un élément important influençant l'évolution des peuplements fragmentés. La fragmentation au sens large a quatre composantes interreliées : 1) la perte d'habitats, 2) la diminution de la taille des habitats, 3) l'augmentation de l'isolement des habitats résiduels et 4) les effets de lisière.

Le concept de fragmentation découle de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967). Selon cette théorie, les petites îles isolées ont des taux de colonisation plus faibles et des taux d'extinction plus élevés et vont éventuellement contenir moins d'espèces que les grandes îles moins isolées. Par contre, la proximité avec d'autres populations de la même espèce peut réduire les probabilités d'extinction grâce à l'immigration (« effet de sauvetage ») (Brown et Kodric-Brown, 1977). Dans plusieurs types de paysages fragmentés cependant, des différences fondamentales existent entre des îles entourées d'eau et des fragments de forêts résiduelles entourées de forêts en régénération. Par exemple, dans les paysages forestiers, la matrice peut être hospitalière pour les espèces généralistes; à l'opposé ces mêmes espèces généralistes ne pourraient pas se retrouver dans l'océan.

Alors que la théorie de la biogéographie insulaire s'appliquait aux communautés, des modèles tenant compte de l'aspect spatial ont été développés pour étudier les impacts de la fragmentation sur les populations comme, par exemple, les modèles de métapopulation (Hanski, 1998). Une métapopulation au sens strict est une population de populations occupant une certaine proportion de sites adéquats interreliés entre eux (Hanski, 1998). Elle survit comme une population normale par un équilibre entre les mortalités (extinctions locales) et les naissances (établissement de nouvelles populations dans des sites inoccupés). Bien que le concept ait été

critiqué et qu'il s'applique plus ou moins bien aux plantes (capacités de dispersion plus restreintes que les animaux et paramètres d'occupation des sites, d'extinction, de colonisation difficiles à mesurer), il a permis de réaliser l'importance de la configuration spatiale des habitats (adéquats pour la colonisation des plantes) à une échelle régionale pour expliquer les distributions des plantes (Ehrlén et Eriksson, 2003). Le concept de métapopulation s'est élargi et est maintenant utilisé pour décrire toute population spatialement structurée; une métapopulation est donc définie comme un ensemble de populations disjointes, spatialement liées par la dispersion (Hanski, 1998). La théorie à la base de ces modèles sert maintenant à plusieurs études de dispersion et de distribution des espèces.

Les effets de la fragmentation peuvent se faire sentir à différents niveaux d'organisation biologique, depuis des changements de la fréquence des gènes à l'intérieur des populations, à des changements de la distribution des espèces à l'échelle des continents (Meffe et Carroll, 1994). Des exemples des effets potentiels de la fragmentation sont illustrés à la figure 1. Les quatre composantes principales de la fragmentation sont la perte d'habitats, la réduction de la taille des habitats, l'isolement des habitats et les effets de lisière. Ces composantes peuvent mener à une réduction de la taille des populations et mener à des extinctions locales ou régionales, diminuant ainsi la diversité génétique et spécifique. L'isolement des habitats entrave le mouvement des individus et des gènes et empêche la (re)colonisation des habitats. Des effets en « cascades » reliés aux composantes principales de la fragmentation ont été documentés. Par exemple, dans les petites populations isolées, les conséquences néfastes de l'endogamie et de la dérive génétique sont plus élevées (baisse du fitness individuel et de la viabilité des populations) (Young et al., 1996) et des changements dans les interactions entre les espèces (e.g. des baisses de fécondité associées à des lacunes au niveau de la pollinisation) peuvent être observés.

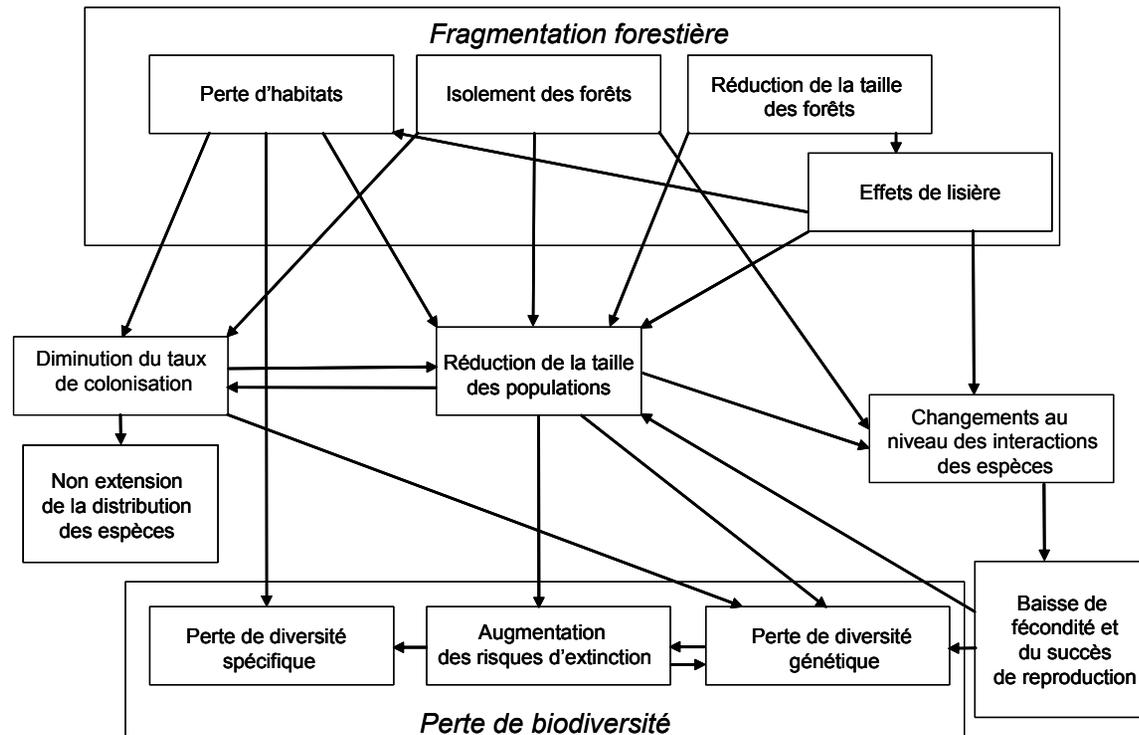


Figure 1. Exemples des effets potentiels de la fragmentation et de leurs interactions sur les populations (adaptée de Lindenmayer et Franklin, 2002).

Dans un paysage fragmenté, la persistance d'une espèce dépendra de sa capacité 1) à maintenir des populations viables à l'intérieur des fragments; 2) à recoloniser des fragments actuellement inoccupés; 3) à coloniser la matrice afin de compenser pour la destruction des sites à travers le paysage; et 4) à persister dans la matrice à de faibles densités jusqu'à ce que des conditions plus favorables reviennent (Hanski 1999, Jules et Shahani 2003).

L'objectif de cette synthèse est d'évaluer si la fragmentation du paysage par l'aménagement forestier en forêt boréale pose un problème aux populations de plantes de sous-bois et de lichens épiphytes. Pour répondre à cette question, j'expliquerai dans un premier temps les conséquences générales des différentes composantes de la fragmentation (taille et isolement des habitats et effets de lisière) sur les populations, et j'évaluerai si la fragmentation du paysage par les coupes forestières s'apparente à la fragmentation naturelle du paysage créée par les feux. Quelques aspects de la biologie des plantes pouvant les rendre vulnérables à la fragmentation seront ensuite abordés avant d'évaluer les effets de la fragmentation sur les plantes de sous-bois et les lichens épiphytes. Les effets passés en revue dans la présente synthèse se rapportent à la baisse de fécondité, aux problèmes de dispersion et aux effets de lisière. Enfin, je chercherai à identifier les espèces les plus vulnérables à la fragmentation en forêt boréale et formulerai des recommandations pour diminuer les impacts néfastes de la fragmentation sur la persistance des plantes en forêt boréale.

De nombreuses études sur les effets de la fragmentation en forêt boréale ont été réalisées sur les oiseaux; en revanche, les effets sur les plantes de sous-bois et les lichens épiphytes sont peu documentés. Pourtant, ces deux groupes comportent un grand nombre d'espèces dont certaines pourraient être menacées dans les paysages fragmentés. De plus, comme ces espèces sont peu mobiles et que plusieurs sont associées aux forêts de fin de succession, elles pourraient être particulièrement

touchées par des modifications de leur environnement et de la configuration spatiale des habitats. Comme bien peu d'études portent directement sur les plantes de la forêt boréale, les travaux cités en liens directs avec la fragmentation pour les plantes de sous-bois réfèrent, la plupart du temps, à des études réalisées en forêts tempérées (celles en forêts tropicales n'ont pas été retenues). Pour les lichens épiphytes, un plus grand nombre d'études ont été réalisées en forêt boréale et celles entreprises en forêt tempérée portaient, la plupart du temps, sur des espèces aussi présentes en forêt boréale.

3. FRAGMENTATION DES HABITATS

3.1. Composantes de la fragmentation

La fragmentation est le processus par lequel un paysage plus ou moins homogène est divisé en petites parcelles, isolées les unes des autres par une matrice d'habitats de nature différente (Meffe et Carroll, 1994). Ce processus entraîne généralement une diminution ou la disparition (temporaire ou permanente) de certains types d'habitats. En effet, les fragments résiduels sont souvent situés sur les sites les moins productifs ou les moins convoités; la fragmentation n'est donc pas un processus aléatoire (Saunders et al., 1991). La perte d'habitats peut mener directement à l'extinction de certaines espèces associées à un type d'habitat particulier. Des effets plus subtils et plus difficilement quantifiables découlant de la fragmentation peuvent aussi affecter divers organismes. Ce sont ces effets, soit la réduction de la taille des populations, l'isolement des populations et les effets de lisière, qui seront explorés dans la présente section.

3.1.1. Diminution de la taille des habitats

La fragmentation du paysage mène à une réduction de la taille des habitats. La taille des habitats détermine la taille potentielle d'une espèce donnée : plus

l'habitat est grand, plus il est probable que la population soit grande (Saunders et al. 1991). La probabilité d'extinction stochastique d'une population due à des facteurs démographiques, environnementaux et génétiques est fortement reliée à la taille de la population (Mönkkönen, 1999). Les petites populations peuvent cependant persister pour de longues périodes de temps dans un paysage fragmenté, simplement en raison de la longévité des individus (Saunders et al., 1991), sans toutefois être viables à long terme si la reproduction et le recrutement de nouveaux individus ne sont pas assurés (Saunders et al., 1991). Enfin, les grandes populations ont généralement un plus haut niveau d'hétérozygotie, ce qui semble être un avantage pour les populations.

3.1.2. Isolement des habitats et nature de la matrice

De façon concomitante avec la réduction de la taille des habitats, les îlots forestiers sont plus éloignés les uns des autres dans un paysage fragmenté. L'isolement des îlots forestiers peut entraver le mouvement des individus, des graines, des spores ou des grains de pollen entre les différents types d'habitats ou entre des habitats de même type. Selon Andrén (1994), l'importance de l'arrangement spatial des habitats augmente dans un paysage fortement fragmenté. Ce bris de connectivité entre les habitats peut nuire à la persistance à long terme de certaines populations. En effet, la taille démographique et génétique des populations ne sera pas accrue par des événements de colonisation externe (« effet de sauvetage ») (Brown et Kodric-Brown, 1977) et les espèces ne pourront pas étendre leurs distributions en colonisant des sites non occupés ou en recolonisant les sites après extinction en raison de barrières à la dispersion (Hanski, 1999; Johansson et Ehrlén, 2003). Ces immigrants sont d'une grande importance car ils pourront éviter l'extinction d'une petite population et remplacer une population déjà disparue. Plus les exigences des espèces sont spécifiques et moins les espèces sont mobiles, plus il est important de considérer l'arrangement spatial des habitats et les changements temporels qui surviennent à l'intérieur des habitats (Hanski, 1999; Johst et al. 2002).

L'habileté d'une espèce à coloniser un fragment ne dépend pas seulement de la distance entre les fragments et de la capacité de dispersion inhérente aux espèces (Saunders et al. 1991), mais elle dépend aussi de la nature de la matrice (Jules et Shahani, 2003; Murphy et Lovett-Doust, 2004). De façon générale, la matrice agit comme une barrière à la dispersion des espèces (Murphy et Lovett-Doust, 2004). Cependant, la matrice peut aussi contenir des attributs tels que des corridors et des arbres laissés sur pied qui peuvent augmenter la connectivité entre les habitats d'un paysage fragmenté et augmenter ainsi les taux de dispersion et de colonisation des espèces, en plus de fournir des habitats alternatifs pour certaines espèces. Par contre, les corridors ne seraient pas utiles pour les espèces spécialistes avec de faibles capacités de dispersion car les conditions rencontrées à l'intérieur de ces habitats sont trop différentes des conditions rencontrées dans les forêts (effets de lisière) ou parce qu'elles ne sont pas capables de voyager sur des distances suffisamment grandes entre les habitats (Mönkkönen, 1999).

La matrice peut être statique ou dynamique. En milieu agricole, par exemple, la matrice entre les fragments de forêts peut être constituée d'exploitations agricoles ou de pâturages. À moins d'abandonner ces terres agricoles, les contrastes existant en bordure des terres agricoles et des forêts seront plus ou moins permanents. À l'opposé, la matrice en contexte forestier est dynamique. Les forêts coupées pourront, éventuellement, accueillir à nouveau les espèces disparues, à mesure que les forêts se régénéreront par la succession (Johst et al., 2002; Murphy et Lovett-Doust, 2004). Certaines espèces pourront même persister dans la matrice si les conditions ne sont pas trop inhospitalières. Dans une matrice dynamique, l'échelle temporelle de la destruction et de la régénération des habitats est donc d'une grande importance pour les populations de plantes (Johst et al., 2002). L'expérience menée par Laurence et al. (2002) illustre bien l'importance de la nature de la matrice : 22 ans après la fragmentation artificielle de deux paysages, les effets de la fragmentation sur le microclimat et sur la mortalité des arbres étaient moins importants dans les fragments

entourés de forêts dont la régénération avait atteint 5 à 10 m que dans les fragments entourés de pâturages.

3.1.3. Effets de lisière

Les fragments résiduels sont sujets à des modifications liées à leur nouvelle configuration spatiale. En effet, la fragmentation du paysage entraîne une altération importante du microclimat dans une zone, plus ou moins grande, située à l'interface entre deux unités avec de forts contrastes structuraux. L'importance de cette zone est fonction des contrastes existants entre les habitats (Harris, 1984). Parmi les changements pouvant être observés en bordure, se retrouvent des augmentations de la radiation solaire, de la température de l'air, de la vitesse du vent et une diminution de l'humidité de l'air et du sol (Matlack, 1993; Chen et al., 1995). Les effets de lisière varient selon l'orientation des lisières celles orientées vers le nord reçoivent moins de radiation solaire que celles orientées vers les autres directions, et les effets de lisière y sont généralement plus faibles (Matlack, 1993; Chen et al., 1995). À de hautes latitudes, où l'angle du soleil est bas, une bordure de forêt résiduelle peut recevoir significativement plus de radiation solaire qu'une forêt non fragmentée (Saunders et al., 2001). La végétation peut être affectée de façon directe par les changements microclimatiques ou de façon indirecte via des changements au niveau de la structure de la forêt (Harper et Macdonald, 2002).

Une des principales conséquences des effets de lisière dans les petits peuplements demeure l'augmentation des arbres renversés par les chablis en bordure des forêts (Esseen, 1994). Le chablis a donc pour conséquence de diminuer la densité d'arbres et d'augmenter la quantité de chicots et de débris ligneux en bordure (Harper et Macdonald, 2002). La chute des arbres dominants peut entraîner des changements au niveau de la structure et de la composition de la végétation en favorisant les espèces de lumière qui se régénéreront dans les trouées (Saunders et al., 1991). Le vent peut aussi diminuer de façon significative la quantité de branches et la longueur

des branches des arbres situés en bordure des forêts (Saunders et al., 1991, Rheault et al. 2003). Le risque de chablis varie selon l'orientation des vents dominants (Ruel, 2001) et est également influencé par la taille des unités en régénération. Par exemple, Lindenmayer et al. (1997) ont trouvé que le chablis dans les bandes résiduelles était plus important lorsque les coupes adjacentes étaient grandes que lorsqu'elles étaient petites. En contexte forestier, les effets peuvent s'atténuer à mesure que la forêt se régénère et que les contrastes s'atténuent (Harper et al., 2005), mais ils peuvent aussi se faire sentir longtemps après la fermeture de la bordure par la croissance des peuplements adjacents (Matlack, 1993). Dans les peuplements denses, les arbres seraient plus vulnérables au chablis puisqu'ils s'y sont développés en l'absence de forts vents et ils n'ont pas les mécanismes de support nécessaires pour supporter de tels vents (Saunders et al., 2001, Harper et al., 2005).

La présence de cette zone en bordure des forêts où les conditions microclimatiques sont altérées entraîne une diminution de la superficie de la zone non soumise à l'influence d'une ou de plusieurs lisières (zone intérieure) (Öhman et Eriksson, 1998). Par conséquent, ce sont les espèces associées aux zones intérieures des forêts qui sont les plus exposées aux effets de lisière (Saunders et al., 1991, Meffe et Carroll, 1994). La proportion d'habitats en bordure à l'intérieur d'un fragment est influencée par sa taille et sa forme. Les petits fragments ont proportionnellement plus de bordures que les grands et leur zone intérieure est donc très petite. Les fragments circulaires ont proportionnellement moins de bordure que les fragments carrés (Saunders et al., 1991). Par conséquent, de grands fragments avec une plus grande zone intérieure renferment généralement une plus grande diversité d'espèces qu'un petit fragment avec une zone intérieure plus petite (Öhman et Eriksson, 1998). Dans certains types d'habitats résiduels très petits de forme linéaire (bandes riveraines et séparateurs de coupe), les organismes peuvent être influencés non seulement par la bordure la plus proche, mais aussi par d'autres bordures plus éloignées (Malcolm, 1994; Mascarua-Lopèz, 2005). Dans de tels cas, les effets de lisière peuvent s'étendre

à l'ensemble de l'habitat et diminuer de façon considérable l'abondance des espèces (Boudreault et al. en préparation).

3.2 Fragmentation des habitats en forêt boréale : feux vs coupes

Le processus de fragmentation ne se limite pas aux activités anthropiques. Des processus naturels tels que les trouées et les feux de forêt fragmentent les paysages. Les espèces sont donc adaptées à un certain niveau de fragmentation des habitats (Honnay et al., 2005). Les perturbations naturelles jouent un rôle clé dans la création des patrons de composition et de structure d'âge observés dans les écosystèmes forestiers, elles créent de l'hétérogénéité additionnelle dans la végétation (Meffe et Carroll, 1994). Les paysages fragmentés sont plus homogènes tant au niveau spatial que temporel et présentent un plus faible taux de connectivité entre les habitats résiduels (Meffe et Carroll, 1994).

Afin de limiter les impacts négatifs de la récolte forestière sur les écosystèmes, il a été suggéré d'aménager les forêts de façon à imiter les perturbations naturelles (Hunter, 1993). Ainsi, si les effets des perturbations anthropiques sur la composition, la taille et la configuration spatiale des habitats se situent à l'intérieur de la variabilité naturellement observée lors de perturbations naturelles, on peut penser que les espèces toléreront ce nouveau type de perturbation (Hunter, 1993; Bergeron et al., 2002, Lindenmayer et Franklin, 2002). En forêt boréale, le feu est la perturbation majeure (Payette, 1992). Les coupes forestières doivent donc imiter la variabilité naturelle créée par les feux. Pour ce faire, il faudrait 1) que la révolution forestière d'une région donnée s'approche du cycle de feu afin que les proportions du territoire occupées par les différents types de peuplements soient similaires à celles rencontrées sous des conditions naturelles, 2) que la taille et l'organisation spatiale des coupes forestières s'approchent de la taille et l'organisation spatiale des ouvertures créées par

les feux et 3) que la diversité des patrons de sévérité soit recréée à l'intérieur des zones aménagées (Hunter, 1993; Gauthier et al., 2004).

3.2.1. Aspect temporel des perturbations

La périodicité des coupes forestières est souvent de plus courte durée que celle associée aux perturbations naturelles (Niemelä, 1999). Mais même lorsque la révolution forestière est de même durée que le cycle de feu, les distributions de classes d'âge produites par les coupes totales et les feux seront différentes. Par exemple, dans une région aménagée de façon équiennne avec une rotation forestière de 100 ans, aucun peuplement n'excédera 100 ans; alors que sous un cycle de feu (temps nécessaire pour brûler une superficie équivalente à l'aire d'étude) de 100 ans, 37% des forêts auront plus de 100 ans (Bergeron et al., 2002). Certains territoires brûlent donc souvent alors que d'autres échappent au feu pour de longues périodes de temps (Rowe, 1983). Dans les quatre régions étudiées par Bergeron et al. (2001) situées dans l'ouest du Québec et l'est de l'Ontario, plus de 50% du territoire était constitué de peuplements ayant brûlé il y a plus de 100 ans. Avec une révolution forestière de 100 ans, 50% de la structure d'âge des forêts disparaîtrait du paysage.

L'aménagement équiennne des forêts entraîne donc une diminution significative des peuplements surannés et des vieux peuplements qui sont importants pour le maintien de la biodiversité et qui constituent une portion importante des forêts naturelles (Kneeshaw et Gauthier, 2003; Bergeron, 2004). Dans la pessière à mousses de l'Abitibi par exemple, plusieurs espèces atteignent leur pic d'abondance au début du stade de développement des vieilles forêts (100-200 ans après feu), car la structure à l'intérieur de ces forêts y est plus diversifiée (Boudreault et al., 2000; Gauthier et al., 2004). Ce stade de développement correspond au début du stade de sénescence de la première cohorte après feu (Gauthier et al., 2004). Ces peuplements sont des habitats clés pour la conservation de la biodiversité dans la pessière à mousses (Gauthier et al., 2004); ce sont aussi ces stades de développement qui sont les plus

prisés par l'industrie forestière en raison de leur plus grande productivité. Par conséquent, les coupes totales ne permettent pas de maintenir dans le paysage l'ensemble de la composition, de la structure des peuplements, de même que les éléments de structure particuliers dont dépendent certaines espèces (e.g. chicots, débris ligneux, vieux arbres) associés aux forêts matures, surannées et anciennes. Dans le reste du document, les forêts de fin de succession feront référence aux forêts matures, surannées et anciennes.

3.2.2. Taille et configuration spatiale des habitats

En forêt boréale, les petits feux sont beaucoup plus fréquents que les grands (Johnson et al., 1998). Cependant, ce sont les grands feux qui sont responsables de la quasi-totalité (97-99%) du territoire brûlé d'une région (Johnson et al., 1998; Bergeron et al., 2002). Une grande diversité de classes d'âges peut être observée dans un territoire soumis à l'influence des grands feux (Johnson et al., 1998, Bergeron et al. 2002). Les peuplements issus d'un vieux feu peuvent rebrûler, mais des parcelles seront aussi préservées. Ainsi, une mosaïque de peuplements de stades successionnels différents dont l'origine remonte au passage de feux différents sera créée (Johnson, 1992; Turner et Romme 1994). Dans la forêt non aménagée de la forêt boréale de l'est du Canada, où les précipitations estivales sont plus importantes (Turner et Romme, 1994), les vastes zones de vieilles forêts sont dorénavant très morcelées (Bergeron et al., 2002; Gauthier et al., 2004).

Dans la forêt boréale de l'ouest du Québec, les feux sont de superficie variable et peuvent atteindre des dizaines de milliers d'hectares (e.g 950 à 20 000 ha en pessière à mousses [Bergeron et al., 2002]). Les coupes sont généralement plus petites (100-150 ha), mais une fois agglomérées à l'intérieur d'une région, la superficie des aires de coupe peut atteindre des milliers d'hectares (Bergeron et al., 2002). L'arrangement spatial des habitats créé par les feux diffère toutefois de celui créé par les coupes. En effet, le patron de mortalité à l'intérieur des grands feux est

hétérogène. Les grands feux consomment rarement la forêt entière en raison des variations des vents, de la topographie, du type de végétation, des barrières naturelles et de l'heure de la journée (Turner et Romme, 1994). La physiographie du paysage, les cours d'eaux, les tourbières et les marécages influence donc l'occurrence des feux (Turner et Romme, 1994; Bergeron et al., 2004; Cyr et al., 2005). Comme l'intensité d'un feu n'est généralement pas spatialement homogène, il laisse sur son passage des îlots de végétation non brûlés et des îlots partiellement brûlés (Turner et Romme, 1994; Niemelä, 1999; Kafka et al., 2001, Gauthier et al., 2004). Ces zones partiellement brûlées pourraient occuper jusqu'à 50% du paysage (Kafka et al., 2001, Bergeron et al. 2002). Des habitats résiduels non brûlés ou légèrement brûlés peuvent constituer une source importante de graines pouvant augmenter le taux de rétablissement des plantes (Turner et Romme, 1994; Greene et Johnson, 2000). Ces sources de graines ne sont généralement pas très éloignées des zones brûlées (Greene et Johnson, 2000; Kafka et al., 2001). Dans le feu étudié par Kafka et al. (2001), les zones sévèrement brûlées étaient situées à moins de 200 m d'une source potentielle de graines (zone préservée ou partiellement brûlée). À l'opposé, à l'intérieur d'une aire de coupe, comme seuls quelques fragments de forêts résiduelles tels que des séparateurs de coupe, des bandes riveraines, des forêts improductives ou inaccessibles subsisteront (Bergeron et al., 2002), il n'est pas rare de voir des peuplements résiduels séparés par des distances nettement supérieures à 200 m, sans aucun arbre mature laissé sur pied pouvant imiter les vétérans observés dans les zones partiellement brûlées. Les aires de coupe dépendent donc des forêts résiduelles laissées sous forme de bandes riveraines ou de séparateurs de coupe pour assurer leur recolonisation.

L'étude de Kafka et al. (2001) a montré que les zones non brûlées de conifères avaient une taille moyenne de 52 ha et qu'elles étaient de forme régulière. Inversement, les forêts laissées dans les coupes sont plus petites et elles sont de forme linéaire ; elles préservent peu d'habitats intérieurs, car elles ont proportionnellement plus de bordures que les fragments ronds ou carrés et sont exposées à des effets de

lisière combinant l'influence de plus d'une bordure (Saunders et al., 1991). La norme actuelle au Québec exige que des séparateurs de coupe de plus de 7 m de hauteur soient laissés entre deux aires de coupe. Ces séparateurs doivent avoir au moins 60 m de largeur lorsque les deux aires sont inférieures à 100 ha, et 100 m de largeur lorsque l'une des aires couvre une superficie de 100 à 150 ha. De plus, des bandes riveraines d'une largeur de 20 m doivent être protégées de la coupe (Gouvernement du Québec, 2005). Les contrastes entre les différentes composantes d'un paysage aménagé sont accentués, car les coupes ne sont pas encerclées de zones d'exploitation moins intensives qui pourraient imiter les zones partiellement brûlées entourant les zones préservées du feu. Dans certains cas, les bordures créées par les feux sont sinueuses et ont une structure plus complexe, ce qui pourrait réduire les distances de dispersion entre les zones non brûlées et les zones brûlées (Rheault et al., 2003), et elles sont caractérisées par un mélange d'arbres vivants et de chicots (Harper et al., 2004), ce qui a pour effet de diminuer les contrastes structurels entre les unités adjacentes.

3.2.3. Réseau routier

Une différence importante entre un territoire soumis uniquement à un régime de perturbations naturelles et un territoire aménagé à des fins d'exploitation forestière réside dans la présence d'un réseau de chemins dans le territoire aménagé (livre C). Certains chemins sont permanents et d'autres sont temporaires (chemins d'hiver). Les chemins ont généralement des impacts négatifs sur l'intégrité des écosystèmes (Trombulack et Frissell, 2000). Les impacts majeurs des chemins forestiers pour les plantes sont les suivants : 1) ils éliminent les plantes qui étaient auparavant présentes; 2) ils peuvent être des barrières à la dispersion; 3) ils peuvent modifier la végétation en bordure de route de façon plus ou moins permanente; 4) ils constituent une perte nette d'habitats dans le cas de chemins permanents; 5) ils créent des effets de lisière qui pourront modifier la composition des communautés adjacentes aux chemins; 6) ils permettent l'invasion d'espèces; et 7) ils favorisent les chablis en bordure de route dans les forêts résiduelles (Trombulack et Frisell 2000, Lindenmayer et Franklin,

2002). Par contre, les routes permettent aux utilisateurs de la forêt d'avoir accès au territoire. Dans certaines régions du monde, cet accès a mené à la surexploitation des ressources. Cependant, dans un contexte d'aménagement durable des forêts, cette composante sociale est cruciale. Les routes permettent aux multiples utilisateurs de profiter des ressources de la forêt.

3.3. Modifications apportées au régime forestier

Récemment, des modifications ont été apportées au régime forestier. Parmi celles-ci, on retrouve l'obligation de réaliser dorénavant sur 60% de la superficie de l'unité d'aménagement forestier (ou aire commune) des coupes mosaïques. La coupe en mosaïque consiste en une coupe totale effectuée de manière à conserver une forêt résiduelle d'une superficie au moins équivalente à la superficie des aires récoltées en coupe en mosaïque, d'une largeur d'au moins 200 mètres et constituée de peuplements forestiers (hauteur > 7 m) (Gouvernement du Québec, 2005). Les forêts résiduelles pourront être récoltées lorsque la hauteur de la régénération sera supérieure à 3 m (délai minimum de 10 ans entre les deux interventions). Les aires de récolte d'une coupe en mosaïque doivent être de superficie et de forme variables. De plus, en tout temps, la superficie forestière productive d'une unité territoriale de référence (i.e. une subdivision de l'aire commune) où la récolte d'arbres est réalisée doit être constituée de peuplements (hauteur >7 m) sur au moins 30 % de sa superficie (Gouvernement du Québec, 2005).

La coupe en mosaïque disperse davantage les coupes que les coupes traditionnelles : la récolte se fait, chaque année, sur de plus grands territoires. Selon plusieurs auteurs, l'agglomération des coupes fragmente nettement moins les paysages que la dispersion des coupes (Franklin et Forman, 1987, Gustafson, 1996; Öhman et Eriksson, 1998). Quand les coupes sont fortement agglomérées, la perturbation survient sur une zone de superficie relativement petite et sur une courte

période de temps (Gustafson, 1996). Une période de temps relativement longue sans perturbations s'ensuit (Gustafson, 1996). La quantité de lisières à l'échelle du paysage est diminuée et la quantité de zones intérieures et l'âge moyen des forêts sont augmentés lorsque les coupes sont agglomérées (Gustafson, 1996; Öhman et Eriksson 1998). La dispersion des coupes à travers le paysage, pourrait menacer les espèces qui ont besoin d'une certaine quantité de vieilles forêts exemptes d'effets de lisière (Gustafson, 1996; Öhman et Eriksson, 1998). Globalement, à l'échelle de l'unité d'aménagement, la dispersion des coupes haussera la proportion d'habitats en bordure (Hunter, 1993; Franklin et Forman, 1987; Gustafson, 1996; Öhman et Eriksson, 1998), la densité de chemins permanents (pour la récolte subséquente des forêts résiduelles) (Franklin et Forman, 1987), et les coûts associés à l'entretien des chemins (Franklin et Forman, 1987; Gustafson, 1996).

Cette configuration des coupes pourrait comporter des avantages à l'échelle du peuplement, puisque les peuplements résiduels sont plus grands et moins isolés les uns des autres. Par exemple, les effets de lisière peuvent avoir proportionnellement moins d'influence sur les populations et les échanges entre les diverses populations peuvent être favorisés. Les forêts résiduelles pourraient également contribuer à recoloniser les aires de coupe. Cependant, comme la présence de ces forêts n'est que temporaire, elles ne constituent pas un réservoir d'espèces à long terme et ces forêts pourraient ne pas contribuer à l'ensemencement des espèces de fin de succession.

4. BIOLOGIE DES ESPÈCES

4.1. Mécanismes de reproduction sexuée chez les plantes boréales

La grande majorité des plantes de sous-bois boréales dépendent d'insectes pour assurer leur pollinisation. Plusieurs groupes d'insectes se retrouvent parmi les pollinisateurs des plantes de sous-bois boréales (abeilles, mouches, etc.), mais les bourdons sont les pollinisateurs principaux (Barrett et Helenurm, 1987). Selon

Jennersten (1988), les bourdons (*Bombus*) peuvent parcourir des distances d'au moins 200 m. Afin de maximiser la pollinisation et éviter le transfert de grains de pollen incompatibles par des insectes visitant plusieurs espèces de plantes, certaines plantes présentant de grandes similarités morphologiques et physiologiques et se retrouvant dans les mêmes habitats (e.g. éricacées) auraient des pics de floraison décalés (Reader, 1975).

Les plantes de sous-bois boréal peuvent être autoincompatibles (incapables de produire des graines viables avec son propre pollen; e.g. *Aralia nudicaulis*, *Cornus canadensis*, *Maianthemum canadense*) ou autocompatibles (capables de produire des graines viables avec son propre pollen; e.g. *Pyrola secunda*, *Viola*). Même les plantes autocompatibles ont recours au service de pollinisateurs pour réguler le niveau d'autopollinisation et de pollinisation croisée (Barrett et Helenurm, 1987). Certaines espèces autocompatibles sont toutefois incapables d'autopollinisation en raison de la morphologie de leur fleur (Ackerman et Mesler, 1979), comme chez plusieurs orchidées telles que *Cypripedium acaule*, *Listera cordata*, *Goodyera repens* et *Goodyera tessellata*. De façon générale, la pollinisation croisée résulte en une plus grande production de fruits et de graines que l'autopollinisation, et ce, même chez les plantes autocompatibles (Agren, 1996). De plus, la pollinisation avec des grains de pollen provenant d'autres populations entraîne une production de fruits plus importante que la pollinisation à l'aide de pollen provenant de la même population (Wolf et Harrison, 2001). Pour un grand nombre de plantes, des restrictions au niveau de la pollinisation existent. En effet, l'addition manuelle de pollen augmente la plupart du temps la production de fruits (Worthington et Stiles, 1988; Whigham, 2004).

4.2. Modes de dispersion et autres facteurs influençant les distances de dispersion

4.2.1. Les plantes de sous-bois

La quantité de graines dispersées autour d'un plant-mère décline presque toujours de façon leptocurtique avec la distance : la queue de la distribution est très longue et peu de graines sont capables de dispersion sur de longues distances (Nathan et Muller-Landau, 2000). Plusieurs études expérimentales (revu par Turnbull et al., 2000; Ehrlén et Eriksson, 2000) ont montré que le taux de recrutement de certaines espèces était augmenté par une augmentation de la disponibilité de graines, et que ce n'était pas seulement une limitation au niveau des microsites qui était responsable de leur faible abondance ou de leur absence d'un site donné. L'étude réalisée par Eriksson et Ehrlén (1992) en Suède a montré que le recrutement de neuf des 14 espèces de forêts de conifères étudiées pouvait être influencé par des limitations au niveau de la disponibilité des graines (e.g. *Linnaea borealis*) ou par la combinaison de restrictions de la disponibilité de graines et de microsites (e.g. *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* et *Vaccinium myrtillus*). Parmi les espèces dont le recrutement n'était pas restreint par les graines se retrouve *Vaccinium vitis-idaea*. La distribution de certaines espèces serait limitée à l'échelle locale par la disponibilité de graines et à l'échelle régionale par la dispersion de graines dans des habitats non occupés, mais de bonnes qualités (Ehrlén et Eriksson, 2000).

L'efficacité de dispersion à l'intérieur de nouveaux habitats ou entre les habitats d'un paysage fragmenté peut dépendre des modes de dispersion des espèces. Les graines peuvent être dispersées par le vent (anémochores), par l'eau (hydrochores), par les fourmis (myrmécochores), être ingérées par les oiseaux ou les vertébrés (endozoochores), s'adhérer à des vertébrés (épizoochores), se disperser par elles-mêmes (autochores) ou ne posséder aucun mécanisme particulier pour la dispersion (barochores) (Wilson et Traveset, 2000). La dispersion des graines de

plusieurs plantes se fait par des agents multiples (Nathan et Muller-Landau 2000), ce qui a l'avantage d'augmenter leurs distances de dispersion. Par exemple, Vander Wall et al. (2005) ont observé que les graines de certains arbustes étaient d'abord dispersées par des oiseaux et qu'elles avaient alors la possibilité de coloniser de nouveaux habitats. Les graines étaient ensuite déposées à la surface du sol, à la vue de prédateurs de graines (*Tamias amoenus* et *Peromyscus maniculatus*) qui les déplaçaient et les cachaient à l'abri d'autres sources de prédateurs, dans des microsites qui favorisaient l'établissement des semis. Les espèces peuvent également se disperser de façon végétative par des stolons, des rhizomes, des drageons, etc. Enfin, les banques de graines permettent la dispersion des plantes dans le temps.

La taille des graines est un autre facteur clé dans la dispersion et la colonisation des espèces : les petites graines se dispersent mieux que les grosses, mais le succès d'établissement des grosses graines est plus élevé (Ehrlén et Eriksson, 2000). En raison d'un délai de colonisation imputable à une dispersion inefficace des graines, les espèces avec de grosses graines sont généralement associées aux forêts de fin de succession (Bierzychudek, 1982; Ehrlén et Eriksson, 2000). Les espèces pionnières produisent une grande quantité de petites graines à longévité élevée et les espèces de fin de succession une petite quantité de grosses graines à longévité courte (Bierzychudek, 1982). Des exceptions peuvent être relevées, notamment les orchidées et les espèces mycohétérotrophes associées aux forêts de fin de succession qui produisent des milliers de graines par fruit (« dust seed ») (Leake 1994). Les réserves en nourriture de ces graines sont extrêmement limitées et elles obtiennent les nutriments nécessaires à leur germination par l'entremise de mycorhizes (Arditti et Abdul Ghani, 2000). Ces petites graines sont théoriquement capables de se disperser sur de longues distances par le vent (Arditti et Abdul Ghani, 2000). Par contre, les distances réellement parcourues par ces graines en forêt ne sont pas facilement quantifiables et elles sont peu connues. Après une colonisation locale par graines, la

plupart des espèces forestières, incluant les espèces boréales, se propagent de façon végétative (Honnay et al., 2005).

Les taux de dispersion des espèces de forêts tempérées sont très faibles, particulièrement chez les espèces associées aux vieilles forêts (Matlack, 1994a; Grashof-Bakdom, 1997; Brunet et al., 1998). Les espèces endozoochores et épizoochores ont très souvent des taux de dispersion supérieurs à ceux des plantes myrmécochores ou barochores (Dzwonko et Loster, 1992; Matlack, 1994a; Honnay et al., 2002a; Matlack, 2005). Les espèces de sous-bois anémochores, contrairement aux arbres dispersés par le vent, ne seraient probablement pas avantagées par ce mode de dispersion en raison des vitesses de vent relativement faibles observées au niveau du sous-bois forestier (Matlack, 1994a) et de la petite taille des plantes (Leake, 1994). Pour que la dispersion par le vent soit efficace, les propagules doivent être entraînées par turbulence au-dessus de la strate arborescente (Ozinga et al., 2004). La dispersion des espèces par les animaux dépend des distances parcourues par l'animal qui agit comme vecteur de dispersion. Les fourmis transportent les graines des espèces qui possèdent des élaïosomes (boîte 1) vers leurs nids, sur une distance généralement inférieure à 2-3 m (Matlack, 2005). La distance de dispersion maximale enregistrée par une plante myrmécochore est de 35 m (*Asarum canadense*) (Cain et al., 1998).

Comment alors les plantes ont-elles pu migrer sur des centaines et des milliers de kilomètres suite aux retraits des glaces, sur une période de temps relativement courte (Cain et al., 1998)? Par exemple, selon les modèles intégrant le taux maximal observé de migration d'*Asarum canadense* par les fourmis (35 m), la progression de cette espèce vers le nord n'aurait été que de 10 à 11 km au cours des 16 000 dernières années (Cain et al., 1998). Cette contradiction entre les taux de migration estimés et observés s'expliquerait par la sous-estimation de l'importance des événements de dispersion sur longues distances (DLD) situés à la queue de la distribution leptocurtique. Ces événements peuvent être occasionnels (e.g. tornades, graines collées aux pattes des animaux) ou simplement sous-estimés (e.g.

endozoochorie) et ne sont généralement pas intégrés dans les modèles, car ils sont difficiles à quantifier. Ils ont été définis arbitrairement comme des événements de dispersion sur plus de 100 m (Cain et al., 2000).

Il y a de plus en plus d'exemples qui suggèrent que l'importance des herbivores et même des carnivores pour la dispersion des plantes a été sous-estimée. Comme ces animaux ont de grands domaines vitaux, ils ont la capacité de transporter des graines sur de grandes distances. De plus, le temps de passage des graines à travers leur appareil digestif se mesure en heures et en jours, et non seulement en minutes comme c'est le cas pour les petits oiseaux (Wilson, 1993). Par exemple, Velland et al. (2003) ont observé des dispersions de graines viables de *Trillium grandiflorum* par le cerf de Virginie. Selon le modèle de Pakeman et al. (2001), les grands herbivores auraient pu disperser les graines à des taux pouvant expliquer la distribution actuelle d'*Asarum canadense*. Les prédateurs voyageant de façon journalière sur de grandes distances consomment régulièrement des fruits. Les mammifères ont probablement un rôle déterminant à jouer dans la dispersion de plusieurs espèces de plantes de sous-bois boréales dont les fruits sont charnus. Wilson (1993) a fait une revue des genres de plantes consommées par les différents carnivores en Amérique du Nord (Tableau 1). Les espèces d'éricacées et de rosacées sont parmi les plus consommées. Les ours noirs consomment une grande quantité et une grande variété de fruits (e.g. *Gaultheria*, *Amelanchier*, et *Ribes*). Les loups et les félins ne mangeraient que rarement des fruits, alors que les renards roux seraient de façon saisonnière très frugivores (e.g. *Vaccinium*, *Oxycoccus* et *Amelanchier*). La martre peut s'alimenter d'une grande variété de fruits tels que ceux d'*Arctostaphylos*, de *Vaccinium* et d'*Oxycoccus*. En Alaska, la martre pourrait disperser des graines de *Vaccinium alaskaense*, de *V. ovalifolium* et de *Rubus spectabilis* sur des distances de plus de 3,5 km (distances médianes de 500 m), des distances comparables à celles associées à l'ours brun (Hickey et al., 1999). De plus, les graines retrouvées dans les fèces des martres et des ours bruns étaient viables (Wilson, 1993). Presque toutes les

espèces consommées par les mammifères sont également consommées par les oiseaux, qui les dispersent toutefois sur de plus courtes distances (Wilson, 1993). Les rivières peuvent également être des agents importants de DLD pour les plantes des communautés riveraines, même pour celles qui ne possèdent pas d'adaptations pour la flottaison (Andersson et al., 2000).

Tableau 1. Plantes boréales consommées par les principaux carnivores « frugivores » en Amérique du Nord (tiré de Wilson 1993).

	Ours noir	Renard roux	Martre
<i>Arctostaphylos</i>	X		X
<i>Gaultheria</i>	X		
<i>Vaccinium</i>	X	X	X
<i>Oxycoccus</i>	X	X	X
<i>Empetrum</i>	X	X	X
<i>Amelanchier</i>	X	X	X
<i>Crataegus</i>	X		
<i>Fragaria</i>	X		
<i>Prunus</i>	X	X	
<i>Rosa</i>	X		X
<i>Rubus</i>	X	X	X
<i>Sorbus</i>	X	X	X
<i>Ribes</i>	X		X
<i>Cornus</i>	X		X
<i>Shepherdia</i>	X		X
<i>Aralia</i>	X	X	X
<i>Lonicera</i>	X		
<i>Viburnum</i>	X	X	X

Selon Johst et al. (2002) et Trakhtenbrot et al. (2005), les événements de DLD permettraient aux plantes de coloniser de nouveaux habitats et d'augmenter la diversité génétique des populations; la dispersion locale sur de plus courtes distances favoriserait la croissance et la persistance de la population plutôt que la colonisation de nouveaux sites et pourrait éventuellement mener à la dispersion sur de plus longues distances (Cain et al., 1998). Plus longue est la période de colonisation considérée, plus les chances sont grandes que les espèces soient capables de se

disperser sur de grandes distances, par des événements stochastiques ou exceptionnels. Les différences entre les migrations locales et régionales semblent être une question d'échelle temporelle. Selon Matlack (2005), les DLD formeraient les distributions continentales des espèces à l'échelle du millénaire, mais à l'échelle du siècle ou de quelques siècles, ces événements de dispersion seraient rares et n'influenceraient pas significativement la distribution des espèces. Les dispersions locales expliqueraient donc les distributions de plantes à une échelle temporelle plus courte (Matlack, 2005).

Les banques de semences permettent aux plantes de se disperser dans le temps suite à une perturbation (Piessens et al., 2005). Une banque de semences est constituée de toute graine viable présente sous la surface du sol ou à la surface du sol et elle est continuellement enrichie par l'apport aérien de graines (Ratel, 1996). Les banques de semences sont, en quelque sorte, des populations résiduelles qui traversent des conditions défavorables et qui assurent la persistance des populations dans le temps, en étant capables de remplacer une plante adulte (Piessens et al., 2005). Les espèces de fin de succession, contrairement aux espèces pionnières, produisent rarement des banques de semences, car les grosses graines généralement produites ne persistent pas dans le sol (Bossuyt et Hermy, 2001).

4.2.2. *Les lichens épiphytes*

Les études réalisées sur la dispersion des lichens arrivent toutes à la conclusion que le faible potentiel de dispersion des lichens est un facteur important pour expliquer l'absence ou la plus faible abondance de certaines espèces dans les jeunes forêts. Des études expérimentales ont montré que les conditions environnementales et les substrats dans les jeunes forêts étaient favorables à l'établissement et au développement des espèces associées aux vieilles forêts (*Lobaria oregana* en Oregon [Silleet et al., 2000], *L. scrobiculata* en Norvège [Hilmo et Sastad, 2001] et *Usnea longissima* en Oregon [Keon et Muir, 2002]) et que leur

présence dans les jeunes forêts était limitée par leur potentiel de dispersion. Dans d'autres études une diminution de l'abondance des lichens sur les rameaux des petits arbres en régénération (Stevenson, 1988; Dettki et al., 2000) ou du nombre de fragments de lichens dispersés (Dettki, 1998) en fonction de la distance à la bordure d'une forêt mature résiduelle a été observée. Dans l'étude réalisée par Dettki (1998) en Suède, seule une infime portion des fragments s'étaient dispersés au-delà de 100 m. De plus, la quasi-totalité des fragments observés était des *Bryoria*, et ce, même si les vieilles forêts étaient dominées par *Alectoria sarmentosa*, ce qui suggère que le potentiel de dispersion d'*Alectoria* est plus faible. La biomasse des deux groupes de lichens associés aux vieilles forêts sur la Côte-Ouest, soit les cyanolichens et les alectorioides (boîte 1), était plus forte dans les jeunes forêts où des arbres vétérans ayant survécu au passage d'un feu étaient présents que dans celles sans arbres vétérans (Sillett et Goslin, 1999). Même 100 ans après un feu, ces lichens étaient plus abondants près des arbres résiduels. La colonisation de ces espèces dans les forêts en régénération se fait donc lentement.

Les lichens se reproduisent sexuellement grâce à la production de spores par la partie fongique ou asexuellement par la production de propagules symbiotiques, contenant à la fois le mycobionte et le phycobionte : sorédies, isidies (boîte 1), fragments de thalle, etc. Les propagules végétatives permettent la dispersion simultanée de l'algue et du champignon, alors que les spores doivent retrouver le phycobionte adéquat après la dispersion afin de rétablir la symbiose (Bailey 1976). Hedenas et Ericson (2000) ont étudié la composition en espèces des peuplements de peupliers (*Populus tremula*) en Suède. Ils ont remarqué que les espèces adaptées aux habitats avec une longue continuité et/ou de petites perturbations se dispersaient principalement de façon asexuée alors que les espèces pionnières se dispersaient plus de façon sexuée. Pour certaines espèces, la production de propagules requiert un délai, retardant ainsi les possibilités de colonisation de nouveaux habitats. Par exemple, un thalle de *L. pulmonaria* commencerait à produire des sorédies vers l'âge

de 20 ans et la production d'apothécies se ferait encore plus tardivement (Kalwij et al., 2005).

Boîte 1. Glossaire

Cyanolichen : lichen contenant des cyanobactéries comme phycobionte (n'exclut pas la présence d'algues vertes chez certaines espèces)
Alectorioides : groupe de lichens composé des genres *Bryoria*, *Alectoria* et *Usnea*
Élaosome : structure riche en lipides sur les fruits qui attirent les fourmis
Sorédies : groupe de cellules algales enveloppées d'hyphes fongiques qui font éruption à travers des pores ou des fissures dans le cortex du thalle.
Isidies : protubérances cylindriques sur la surface du cortex qui contiennent à la fois des tissus fongiques et algales.

Les spores seraient les meilleurs agents pour la dispersion sur de longues distances (Barkman, 1958; Hedenas et al., 2003) et permettraient la colonisation de nouveaux habitats. Les sorédies et les isidies permettraient la dispersion sur des distances intermédiaires et les fragments, la dispersion locale sur de courtes distances (Barkman, 1958). Les propagules végétatives ont de moins bonnes capacités de dispersion, mais elles ont de fortes capacités d'établissement. Elles coloniseront rapidement les arbres adéquats (Gauslaa, 1997, Hedenas et al., 2003). Les distances de dispersion semblent somme toute plutôt faibles, du moins pour la dispersion par sorédies et par fragments de thalle. Par exemple, la distance maximale atteinte par des sorédies d'*Hypogymnia physodes* était de 25 m (Armstrong, 1987); la distance moyenne et maximale de dispersion par sorédies de *L. pulmonaria* était respectivement de 35 et 75 m (Öckinger et al., 2004); les fragments d'*U. longissima* se dispersaient sur moins de 5 m (Esseen, 1981) et ceux de *Bryoria* jusqu'à 100 m (Dettki, 1998). La distribution verticale des espèces dans les arbres peut influencer les distances de dispersion. Par exemple, les espèces situées dans la strate supérieure des arbres (e.g. *Bryoria*) sont plus exposées aux vents violents que celles situées dans la strate inférieure (e.g. *Alectoria sarmentosa*) (Stevenson, 1988).

Pour plusieurs espèces abondantes en forêt boréale et faisant partie du groupe des alectorioides, la fragmentation des thalles a un rôle important à jouer au niveau de la dispersion (Stevenson, 1985; Stevenson, 1988). *Usnea longissima* est une autre espèce qui était plus fréquente et abondante par le passé; elle est en déclin en Amérique du Nord, presque disparue en Europe méridionale et rare en Scandinavie (Gauslaa, 1997). Cette espèce est considérée comme étant restreinte par sa dispersion et elle se disperse principalement à l'aide de fragments pouvant atteindre quelques décimètres de longueur (Esseen et al., 1981). La distribution d'une population d'*U. longissima* a été étudiée le long d'un gradient vertical par Gauslaa (1997) en Norvège. 92% des thalles retrouvés sur les branches étudiées provenaient de la fragmentation et n'étaient qu'enroulés autour des branches et des aiguilles. Bien que peu efficace pour la dispersion sur de grandes distances, le mode de reproduction de cette espèce est très efficace pour atteindre une dominance locale à l'échelle de l'arbre-mère et des arbres situés à quelques mètres de l'arbre-mère (Gauslaa, 1997). La dispersion par sorédies chez cette espèce est probablement le mode de dispersion permettant la colonisation des arbres plus éloignés (Gauslaa, 1997).

4.3. Adaptations des plantes au feu

Comme le feu est la perturbation majeure en forêt boréale (Payette, 1992), les plantes ont développé des stratégies pour se maintenir dans de tels systèmes. Les mécanismes adaptatifs que les plantes ont développés pour se régénérer après feu seront passés en revue.

4.3.1. Plantes de sous-bois

Rowe (1983) a établi une classification basée sur les stratégies de reproduction des plantes boréales. Après une perturbation, les plantes de sous-bois peuvent 1) arriver rapidement sur le lieu en produisant une grande quantité de petites graines disséminées par vent (« invaders »); 2) persister dans le sol dans des banques

de semences et germer par la suite (« evaders »); 3) se régénérer de façon végétative à partir d'organes souterrains qui survivent au feu (« endurers »); et 4) arriver plus tard sur le lieu de la perturbation en se dispersant à partir d'enclaves matures non brûlées (« avoiders »). Les « evaders » et les « invaders » sont intolérantes à l'ombre, ont une croissance rapide et tirent avantage de l'environnement riche en lumière et en nutriments observés après un feu; leurs graines germent sur le sol minéral ou sur des humus peu épais. Les « endurer » ont un certain niveau de plasticité dans leur capacité à exploiter la lumière et les ressources en nutriments de leur environnement. Les « avoiders » se retrouvent en fin de succession et seraient avantagées par les conditions de croissance et d'établissement souvent rencontrées dans les vieilles forêts : moins de lumière, température plus fraîche et humidité du sol plus élevée (De Grandpré et al., 2003).

La réponse des espèces à la perturbation dépend aussi de la sévérité de la perturbation (i.e. la profondeur de la zone brûlée) et de la disposition des organes de régénération dans le sol. La sévérité de la perturbation peut varier de façon spatiale au sein d'un même feu et influencer la composition de la végétation (Rowe, 1983, Kafka et al., 2001). La sévérité varie aussi en fonction de la saison : des feux très intenses survenant lorsque le sol est encore mouillé ou gelé au printemps ont moins d'impact sur la végétation de sous-bois que lorsqu'ils surviennent plus tard à l'été (Rowe, 1983). D'autres perturbations peuvent également influencer la régénération des espèces. Par exemple, les perturbations secondaires telles que les trouées causées par des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette permettraient le maintien d'un plus grand nombre d'espèces dans les banques de semences (Ratel, 1996). Quand les feux consomment presque toute la matière organique, les banques de semences sont affectées et les espèces invasives de début de succession sont favorisées (Schimmel et Granström, 1996; Wang et Kember, 2005). La régénération des espèces qui dépendent des banques de semences est meilleure dans les zones de feu où la sévérité est intermédiaire puisque quelques espèces compétitrices sont tuées et la banque de

semences est exposée (Schimmel et Granström, 1996; Wang et Kemball, 2005). À l'inverse, un feu peu sévère ne brûlerait pas assez de matière organique pour stimuler la germination des graines; et un feu trop sévère pourrait consumer les graines et affecter la viabilité de celles non consommées. Un feu peu sévère favorise les plantes capables de se régénérer à partir d'organes souterrains, groupe le plus commun en forêt boréale, alors qu'un feu sévère les défavorise en tuant leurs organes ou en rendant les bourgeons des organes végétatifs non viables (Schimmel et Granström, 1996). Les organes enfouis superficiellement dans la litière peuvent être endommagés même par des feux de faible sévérité (Wang et Kemball, 2005).

4.3.2. *Les lichens épiphytes*

Les lichens n'ont pas d'adaptations directes pour survivre au feu. La recolonisation des lichens épiphytes sur les arbres en régénération nécessite un délai, ils peuvent donc être classés dans la catégorie des « avoiders ». Certaines espèces pionnières avec de plus grandes amplitudes écologiques colonisent aussi des arbustes à croissance rapide. Ces arbustes pourraient accumuler une partie de la flore en lichens épiphytes et faciliter la colonisation subséquente des petits arbres (Longàn et al., 1999).

5. EFFETS DE LA FRAGMENTATION SUR LES PLANTES DE SOUS-BOIS ET LES LICHENS ÉPIPHYTES

5.1. Baisse de la fécondité et du succès de reproduction des plantes de sous-bois

La dépendance de plusieurs espèces de plantes de sous-bois envers des pollinisateurs pour assurer leur pollinisation peut les rendre plus vulnérables à la fragmentation. En effet, la réduction de la taille des populations et l'isolement des populations peuvent affecter le succès de reproduction de ces plantes entomophiles. Une baisse de fécondité en fonction de la taille des populations a été observée dans

plusieurs études (e.g. Jennersten, 1988; Byers, 1995; Agren, 1996; Wolf et Harrison, 2001; Jacquemyn et al., 2002). Par exemple, *Primula elatior* en Belgique produisait moins de fleurs par plante et de graines par plante dans les petites populations (Jacquemyn et al., 2002). En Australie, la production de fruits chez deux espèces communes était inférieure à l'intérieur d'habitats linéaires résiduels qu'à l'intérieur de fragments de grande taille (Cunningham, 2000). Des effets de l'isolement sur le succès de reproduction des plantes ont aussi été observés. Steffan-Dewenter et Tschardt (1999) ont noté une diminution du nombre de graines par plante chez deux espèces, le radis (*Raphanus sativus*) et la moutarde (*Sinapis arvensis*), cultivées à diverses distances d'une prairie source. Chez des populations de *Clarkia concinna* isolées expérimentalement, les taux de croissance étaient inférieurs, et les taux d'extinction supérieurs à ceux observés dans les populations non isolées (Groom, 2001). Ces baisses de fécondité seraient attribuables à des restrictions polliniques. La pollinisation serait moins efficace dans les paysages fragmentés soit parce que la quantité de grains de pollen déposés sur les stigmates est insuffisante pour assurer la fécondation d'un grand nombre d'ovules et la production d'une grande quantité de graines ou parce que les grains de pollen déposés sur les stigmates sont incompatibles ou de moins bonnes qualités.

Une quantité insuffisante de grains de pollen sur les stigmates indique un faible taux de visite des fleurs par les insectes. La richesse et l'abondance des populations locales de pollinisateurs varient selon la taille et l'isolement des habitats (Steffan-Dewenter et Tschardt, 1999; Mustajärvi et al., 2001) et en fonction du paysage entourant une population de plantes (Kearns et Inouye, 1997). Une quantité limitée d'habitats disponibles pour la pollinisation ou pour d'autres stades essentiels au cycle de vie des insectes peut diminuer l'abondance et l'activité des pollinisateurs et mener à un plus faible succès de reproduction chez les plantes (Kearns et Inouye, 1997; Jules et Shahani, 2003). De plus, la taille des populations de plantes ainsi que leur configuration spatiale influenceraient le comportement des pollinisateurs. Les

petites populations et celles isolées des autres populations de la même espèce seraient moins visibles et attirantes et, par conséquent, moins visitées que les grandes populations et celles moins isolées (Sih et Baltus, 1987; Jennersten, 1988; Agren, 1996; Morgan, 1999). Groom (1998) a noté une diminution de la quantité de grains de pollen sur les stigmates de *Clarkia concinna* dans des populations de petite et de moyenne taille avec l'augmentation de la distance les séparant d'une population voisine; par contre, aucun déclin n'a été observé dans les populations plus grandes. Les plantes des petites populations isolées ont donc plus de chance d'avoir des restrictions polliniques que les plantes des grandes populations isolées. La connectivité entre les fragments est fonction de la distance parcourue par les pollinisateurs en quête de nourriture. Quand l'isolement spatial entre les habitats devient plus grand que la distance pouvant être parcourue par les pollinisateurs, la pollinisation peut décroître considérablement (Tomimatsu et Ohara, 2002). Les corridors dans les paysages fragmentés peuvent toutefois faciliter le mouvement des insectes et des grains de pollen entre les habitats. Tewksbury et al. (2002) ont observé une plus forte production des graines chez les plantes situées dans des habitats connectés par des corridors que dans des habitats qui n'étaient pas connectés.

Dans les petites populations, les échanges géniques se font entre voisins, souvent de proches parents qui partagent des allèles incompatibles; les probabilités de transfert de grains de pollen incompatibles sont donc augmentées (Agren, 1996; Lamont et al., 1993; van Rossum et al., 2002). Aussi, les pollinisateurs qui se restreignent aux fleurs situées à l'intérieur d'une même population revisiteraient plusieurs fois la même plante augmentant ainsi la fréquence d'autopollinisation (Aizen et Feinsinger, 1994; Agren, 1996), phénomène pouvant mener à la dérive génétique et à la dépression consanguine (Kearns et al., 1998). La probabilité que les grains de pollen déposés sur les stigmates proviennent d'une autre espèce et n'aboutissent pas à la production de graines augmente en fonction de l'isolement des habitats (Byers, 1995; Groom, 2001). En effet, les insectes généralistes peuvent

visiter plusieurs espèces de plantes lorsqu'ils parcourent de longues distances à la recherche de nourriture. De plus, les grains de pollen provenant d'autres espèces pourraient parfois obstruer les stigmates et empêcher les grains de pollen compatibles de féconder les ovules (Groom, 2001).

Selon Jules et Shahani (2003), les nouvelles populations de plantes qui s'établissent suite aux coupes forestières pourraient concurrencer avec les populations de plantes des îlots résiduels pour les mêmes pollinisateurs. Si ces nouvelles populations sont plus riches en nectar, elles pourraient être préférées et celles dans les fragments seraient alors rejetées. En forêt boréale, les traitements de coupes totales étudiés par Cartar (2005) comportaient une plus forte concentration de bourdons que les forêts témoins adjacentes aux coupes, l'année suivant la coupe. Les bourdons auraient été attirés par les coupes soit parce que les fleurs y étaient plus nombreuses ou plus visibles, ou parce que les températures y étaient plus élevées. Par conséquent, les plantes situées dans les témoins ont été moins visitées et leur succès de reproduction pourrait donc être diminué (Cartar, 2005).

Bon nombre de plantes montrent déjà une faible production de fruits dans des paysages non fragmentés (Whigham, 2004) et ont des capacités de dispersion restreintes. Il a été démontré que la fragmentation peut diminuer davantage la fécondité de nombreuses espèces et pourrait limiter le recrutement à partir de graines, diminuer la diversité génétique et la croissance, menacer la persistance locale de la population et diminuer la probabilité de colonisation des fragments isolés. Comme la plupart des études n'ont été réalisées que sur une seule année et que le succès de germination, la croissance et la persistance des populations ont rarement été considérés simultanément, les conséquences démographiques à long terme du déclin du succès de reproduction sont méconnues. Il est préoccupant que des effets significatifs de la fragmentation d'habitats puissent être observés chez des espèces communes (e.g. *Clarkia concinna*). Les effets de lisière peuvent aussi influencer la

reproduction des plantes et leur taux de recrutement (cet aspect sera discuté à la section 5.3).

Les espèces capables d'autopollinisation et les plantes autocompatibles seraient moins à risque de subir des baisses de fécondité que les plantes autoincompatibles (Kearns et al., 1998), mais elles pourraient tout de même être sensibles à la fragmentation (e.g. *Clarkia concinna* [Groom, 2001]). Même les espèces clonales pourraient éventuellement décliner dans les paysages fragmentés (Worthen et Stiles, 1988; Wilcock et Jennings, 1999). Par exemple, *Linnaea borealis* est rare en Écosse et elle y est fortement autoincompatible (Wilcock et Jennings, 1999). Wilcock et Jennings (1999) ont remarqué que l'échec de pollinisation était plus sévère dans les populations composées d'un seul clone et que l'absence de partenaire compatible provenant d'autres clones situés à proximité en serait la cause.

5.2. Problèmes de dispersion des espèces dans les paysages fragmentés

5.2.1. Les plantes de sous-bois

Dans les paysages fragmentés agricoles, des différences de composition et de richesse entre les jeunes forêts secondaires et les vieilles forêts ont souvent été observées. La composition en espèces des jeunes forêts serait fonction de la proximité des vieilles forêts et de leur composition en espèces; les espèces avec de moins bonnes capacités de dispersion (souvent celles associées aux vieilles forêts) sont sous-représentées dans les jeunes forêts et ce manque de mobilité se traduit par une augmentation du temps requis par ces espèces pour la colonisation des habitats (e.g. Peterken et Game, 1984; Dzwonko et Loster, 1992; Matlack, 1994a; Grashof-Bokdam, 1997; Bossuyt et al., 1999; Nekola et White, 1999; Jacquemyn et al., 2003). La forte association entre l'occurrence des espèces et l'âge des fragments relevée dans un grand nombre d'études suggère que la colonisation est un processus lent pouvant prendre plusieurs décennies, voire des centaines d'années (Matlack, 1994a; Velland,

2003), et ce, même si l'importance des DLD a été sous-estimée. Pour certaines espèces, la colonisation de nouveaux habitats survient rarement (Jacquemyn et al., 2003). De telles espèces pourraient être incapables de recoloniser des habitats déjà perturbés avant la venue d'une nouvelle perturbation. D'autres facteurs tels que la disponibilité et la qualité des microsites pour l'établissement (Hermy et al., 1999), la présence d'espèces compétitrices (Nekola et White, 1999), les conditions environnementales (Jacquemyn et al., 2003) et l'utilisation passée du territoire peuvent toutefois influencer la distribution des espèces.

Les métapopulations ont été étudiées à l'aide de divers modèles reliant la taille, l'isolement et la qualité de l'habitat à la distribution des espèces (Dupré et Ehrlén, 2002; Jacquemyn et al., 2003; Verheyen et al., 2003a), et incorporant parfois l'aspect dynamique de la destruction et de la création de nouveaux habitats (Johst, 2002; Verheyen et al., 2004; Velland, 2003; Matlack et Monde, 2004). Les résultats de ces études indiquent que la dispersion limite la distribution de certaines espèces à l'échelle du paysage et que ce ne sont pas tous les habitats de qualité qui sont colonisés. Par contre, la connectivité entre les jeunes et les vieilles forêts ou l'agglomération des habitats peut augmenter la persistance des espèces vulnérables à la fragmentation (Dupré et Ehrlén, 2002; Johst et al., 2002; Verheyen et al., 2004; Matlack et Monde, 2004). Le taux de destruction des vieilles forêts aurait une influence négative sur la persistance des espèces et sur la dynamique des métapopulations (Johst et al., 2002; Velland 2003). De plus, certaines espèces non touchées par l'isolement à l'échelle locale pourraient le devenir à l'échelle régionale (Verheyen et al., 2003a). Le rétablissement de la diversité dans les jeunes forêts et le temps nécessaire pour y arriver dépendrait de la proportion de forêts anciennes laissées dans le paysage (Velland, 2003). Dans l'étude menée par Honnay et al. (2002a), les effets du niveau de rétention de forêts sur le succès de colonisation des plantes ont été explorés. Ces auteurs ont comparé les taux de colonisation des espèces herbacées dans deux types de paysages en Belgique : un paysage hautement

fragmenté (6.6% du paysage en forêt) et un paysage moins morcelé où la connectivité était grande (46% du paysage en forêt; plus grand nombre de fragments et distance entre les fragments moins grande). Le succès de colonisation des jeunes parcelles était plus élevé dans le paysage avec une grande connectivité que dans celui fortement fragmenté.

Les espèces avec de plus faibles capacités de dispersion seraient les plus à risque d'extinction dans un paysage fragmenté. Les espèces endozoochères et épizoochères seraient donc théoriquement moins vulnérables à la fragmentation que les espèces myrmécochères ou barochères (Dzwonko et Loster, 1992; Matlack, 1994a; Honnay et al., 2002a; Matlack, 2005). Toutefois, dans un paysage fragmenté, le rôle des mammifères et des oiseaux comme agents de dispersion des graines entre les divers fragments peut être altéré. Il devient alors encore plus difficile de voir comment et sur quelles distances les plantes seront dispersées et si elles seront déposées dans des habitats où elles pourront s'établir. Dupré et Ehrlén (2002) ont noté que la présence des espèces dispersées par les animaux était corrélée à la taille des fragments et ils ont donc suggéré que les petits fragments seraient possiblement moins attractifs pour les animaux que les grands. De plus, les déplacements de certains animaux entre les fragments pourraient être contraints lorsque la matrice représente une barrière à leur dispersion (Dzwonko et Loster, 1992). Pour cette raison, selon Higgins et al. (2003), les espèces dispersées par les animaux territoriaux seraient particulièrement vulnérables à la fragmentation. Comme la dispersion de nombreuses espèces se fait par des agents multiples (Nathan et Muller-Landau 2000), l'interprétation des effets de la fragmentation sur la dispersion des plantes est encore plus complexe.

Les espèces possédant des banques de semences et celles produisant une grande quantité de graines telles que les annuelles et les espèces introduites seraient peu touchées ou même favorisées par la fragmentation (Dupré et Ehrlén, 2002; Verheyen et al., 2003b; Kolb et Diekmann, 2005; Piessens et al., 2005; Trakhtenbrot

et al. 2005). La reproduction végétative ne permet pas une colonisation rapide des habitats fragmentés (Matlack, 1994a; Dupré et Ehrlén, 2002), mais elle permet aux plantes de persister et de survivre pour une longue période de temps dans des paysages fragmentés (Honnay et al., 2005). Tel qu'expliqué précédemment, il est probable que leur fécondité soit affectée si les partenaires compatibles sont trop éloignés.

5.2.2. Lichens épiphytes

En Europe, *Lobaria pulmonaria* (cyanolichen) était beaucoup plus abondant par le passé qu'il ne l'est présentement. Il était probablement dominant dans les forêts décidues tempérées et il est considéré comme indicateur de continuité forestière (Rose, 1988). Öckinger et al. (2004) ont analysé la distribution de cette espèce dans des peuplements feuillus du sud de la Suède en réalisant deux relevés de végétation à 10 ans d'intervalle. Lors du second relevé, le lichen n'était toujours pas présent dans les sites où il était absent lors du premier relevé. Toutefois, certains arbres avaient été colonisés à l'intérieur des sites où le lichen était présent lors du premier relevé. Par conséquent, les lichens ont pu se disperser à l'échelle locale, mais la distance séparant les sites était trop grande pour permettre la colonisation de nouveaux sites. L'occurrence de *L. pulmonaria* dans un paysage aménagé et dans un paysage non aménagé du centre de la Finlande a été comparée par Gu et al. (2001). Ils ont observé une diminution de son occurrence sur les peupliers dans le paysage aménagé, baisse qu'ils ont attribuée à une interruption dans la connectivité des habitats et à une réduction de la taille des peupliers dans le paysage aménagé. La présence et l'abondance de deux espèces de lichen, l'une rare (*Parmelina tiliacea*) et l'autre plus commune (*Pleurosticta acetabulum*), sont aussi influencées négativement dans le sud de la Suède par l'isolement (Johansson et Ehrlén, 2003). Cependant, d'autres facteurs tels que la qualité des habitats (taille des arbres) et la quantité d'habitats (le nombre de gros arbres) sont déterminants pour expliquer leurs distributions. *L. pulmonaria* est associé à des substrats qui dépendent ou sont favorisés par des perturbations (e.g.

peupliers) (Snäll et al., 2005; Kalwij et al. 2005). En raison de cette dépendance envers les perturbations, cette espèce ne serait pas, selon Kalwij, indicatrice de très longue continuité forestière. Une période de 100-150 ans serait suffisante pour que l'espèce se rétablisse à un niveau comparable à celui observé avant la perturbation (Kalwij et al., 2005).

La fragmentation du paysage pourrait avoir une influence sur la production d'apothécies et, par conséquent, sur la dispersion de *L. pulmonaria* sur de plus longues distances (Zoller et al., 1999). Ce lichen étant autoincompatible, la production d'apothécies nécessite deux génotypes différents (Zoller et al., 1999). Dans une population uniquement constituée de thalles provenant d'un seul lichen mère, aucun des thalles ne pourra former d'apothécies, à moins que des spores d'une autre population atteignent un des thalles. Cette probabilité était plus élevée auparavant quand l'espèce était commune et bien distribuée (Zoller et al., 1999).

5.3. Vulnérabilité des espèces aux effets de lisière

5.3.1. Plantes de sous-bois

L'invasion des forêts résiduelles par des espèces introduites et envahissantes est une des menaces potentielles des lisières pour l'intégrité écologique des communautés. Pour les communautés de plantes, ce risque est plutôt faible (Brothers et Spingarn, 1992; Matlack, 1993; Euskirchen et al. 2001; Harper et Macdonald, 2002; Honnay et al., 2002b; Watkins et al., 2003; Nelson et Halpern, 2005). La présence d'espèces introduites est restreinte à 5-10 m de la bordure et le facteur principal limitant leur invasion serait la faible intensité lumineuse à l'intérieur des forêts. La végétation en bordure réagirait fortement à l'augmentation de la lumière réduisant ainsi la quantité de lumière et la vitesse du vent pénétrant dans la forêt (Brothers et Spingarn, 1992).

De façon générale, l'influence de la lisière se fait sentir sur une plus grande distance pour les plantes de sous-bois que pour les arbres (Chen et al., 1992; Harper et Macdonald 2002; Harper et al., 2004). Par exemple, dans la pessière noire à mousses, les effets sur la structure étaient restreints à la zone adjacente à la coupe; alors que des effets néfastes sur certaines plantes, notamment *Smilacina trifolia*, s'étendaient jusqu'à 25 m en forêt (Harper et al., 2004). Selon Harper et Macdonald (2002), les réponses des plantes de sous-bois aux effets de lisière se feront sentir plus tardivement (en raison de la nature clonale des plantes) et dureront plus longtemps que les effets sur la structure et la composition de la strate arborescente. Ces auteurs ont remarqué des dommages à la strate arborescente et une forte mortalité des arbres en bordure des coupes immédiatement après la coupe, dans des peupleraies en Alberta. La densité d'arbres en bordure, 5 à 16 ans après coupe, était toujours plus faible qu'à l'intérieur, et des effets additionnels au niveau de la strate de sous-bois, non perceptibles immédiatement après coupe, ont été décelés : 40% des espèces montraient une influence de la bordure (positive ou négative) (Harper et Macdonald (2002).

Des différences au niveau de la strate de sous-bois ont été observées entre les habitats en bordure et les habitats intérieurs : ces différences ne se situent pas au niveau de la richesse, mais plutôt au niveau de la composition en espèces (Matlack, 1994b; Harper et Macdonald, 2002; Harper et al., 2004). Certaines espèces sont favorisées (e.g. *Epilobium angustifolium*, *Lathyrus ochroleucus* [Harper et Macdonald, 2002]) alors que d'autres sont défavorisées (e.g. *Epigaea repens* [Eurskichen et al., 2001], *Mitella nuda*, *Galium triflorum* [Harper et Macdonald, 2002]) par la bordure. La distance d'influence des effets de lisière sur les plantes de sous-bois varie selon le type et la structure des peuplements étudiés. La distance maximale d'influence des lisières pour les plantes de sous-bois a été estimée à 25 m dans la pessière noire en Abitibi (Harper et al., 2004), à 30 m dans des pinèdes grises (Euskirchen et al., 2001), à 40 m en forêt décidue (Matlack, 1994b), à 60 m dans des

peupleraies (Harper et Macdonald, 2002) et à 65 m dans des peuplements dominés par le sapin de Douglas (Jules et Ratchke, 1999). La distance d'influence des effets de lisière en pessière noire peut paraître faible. Elle représente probablement une distance minimale puisque les peuplements étudiés étaient vieux et relativement ouverts; les conditions microclimatiques à l'intérieur des forêts n'étaient peut-être pas si différentes des conditions rencontrées en bordure (Harper et al., 2004). Par contre, l'influence de plusieurs bordures dans de plus petits fragments ou dans des peuplements moins ouverts pourrait avoir des effets beaucoup plus prononcés sur la structure et la composition de la végétation.

Deux études ont montré que les effets de lisière influencent directement la reproduction des plantes et leur recrutement, et que la fragmentation peut donc mener à l'extinction des populations (Jules et Rathcke, 1999; Tomimatsu et Ohara, 2004). Depuis la création de bordures (9 à 34 ans) dans de vieilles forêts de conifères en Oregon, Jules (1998) a observé que le taux de recrutement des populations de *Trillium ovatum* situées à moins de 65 m d'une lisière d'une coupe à blanc était pratiquement nul, alors que les populations à l'intérieur de la forêt avaient un taux de recrutement plus élevé. Deux processus seraient responsables de la quasi-absence de recrutement en bordure : une diminution de la production de graines en raison de restrictions au niveau de la pollinisation (limitation par le nombre d'événements de pollinisation réussis) et une augmentation de la prédation de graines par des rongeurs en bordure des coupes (Jules et Ratchke, 1999). La proportion de semis de *Trillium camschatcense* au Japon est supérieure dans les grands fragments (grandes populations) que dans les petits fragments (petites populations) (Tomimatsu et Ohara, 2002), car dans les petits fragments (0,8 ha), les effets de lisière (températures de l'air et du sol élevées) auraient nui à la germination des graines et à l'établissement des trilles (Tomimatsu et Ohara, 2004).

5.3.2. Lichens épiphytes

Puisque l'activité métabolique des lichens est directement reliée au microclimat (Gauslaa et Solhaug, 1996), les lichens peuvent être sensibles aux changements microclimatiques et aux effets de lisière. Les nouvelles conditions microclimatiques peuvent être favorables pour certaines espèces et défavorables pour d'autres. Les lichens foliacés à algues vertes seraient moins touchés par les effets de lisière que les cyanolichens, fragiles aux augmentations d'intensité lumineuses (Sillett, 1994; Gauslaa et Solhaug, 1996), et les alectorioides qui se fragmentent aisément, particulièrement lors d'épisodes de vents violents pendant l'automne et l'hiver (Esseen et Renhorn; 1998). Les effets peuvent également varier selon l'orientation des bordures. Dans des pessières en Finlande, Kivisto et Kuusinen (2000) ont remarqué que la diversité en espèces était significativement plus faible en bordure de lisières exposées au sud, alors qu'aucun effet n'était observé 8 à 12 ans après coupe en bordure de lisières exposées au nord. La biomasse en bordure des coupes peut également décliner en raison d'une diminution de substrats disponibles pour les lichens dûs à l'augmentation de la mortalité des arbres et de la diminution du nombre de branches par arbre (Rheault et al., 2003).

La biomasse des lichens fruticuleux (*Alectoria sarmentosa*, *Evernia mesomorpha*, *Usnea* et *Bryoria*), l'abondance de certains lichens foliacés (*Platismatia glauca*, *Hypogymnia tubulosa* et *Cavernularia hultenii*) de même que de certains crustacés étaient significativement plus faibles en bordure des coupes (jusqu'à 50 m de la bordure) qu'à l'intérieur des forêts dans les pessières de la Scandinavie (Esseen et Renhorn, 1988; Hilmo et Holien, 2002) et de l'Abitibi (Rheault et al., 2003; Boudreault et al., en préparation). Le déclin de la biomasse de ces espèces en bordure s'expliquerait par une hausse de la fragmentation des thalles par le vent. Toutefois, ces effets peuvent s'estomper avec le temps (Esseen et Renhorn, 1998). Par exemple, des accroissements de biomasse en réponse à l'augmentation de l'intensité lumineuse 11 à 16 ans après coupe, à des distances intermédiaires de la bordure, ont été observés

(Renhorn et al., 1997). Par contre, en Abitibi, les effets étaient toujours importants 20 ans après la création des lisières (Rheault et al., 2003).

Sillett (1994) a observé une diminution de la croissance des cyanolichens en bordure de vieilles forêts de sapin Douglas en Oregon. Il a attribué cette chute de croissance à la plus forte exposition au soleil et au vent des lichens situés dans les arbres en bordure de coupe comparé à ceux situés à l'intérieur des forêts. À l'inverse, Renhorn et al. (1997) en Suède n'ont pas remarqué de différences de croissance chez *Lobaria pulmonaria* (cyanolichen) et *Platismatia glauca* (foliacés à algue verte) placés à diverses distances de la bordure d'une coupe. Selon ces auteurs, le gradient microclimatique entre les bordures et l'intérieur des forêts était probablement trop faible pour avoir un impact significatif sur la croissance des lichens étudiés.

Les effets de lisière auraient une plus grande influence sur les lichens épiphytes dans les fragments de petite taille (Kruiy et Jonsson, 1997). Par exemple, seuls les fragments de grande taille pouvaient contenir assez d'habitats intérieurs non touchés par des effets de lisière pour combler les besoins spécifiques d'humidité et d'ombre des espèces du groupe des Caliciales (Kruiy et Jonsson, 1997). Aussi, dans les fragments très petits en Abitibi (<0,5 ha), la biomasse de *Usnea* par branche était particulièrement faible comparativement aux fragments de plus grande taille (Rheault et al., 2003); la différence n'était toutefois pas significative. Les effets de lisière sont plus prononcés dans les petits habitats en raison de l'influence combinée de plusieurs bordures sur les organismes, c'est le cas notamment des habitats linéaires, et peuvent mener à des changements au niveau de l'abondance des espèces. Des diminutions de la biomasse de *Bryoria* dans les séparateurs de coupe et les bandes riveraines et des augmentations d'*Evernia mesomorpha* dans les bandes riveraines par rapport aux témoins (sans l'influence de bordures) ont été observées dans la pessière à mousses de l'Abitibi (Boudreault et al., en préparation).

6. LA FRAGMENTATION POSE-T-ELLE UN PROBLÈME POUR LES PLANTES DE SOUS-BOIS ET LES LICHENS ÉPIPHYTES DE LA FORÊT BORÉALE?

De nombreux exemples ont été fournis qui démontrent que certaines plantes de sous-bois et certains lichens épiphytes sont vulnérables à la fragmentation. La plupart des études relevées ont toutefois été menées en milieu agricole. À première vue, les plantes de la forêt boréale semblent mieux adaptées à résister à la fragmentation que les plantes de la forêt tempérée et le degré de fragmentation du milieu forestier serait inférieur à celui du milieu agricole. Les coupes forestières, contrairement à l'exploitation agricole, ne changent pas la vocation du territoire, les forêts coupées se régénéreront en forêts : l'aménagement forestier crée donc une matrice forestière moins hostile que la matrice agricole. En effet, la matrice en régénération peut éventuellement fournir des habitats adéquats pour une forte proportion d'espèces forestières (celles possédant par exemple une source locale de graines ou d'organes végétatifs) et si des attributs structuraux du peuplement original sont maintenus dans la matrice, des espèces associées aux plus vieux stades structuraux pourraient y persister (Niemelä, 1999). En plus, les distances séparant les fragments résiduels en milieu forestier sont probablement moins grandes qu'en milieu agricole; la connectivité y est donc plus grande. Enfin, peu de plantes pérennes en forêt boréale dépendent des fourmis pour être dispersées comparativement aux communautés de plantes de la forêt tempérée.

En forêt boréale, les feux et les coupes sont les deux principales perturbations qui agissent sur la végétation. Lorsque les deux types de perturbation sont comparés au niveau de leurs effets sur la qualité, la quantité et sur la configuration spatiale des habitats, des différences pouvant, à mon sens, avoir des impacts sur la végétation sont observées. La fragmentation forestière peut influencer directement et indirectement les communautés de plantes de sous-bois et de lichens épiphytes. Les effets directs se rapportent à la perte d'habitats (coupes et chemins

forestiers) et les effets indirects se rapportent à la qualité de la matrice, aux effets de lisière, aux baisses de fécondité et aux problèmes de dispersion et de colonisation des plantes. Ces effets sont la plupart du temps interreliés et dépendent de la configuration du paysage, de la taille des fragments et de l'aspect temporel de la destruction et de la régénération des habitats.

Dans un territoire sous aménagement forestier, la proportion du territoire occupée par les peuplements matures et surannés est diminuée. Ces habitats sont importants pour le maintien de la biodiversité, car ils renferment un cortège particulier d'espèces composé, entre autres, d'espèces qui ont besoin d'une longue période de temps pour recoloniser un site après une perturbation et qui ne se retrouvent pas dans la matrice. La perte d'habitats entraîne l'extinction locale des populations et peut ralentir, à l'échelle du paysage, la recolonisation des espèces associées aux vieilles forêts. Peu importe la configuration spatiale idéale que pourraient prendre les habitats dans un paysage forestier, si ce réservoir d'espèces est absent, l'objectif de maintien de la biodiversité risque de ne pas être atteint.

Certains attributs de structure exclusivement rencontrés dans les vieux peuplements, à moins d'être maintenus lors des interventions sylvicoles, seront pratiquement éliminés par l'aménagement équienne. Pour les lichens épiphytes, les vieux arbres et les vieux chicots sont des exemples d'attributs de structure importants pour la survie de certaines espèces (Lohmus et Lohmus, 2001; Boudreault et al., 2000). En fait, certaines espèces épiphytes sont associées à des substrats particuliers. C'est le cas notamment des peupliers qui comportent une flore particulière (Kuusinen, 1994; Boudreault et al., 2002). Ces arbres ne sont pas restreints aux forêts très anciennes, mais dans les vieilles forêts (>100 ans) on peut y retrouver des individus âgés qui auront pu accumuler un plus grand cortège d'espèces. En effet, les probabilités sont plus grandes que les espèces avec de plus faibles capacités de dispersion puissent y être observées, car elles auront eu plus de temps pour s'y disperser. De telles espèces peuvent être vulnérables à la fragmentation si la

proportion occupée par cette classe d'âge dans un paysage est diminuée ou si de vieux arbres ne sont pas maintenus dans la matrice forestière.

Ensuite, les coupes changent la composition des peuplements en régénération (matrice) et pourraient mener à une homogénéisation des communautés de plantes à l'échelle du paysage (Haeussler et Bergeron, 2004). En effet, le développement des communautés de plantes de sous-bois issues de feux et de coupes diverge dès le début de la succession (Nguyen-Xuan et al., 2000; Haeussler et Bergeron, 2004). De façon générale, les changements se font sentir surtout au niveau de l'abondance des espèces. Les impacts au niveau du sol sont généralement moins sévères après coupe qu'après feu, favorisant ainsi les communautés de plantes déjà présentes sur les sites (mousses pleurocarpes, plantes capables de régénération végétative) au détriment des espèces qui envahissent après feu (mousses pionnières, lichens et herbacées). Il n'est pas clair que cette divergence se maintiendra avec le temps, car peu d'études ont comparé de vieilles coupes et de vieux peuplements naturels. Même si la plupart des espèces associées aux vieilles forêts semblent tolérantes aux coupes forestières, d'autres semblent autant affectées par les coupes qu'elles le sont par le feu (e.g. plantes mycohétérotrophes et liliacées) et auraient ainsi besoin d'un délai pour recoloniser les coupes (Halpern et Spies, 1995; Nelson et Halpern, 2005). Selon Thysell et Carey (2000), les plantes mycohétérotrophes pourraient être absentes pendant plus de 40 ans des sites coupés ou brûlés et l'expansion rapide des espèces clonales suite aux coupes pourrait nuire à leur établissement. Au lac Duparquet, les coupes (6-8 ans) ont défavorisé les espèces associées aux vieilles forêts et favorisé les espèces rudérales (Haeussler et al., 2002); et 70 ans après des coupes à blanc, les sapinières anciennes du lac des Neiges dans les Laurentides se démarquaient encore des forêts de secondes venues (Despouts et al., 2002). De plus, dans certaines régions où le tapis de bryophytes est épais, les coupes peuvent entraîner une baisse de productivité (en raison d'une quantité insuffisante de matière organique éliminée) et mener au développement de forêts plus ouvertes ne

favorisant pas l'établissement et la croissance des espèces associées aux forêts plus fermées. Des différences prononcées entre la biomasse et la diversité des lichens épiphytes associées aux forêts naturelles et aménagées ont également été notées. Par exemple, une étude effectuée dans de vieilles coupes partielles en Suède a montré que les peuplements aménagés avaient 6 fois moins de lichens épiphytes que les vieux peuplements naturels (Esseen et al., 1996). Dettki et Esseen (2003) ont modélisé la biomasse en lichens épiphytes d'un paysage aménagé avec une rotation forestière de 110 ans et de 60 ans. Leurs résultats démontrent que le premier scénario permet seulement de maintenir une faible proportion de la biomasse épiphyte et que le deuxième fait chuter radicalement cette biomasse. Bref, certaines espèces associées aux vieilles forêts sont moins abondantes à l'échelle du paysage en raison de la perte d'habitats et elles sont incapables de se maintenir dans la matrice après les coupes (e.g. lichens épiphytes, plantes mycohétérotrophes).

Les forêts résiduelles laissées sur pied dans les aires de coupe sont de petite taille, de forme linéaire, isolées les unes des autres. Après quelques années d'isolement, ces forêts, déjà petites et renfermant de petites populations, sont souvent réduites davantage en raison des chablis qui surviennent à l'interface entre les coupes et les forêts (Esseen, 1994). En raison de ces caractéristiques, il y a de fortes chances que la viabilité de certaines populations de plantes et de lichens (diminution de la taille des populations et baisse de fécondité) soit, à court ou à long terme menacée, et que d'autres espèces soient favorisées. Dans un tel cas, les communautés ne seraient pas maintenues dans leur forme originale, ce qui pourrait modifier plusieurs processus écologiques. Comme des distances d'influence de 25 à 60 m ont déjà été observées dans de grands fragments résiduels en forêt boréale (Harper et Macdonald, 2002, Harper et al., 2004), on peut penser que les effets de lisière dans les habitats linéaires pourraient se faire sentir sur toute leur largeur. Pour les lichens épiphytes, les effets de lisière directs entraînant la chute des arbres constituent une perte nette d'habitats et des individus sont éliminés. La croissance accrue de certaines espèces

suite à l'augmentation de la pénétration de la lumière ne permet pas, à mon avis, de compenser les pertes encourues à l'échelle de la forêt par la chute des arbres, le bris de branches et la fragmentation des thalles. Les études réalisées sur certaines populations de plantes plutôt que sur les communautés de plantes pourraient nous renseigner sur les processus altérés et sur les stades de croissance particulièrement vulnérables aux effets de lisière (voir Jules et Ratchke, 1999; Tomimatsu et Ohara, 2004). L'étude des effets de lisière est compliquée en raison du nombre élevé de variables devant être contrôlées afin d'isoler les effets pouvant être directement associés à la création de la bordure (e.g. âge et structure de la forêts, âge de la bordure, orientation de la bordure, taille du fragment).

En dégradant les habitats résiduels, les effets de lisière peuvent aussi avoir des effets indirects sur la recolonisation des aires de coupe. Avec le temps, à mesure que les forêts coupées se régénèrent, les contrastes s'amenuisent et l'état des populations pourrait s'améliorer. Cependant, peu de temps après la récolte initiale dans les aires de coupe, les forêts laissées sur pied pourront, en théorie, être à leur tour récoltées. L'intervalle de temps entre la récolte principale des aires de coupe et des forêts résiduelles ne serait pas assez long pour permettre la recolonisation de la matrice par les espèces associées aux vieilles forêts, pour maintenir les échanges entre les différentes populations des forêts résiduelles et pour atténuer les effets de lisière à l'intérieur des forêts résiduelles. Par ailleurs, les chemins forestiers ne sont pas aussi dynamiques que les aires de coupe : certains fragmenteront le paysage de façon permanente, alors que d'autres le feront de façon plus ou moins temporaire (chemins d'hiver). Dans la plupart des cas, la recolonisation des chemins forestiers sera possible seulement s'ils sont abandonnés ou restaurés.

De nombreuses études sur les plantes de sous-bois et sur les lichens épiphytes ont démontré ou suggéré que les espèces en déclin ou vulnérables dans les paysages aménagés ont une mobilité réduite et elles seraient mal adaptées à de faibles niveaux de connectivité. Certains habitats pouvant être occupés par les espèces ne le

sont toujours pas, longtemps après leur création, et ce, même si des DLD peuvent survenir. Les plantes associées aux peuplements de fin de succession sont-elles restreintes par leur dispersion, dépendantes de conditions environnementales particulières ou dépendantes de la présence de microsites adéquats pour leur établissement? Les études d'introduction de graines ou de propagules de lichens indiquent que certaines espèces ont des restrictions au niveau de la dispersion, notamment *Linnaea borealis* (« avoider ») et d'autres espèces avec des fruits charnus capables de régénération végétative (Eriksson et Ehrlén, 1992), ainsi que certains *Lobaria* (Sillett et al., 2000; Hilmo et Sastad, 2001) et *Usnea longissima* (Keon et Muir, 2002). En forêt boréale, plusieurs plantes avec des fruits charnus pourraient être dispersées par les animaux sur de longues distances. Cependant, la fréquence de ces événements n'est pas connue et ces animaux sont eux aussi soumis aux effets de la fragmentation et pourraient percevoir la matrice comme une barrière à la dispersion. Les effets des chemins sur la dispersion des plantes par les vertébrés ne sont toutefois pas connus. Même si la plupart des plantes sont capables de persister longtemps en se dispersant localement grâce à la présence de banques de semences ou de banques d'organes végétatifs, elles seraient tout de même avantagées par l'arrivée de semences provenant de l'extérieur (Honnay et al., 2005). Les espèces qui ont besoin d'un délai pour coloniser à nouveau les sites dépendent de la présence d'habitats résiduels à proximité pour assurer la connectivité. La qualité de la matrice est donc déterminante pour le maintien de ces espèces à l'échelle du paysage.

La connectivité contribue à la persistance des espèces dans les aires de coupe, à la recolonisation des espèces dans les aires de coupe et aux échanges d'individus et de gènes entre les sous-populations d'une métapopulation (Lindenmayer et Franklin, 2002). Elle favorise également l'arrivée constante de propagules provenant des sites environnants (effet de sauvetage) augmentant ainsi la taille des populations (Johansson et Ehrlén, 2003). La connectivité à l'intérieur de la matrice pourrait être améliorée par la rétention d'arbres ou de groupes d'arbres

vivants qui imiteraient le rôle exercé par les vétérans après un feu (Niemelä, 1999). Les lichens présents sur ces arbres pourraient se disperser sur les arbres environnants (Hazell et Gustafsson, 1999; Sillet et Goslin, 1999) et l'ombre fournie par les arbres permettrait à quelques plantes de sous-bois de persister (Haeussler, 2004). Les résultats de Nelson et Halpern (2005) ont montré que la rétention par groupe d'arbres sur 1 ha permettait de conserver les plantes de sous-bois associées aux forêts fermées (plantes mycohétérotrophes et liliacées) qui disparaissaient ou déclinaient dans la matrice; cependant, à long terme, les effets de lisière pourraient diminuer la valeur écologique de ces refuges (Nelson et Halpern, 2005). La rétention d'arbres individuels autour des groupes d'arbres pourrait mitiger ces effets.

Dans les petites populations et les populations isolées, la fécondité des plantes de sous-bois peut diminuer en raison d'une mauvaise qualité de pollinisation ou en raison d'une diminution du nombre de pollinisateurs. Ces baisses de fécondité pourraient avoir des effets néfastes, à la fois sur la persistance des populations locales et sur le potentiel de dispersion des plantes. En forêt boréale, les plantes sont pour la plupart entomophiles et seraient donc affectées si les pratiques forestières avaient pour conséquence de modifier les communautés de pollinisateurs ou de modifier leurs comportements de pollinisation. Les effets des pratiques forestières sur les communautés d'insectes sont probablement mineurs comparés aux effets des pratiques agricoles (e.g. utilisation d'insecticides, culture des plantes maraîchère et introduction d'espèces). Cependant, des évidences suggèrent que les plantes de sous-bois dans les fragments pourraient, du moins à court terme, être moins visitées par les pollinisateurs que les plantes des coupes totales attenantes aux fragments (Carter, 2005).

Les conséquences génétiques de la réduction de la taille des populations et de l'isolement des populations n'ont pas été abordées directement dans ce travail (revu par Young et al., 1996), mais elles peuvent avoir un impact important, à long terme, sur le fitness et la survie des populations. Il semblerait que même les plantes

clonales persistantes pourraient décliner si les échanges géniques entre divers clones ne sont plus possibles (Honnay et Bossuyt, 2005; Worthen et Stiles, 1988). Enfin, d'autres interactions complexes non abordées dans ce travail peuvent également être altérées par la fragmentation (e.g. prédation de graines) et influencer la distribution des plantes et des lichens épiphytes.

Selon Tilman et al. (1994), les effets de la fragmentation peuvent être reportés (dette d'extinction) si les espèces avec les plus faibles capacités de dispersion sont aussi celles qui ont la plus grande persistance locale et qui vivent le plus longtemps. Les espèces initialement les plus abondantes dans un paysage peuvent aussi être les plus susceptibles à une éventuelle extinction (Tilman et al., 1994). Selon Lindborg et Eriksson (2004), une centaine d'années pourraient s'écouler avant que les effets de la fragmentation se fassent sentir sur les communautés de plantes; la connectivité passée entre les peuplements expliquerait la distribution actuelle de la diversité (van Ruremonde et Kalkhoven, 1991; Lindborg et Erikson, 2004; Berglund et Jonnson, 2005). Il faut donc s'assurer de maintenir la connectivité entre les peuplements de la forêt boréale, par précaution, même si à première vue les espèces semblent communes, abondantes et non menacées par les pratiques forestières.

7. QUELLES ESPECES SONT LES PLUS VULNÉRABLES À LA FRAGMENTATION?

La fragmentation n'influencera pas négativement toutes les espèces, elle en favorisera même certaines. J'ai établi une classification de « vulnérabilité » pour chacun des aspects de la fragmentation abordés dans ce travail et j'ai fourni quelques exemples dans chacune des catégories (Tableau 2).

Fécondité et succès de reproduction

1) Les plantes autoincompatibles seraient plus vulnérables que les espèces autocompatibles. Certaines plantes autocompatibles ne sont toutefois pas capables d'autopollinisation, elles dépendent donc des insectes elles aussi.

Dispersion et colonisation

1) *Mode de dispersion (plantes de sous-bois)* - Tous les types de graines ont des probabilités occasionnelles de DLD. Par contre, les probabilités sont probablement plus élevées pour les espèces avec de petites graines, associées au milieu ouvert, d'être transportées par des tempêtes et pour les espèces avec des fruits charnus d'être transportées par des animaux. Comme ces événements sont vraisemblablement rares et que les effets de la fragmentation sur leur efficacité ne sont pas connus, le mode de dispersion traditionnel sera retenu comme indicateur de dispersion. Les anémochores ont été séparées en deux groupes, selon leur préférence d'habitat. Celles associées aux forêts fermées se dispersent moins bien que celles de milieu ouvert. Les distances de dispersion des anémochores de milieu ouvert > endozoochores et épizoochores > anémochores de milieu fermé > myrmécochores.

2) *Mode de dispersion (lichens)* – Les distances de dispersion par spores > sorédies > isidies > fragments. Tous les lichens ont des probabilités occasionnelles de DLD, soit par le vent ou par des animaux. Elles sont plus élevées chez les espèces qui se dispersent principalement de façon sexuée par spores. Les modes de dispersion traditionnels sont retenus pour les mêmes raisons évoquées ci-dessus.

3) *Dispersion après feu : classification de Rowe (1983)*- Les espèces avec des banques de semences et des banques d'organes végétatifs sont moins vulnérables à la fragmentation, car elles se retrouvent directement sur le site. Les espèces qui envahissent les sites en provenance de l'extérieur, avec de petites graines dispersées

par le vent, ne sont pas très vulnérables à la fragmentation. Celles qui proviennent de l'extérieur et qui ont un délai de colonisation sont plus vulnérables à la fragmentation.

Effets de lisière

1) *Degré de tolérance à l'ombre et aux perturbations : classification de Haeussler (2004)* – Le degré de vulnérabilité aux effets de lisière pourrait refléter le degré de tolérance à l'ombre et aux perturbations. Les espèces intolérantes à l'ombre et tolérantes aux perturbations seraient les moins vulnérables.

2) *Vulnérabilité à la fragmentation par le vent (lichens épiphytes)* – Les formes de croissance des lichens pourraient influencer leur vulnérabilité à la fragmentation par le vent : vulnérabilité des lichens crustacés < petits lichens foliacés < lichens fruticuleux non pendants < gros lichens foliacés < lichens fruticuleux pendants.

3) *Vulnérabilité aux augmentations d'intensité lumineuse (lichens épiphytes)* – Des effets néfastes de l'augmentation de l'intensité lumineuse ont été rapportés pour les cyanolichens. Pour les autres types de lichens, les effets de l'augmentation de l'intensité lumineuse sur la croissance semblent plutôt positifs, du moins à court terme.

Perte d'habitats

1) *Espèces spécialistes vs espèces généralistes* – Certaines espèces associées à un couvert forestier, à un stade forestier, à des arbres ou à des attributs de structure particuliers ont de plus fortes probabilités d'être touchées par la fragmentation, si ces types d'habitat diminuent dans les paysages aménagés :

- i. Pour les lichens épiphytes : 1) espèces associées aux gros peupliers; 2) espèces associées aux chicots; 3) espèces associées aux forêts matures et surannées.

Tableau 2. Indicateurs de vulnérabilité à la fragmentation pour les aspects de la fragmentation abordés dans ce travail : baisse de fécondité et du succès de reproduction, problèmes de dispersion, effets de lisière et perte d'habitats.

Augmentation de la vulnérabilité à la fragmentation

FÉCONDITÉ		DISPERSION		
MODE DE REPRODUCTION		Plantes de sous-bois	Lichens	Plantes de sous-bois
Autocompatibles <i>Pyrola secunda</i>	<i>Vaccinium myrtilloides</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Anémochores de milieu ouvert	Spores <i>Physcia aipolia</i>	« Evaders » <i>Corydalis sempervirens</i> <i>Geranium bicknellii</i>
		<i>Calamagrostis canadensis</i> <i>Deschampsia flexuosa</i> <i>Epilobium angustifolium</i>	<i>Lecanora</i> spp. <i>Tuckermannopsis americana</i>	<i>Viburnum</i> spp. <i>Ribes</i> spp. <i>Comandra livida</i>
		Endozoochores et épizoochores	Sorédies <i>Evernia masomorpha</i> <i>Lobaria pulmonaria</i> <i>Hypogymnia physodes</i>	« Invaders » <i>Calamagrostis canadensis</i> <i>Epilobium angustifolium</i>
Partiellement autocompatibles <i>Clintonia borealis</i> <i>Oxalis montana</i> <i>Linnaea borealis</i>	<i>Viola</i> spp.	Anémochores de milieu fermé <i>Corallorhiza trifida</i> <i>Listera cordata</i> <i>Pyrola</i> spp. <i>Monotropa unifolia</i> <i>Goodyera</i> spp.	Isidies <i>Usnea filipendula</i> <i>Usnea hirta</i> <i>Bryoria furcellata</i>	
Autoincompatibles <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Chimaphila umbellata</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Trientalis borealis</i> <i>Lobaria pulmonaria</i>	Autocompatibles-incapables d'autopollinisation <i>Goodyera repens</i> <i>Goodyera tessalata</i> <i>Cypripedium acaule</i> <i>Listera cordata</i>	Myrmécochores <i>Trillium cernuum</i> <i>Viola</i> spp.	Fragments de thalle <i>Bryoria nadvornikiana</i> <i>Usnea longissima</i> <i>Alectoria sarmentosa</i>	« Avoiders » <i>Linnaea borealis</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Circaea alpina</i> <i>Goodyera repens</i> <i>Monotropa uniflora</i> <i>Coptis trifolia</i>

Tableau 2 (suite).

EFFETS DE LISIÈRE		
	Plantes de sous-bois	Lichens épiphytes
	TOLÉRANCE À L'OMBRE ET AUX PERTURBATIONS	FRAGMENTATION DES THALLES INTENSITÉS LUMINEUSES
Augmentation de la vulnérabilité aux effets de lisière ↓	Intolérantes à l'ombre-dépendantes des perturbations	Lichens crustacés
	<i>Aster puniceus</i>	<i>Mycoblastus</i> spp.
	<i>Prenanthes</i> spp.	<i>Lecanora</i> spp.
	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Ochrolechia pseudopallescens</i>
	<i>Geum macrophyllum</i>	<i>Japewia tornuensis</i>
	<i>Solidago rugosa</i>	
	±Intolérantes à l'ombre-dépendantes des perturbations	Petits lichens foliacés
	<i>Ribes glandulosum</i>	<i>Hypogymnia physodes</i>
	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Parmelia sulcata</i>
	<i>Corydalis sempervirens</i>	<i>Parmeliopsis ambigua</i>
	<i>Geranium bicknellii</i>	<i>Parmeliopsis hyperopta</i>
	Modérément tolérantes à l'ombre à tolérantes à l'ombre-aimant les perturbations	<i>Vulpicida pinastri</i>
	<i>Petasites palmatus</i>	
	<i>Rosa acicularis</i>	Lichens fruticuleux non pendants
	<i>Rubus pubescens</i>	<i>Evernia mesomorpha</i>
	<i>Aster macrophyllus</i>	<i>Bryoria furcellata</i>
Modérément tolérantes à l'ombre-tolérantes aux perturbations	<i>Usnea hirta</i>	
<i>Vaccinium angustifolium</i>	<i>Usnea subfloridana</i>	
<i>Cornus canadensis</i>		
<i>Clintonia borealis</i>	Gros lichens foliacés	
<i>Trientalis borealis</i>	<i>Lobaria pulmonaria</i>	
<i>Mitella nuda</i>	<i>Lobaria scrobiculata</i>	
<i>Maianthemum canadense</i>		
Tolérantes à l'ombre-sensibles aux perturbations		
<i>Coptis trifolia</i>	Cyanolichens	
<i>Gaultheria procumbens</i>	<i>Collema subflaccidum</i>	
<i>Linnaea borealis</i>	<i>Collema furfuraceum</i>	
<i>Circaea alpina</i>	<i>Leptogium cyanescens</i>	
<i>Oxalis montana</i>	<i>Leptogium saturninum</i>	
<i>Trillium cernuum</i>	<i>Lobaria scrobiculata</i>	
Fortement tolérantes à l'ombre-intolérantes aux perturbations	<i>Lobaria pulmonaria</i>	
<i>Goodyera repens</i>	Lichens fruticuleux pendants	
<i>Monoeses uniflora</i>	<i>Usnea longissima</i>	
<i>Monotropa uniflora</i>	<i>Usnea filipendula</i>	
<i>Pyrola minor</i>	<i>Bryoria nadvornikiana</i>	
<i>Corallorhiza trifida</i>	<i>Bryoria trichodes</i>	
<i>Chimaphila umbellata</i>	<i>Bryoria fuscescens</i>	
	<i>Bryoria lanestris</i>	
	<i>Bryoria capillaris</i>	
	<i>Nephroma helveticum</i>	

Tableau 2. (suite et fin).

PERTE D'HABITATS					
Lichens épiphytes			Plantes de sous-bois		
↑ Augmentation de la vulnérabilité à la fragmentation ↓	ESPÈCES GÉNÉRALISTES <i>Hypogymnia physodes</i> <i>Parmeliopsis ambigua</i> <i>Parmeliopsis hyperopta</i> <i>Vulpicida pinastri</i> <i>Evernia mesomorpha</i> <i>Bryoria furcellata</i>			ESPÈCES GÉNÉRALISTES <i>Clintonia borealis</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Vaccinium myrtilloides</i> <i>Ledum groenlandicum</i>	
	ESPÈCES SPÉCIALISTES Peupliers <i>Lobaria pulmonaria</i> <i>Lobaria scrobiculata</i> <i>Collema furfuraceum</i> <i>Collema subflaccidum</i> <i>Melanellia subaurifera</i> <i>Peltigera</i> spp. <i>Leptogium saturninum</i>	Chicots groupe des Caliciales	Forêts matures et surannées groupe des Caliciales <i>Usnea longissima</i> <i>Bryoria nadvornikiana</i> <i>Lobaria pulmonaria</i> <i>Collema subflaccidum</i> <i>Alectoria sarmentosa</i>	ESPÈCES SPÉCIALISTES Forêts matures et surannées <i>Coptis trifolia</i> <i>Gaultheria procumbens</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Circaea alpina</i> <i>Oxalis montana</i> <i>Trillium cernuum</i> <i>Dryopteris phegopteris</i> <i>Goodyera repens</i> <i>Monoeses uniflora</i> <i>Monotropa uniflora</i> <i>Pyrola minor</i> <i>Corallorhiza trifida</i>	Type de couvert Pinède grise <i>Oxalis montana</i> <i>Gaultheria hispidula</i> <i>Coptis trifolia</i> Peupleraies <i>Corylus cornuta</i> <i>Galium triflorum</i> <i>Trillium cernuum</i>

- ii. Pour les plantes vasculaires : 1) espèces associées aux forêts matures et surannées (espèces tolérantes à l'ombre et sensibles aux perturbations et espèces fortement tolérantes à l'ombre et intolérantes aux perturbations (Haeussler 2004); 2) espèces associées à un couvert particulier (exemple du lac Duparquet; Légaré et al. 2001).

À partir de ces indicateurs, il ressort que les espèces de fin de succession, plus particulièrement les plantes de sous-bois mycohétérotrophes, les lichens alectorioides et les cyanolichens, semblent particulièrement vulnérables à la fragmentation. Le groupe des mycohétérotrophes est composé d'espèces qui, durant une partie (*Chimaphila*, *Goodyera*, *Listera*, *Monoeses uniflora* et certaines *Pyrola*) ou la totalité de leur cycle de vie (*Corallorhiza*, *Monotropa*), sont liées aux arbres avoisinants en partageant leurs mycorhizes (Leake, 1994). Ces espèces n'ont pas d'adaptations particulières pour survivre aux feux et se retrouvent donc associées aux forêts matures et surannées. Elles sont communes et circumpolaires, mais rarement abondantes dans un site, et tolèrent peu ou pas la lumière directe (Haeussler et al., 2002; Nelson et Halpern, 2005). Parce qu'elles ont besoin d'habitats particuliers et qu'elles ont possiblement des capacités de dispersion et de régénération limitées, elles seraient sensibles aux perturbations (Haeussler et al., 2002). Malgré la production de minuscules graines, il n'est pas clair que leur dispersion soit réellement efficace en forêt fermée (Leake, 1994). En plus, elles pourraient ne pas survivre dans les coupes parce que les mycorhizes dont elles dépendent sont affectés par les coupes forestières (Luoma et al., 2004; Nelson et Halpern, 2005). Certaines espèces d'orchidées faisant partie de ce groupe sont incapables d'autopollinisation en raison de la morphologie de leurs fleurs ce qui les rend plus vulnérables à des problèmes de pollinisation. Les plantes de sous-bois de fin de succession, sensibles et intolérantes aux perturbations, sont de façon générale susceptibles à la fragmentation en raison de leur délai de colonisation et parce que les effets de lisière peuvent modifier leurs habitats (e.g. orchidées, mycohétérotrophes, *Linnaea borealis*, *Coptis trifolia*). Il est probable que

Trillum cernuum, comme la plupart des autres trilles, soit dispersée par des fourmis. Elle était fortement associée aux peupleraies dans le sud de la forêt boréale (Légaré et al., 2001) et elle est sensible aux perturbations; elle devrait donc être surveillée. Puisque les gros peupliers et les chicots se retrouvent dans les peuplements de fin de succession, les espèces associées à ces attributs (plusieurs cyanolichens et Caliciales) se retrouvent aussi dans les forêts de fin de succession. En raison de leur continuité, les forêts de fin de succession sont importantes pour les espèces avec de faibles capacités de dispersion, particulièrement les espèces qui se dispersent à l'aide de fragments de thalles (e.g. *Usnea longissima* et *Alectoria sarmentosa*). Les cyanolichens (e.g. *Lobaria* et *Collema*) et les lichens fruticuleux pendants (e.g. *Usnea longissima* et *Alectoria sarmentosa*) sont particulièrement sensibles aux effets de lisière et sont plus fréquents et abondants dans les forêts de fin de succession.

8. CONCLUSION ET RECOMMANDATIONS

La fragmentation des paysages peut menacer la persistance locale des plantes en réduisant leur succès de reproduction, en diminuant les événements de colonisation, en éliminant des habitats et en les soumettant à des effets de lisière. En isolant les peuplements, la fragmentation peut aussi avoir des effets au niveau du paysage sur la colonisation des habitats et sur les échanges de propagules et de grains de pollen entre les populations. Les effets de la fragmentation sur les plantes et les lichens épiphytes en forêt boréale sont peu documentés et des études devraient être entreprises pour combler cette lacune. Les connaissances que nous avons se limitent aux effets de lisière sur les plantes à l'échelle du peuplement, il faudrait mieux comprendre les effets de la disposition spatiale des habitats à l'échelle du paysage sur ces organismes de même que l'influence du temps sur le rétablissement des populations.

Les événements de dispersion des plantes sont difficiles à quantifier. L'utilisation de la génétique pour évaluer la différenciation génétique entre les populations et estimer les échanges géniques semble être une voie prometteuse pour étudier la dispersion (Ouborg et al., 1999; Cain et al., 2000). Des suivis de populations à long terme sur le terrain sont aussi nécessaires pour mieux comprendre l'évolution des populations dans les paysages fragmentés. Comme la matrice forestière est dynamique, les habitats de la matrice deviendront de plus en plus favorables à l'établissement d'un grand nombre d'espèces et les contrastes existants entre les divers fragments s'atténueront avec le temps. Il s'avère donc important d'avoir une bonne compréhension des patrons successionnels de la végétation à l'intérieur des îlots résiduels et à l'intérieur de la matrice afin de prédire les effets à long terme de la fragmentation (Jules et Shahani, 2003). Le maintien d'habitats résiduels en tout temps, imitant les zones peu ou légèrement brûlées à l'intérieur d'un feu, est néanmoins essentiel pour maintenir les échanges entre les populations et pour ensemercer les jeunes peuplements. Des études expérimentales d'introduction de diaspores de plantes de sous-bois ou de lichens seraient une façon d'identifier les espèces dont le potentiel de dispersion est restreint et, par conséquent, plus vulnérables à l'isolement des forêts. Si ce sont des restrictions au niveau de la dispersion qui expliquent leur absence des vieilles forêts et non des conditions particulières propres à ces forêts, des mesures pourraient être entreprises afin de disperser artificiellement les espèces et ainsi augmenter la taille des populations. De telles mesures ont déjà été implantées pour restaurer des populations de lichens en Suède (Lidén et al., 2004).

Il est possible que les effets de la fragmentation ne soient pas encore perceptibles dans nos forêts. En effet, au Québec, la fragmentation forestière est un phénomène relativement récent. C'est peut-être pour cette raison qu'aucune espèce de plante boréale n'est considérée rare au Canada alors que plusieurs le sont en Fénoscandinavie, surtout des invasives (Haeussler et al., 2002). Des raisons

biogéographiques ou une mauvaise connaissance de l'état des populations pourraient aussi expliquer cette différence entre les deux régions (Haeussler et al., 2002). En Fénoscandinavie, la distribution des plantes invasives est bien connue et les données historiques indiquent que certaines espèces étaient vraiment plus abondantes par le passé. Ces espèces ont décliné certainement en raison de la perte d'habitats, mais vraisemblablement aussi en raison de l'isolement des habitats et de leur faible potentiel de dispersion. C'est le cas notamment des lichens épiphytes *Usnea longissima* et *Lobaria pulmonaria*, deux espèces présentes au Québec, en forêt boréale. Puisque ces espèces sont faciles à reconnaître sur le terrain et sont d'une taille respectable (contrairement à plusieurs autres), il serait facile de faire le relevé de ces espèces lors des inventaires provinciaux pour connaître l'état de leurs populations et suivre leur évolution dans le temps.

D'ici à ce que les effets de la fragmentation soient mieux connus, il faut d'ores et déjà protéger de vastes étendues de forêts vierges et aménager dès maintenant la matrice forestière de façon écosystémique pour protéger les populations et favoriser la recolonisation des forêts en régénération. Un aménagement écosystémique s'inspire des perturbations naturelles pour recréer une mosaïque forestière semblable à celle qui caractérise le milieu naturel (Attiwill, 1994; Bergeron et al., 1999; Bergeron et al., 2002). Par cette approche, il serait possible de minimiser les impacts des pratiques forestières sur la biodiversité. Les pratiques forestières actuelles ne permettent pas de maintenir l'ensemble de la composition et de la structure des peuplements dans le paysage (Gauthier et al., 1996; Bergeron et al., 2001; Harper et al., 2002). Pourtant, cette variabilité d'habitats constitue l'essence même de la biodiversité en forêt boréale (Franklin, 1993). Diverses méthodes ont été proposées afin de maintenir cette diversité (Angelstam, 1998; Bergeron et al., 1999; Burton et al., 1999; Gauthier et al., 2004). Par exemple, pour aménager de façon écosystémique les peuplements de la pessière noire à mousse de la ceinture d'argile du Québec en Abitibi, en ne modifiant que légèrement

la possibilité forestière, Bergeron et al. (1999) ont proposé de diversifier les pratiques sylvicoles à l'échelle du paysage. Ainsi, des coupes totales pourraient recréer les peuplements équiennes issus de feux, alors que les coupes partielles permettraient de maintenir ou de recréer les caractéristiques structurales propres aux peuplements surannés. La disposition spatiale des différentes classes d'âge au sein d'un paysage doit être prédite avec des modèles spatialement explicites (Gauthier et al., 1996).

Même si ces nouvelles approches permettaient de recréer les distributions de classes d'âge associées aux perturbations naturelles, les effets des feux et des coupes sur la végétation ne sont toutefois pas identiques, notamment au niveau des perturbations imposées au sol (Johnson et al., 1998). Dans ce sens, il est important de préserver plusieurs grands massifs de forêts vierges (Franklin et Forman, 1987; Öhman et Eriksson, 1998) qui seraient séparés par la matrice forestière aménagée de façon écosystémique (Kneeshaw et Gauthier, 2003). Selon Kneeshaw et Gauthier (2003), ces grandes réserves doivent inclure tous les stades de développement et doivent être assez grandes pour permettre aux perturbations naturelles d'opérer. Ces grandes réserves permettront de préserver les espèces de zone intérieure des forêts (Öhman et Eriksson, 1998). À l'extérieur des zones préservées, les interventions doivent mimer les grands feux de même que la variabilité au niveau de l'intensité des feux naturellement observée. L'agglomération des coupes, en plus de se rapprocher le plus de ce qui est naturellement observé, a l'avantage de minimiser la fragmentation du paysage (Franklin et Forman, 1987; Gustafson, 1996), de diminuer la densité de chemins et de réduire les coûts d'exploitation (Franklin et Forman, 1987). Les chemins temporaires et la restauration des chemins par des plantations pourraient également diminuer les impacts du réseau routier sur la fragmentation.

À l'intérieur de la matrice, certaines mesures pourraient être prises afin de diminuer les effets de lisière et augmenter la connectivité entre les habitats. Par exemple, des corridors, des petites parcelles de forêts, des groupes d'arbres ainsi que des attributs de structure particuliers devraient être maintenus sur une portion

significative du territoire pour maintenir les échanges des divers types de propagules et des grains de pollen entre les populations et fournir des habitats aux espèces de fin de succession. De plus, ces forêts résiduelles constitueraient une source de graines pour assurer la régénération des plantes dans les aires en régénération. À l'interface entre les coupes totales et les forêts protégées, des coupes partielles pourraient être effectuées sur une certaine largeur afin de diminuer les risques de chablis et de maximiser la zone intérieure de forêt. De même, pour éviter que les effets de lisière dans les petites zones de rétention au cœur des coupes réduisent les effets positifs associés à leur rétention, il serait souhaitable qu'une zone tampon constituée de quelques tiges laissées sur pied les entoure.

9. RÉFÉRENCES

- Ackerman, J.D. et M.R. Mesler. 1979. Pollination biology of *Listera cordata* (Orchicaceae). *American Journal of Botany* 66: 820-824.
- Agren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
- Aizen, M.A. et P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Andersson, E., C. Nilsson et E. Johansson. 2000. Plant dispersal in boreal rivers and its role to the diversity of riparian flora. *Journal of Biogeography* 27: 1095-1106.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Arditti, J., et Abdul Ghani, A.K. 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145: 367-421.
- Armstrong, R.A. 1987. Dispersal in a population of the lichen *Hypogymnia physodes*. *Environmental and Experimental Botany* 27: 357-363.
- Attiwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*. 63: 247-300.
- Bailey, R.H. 1976. Ecological aspects of dispersal and establishment in lichens. *In* lichenology: progress and problems. Academic Press, London, pp. 215-247.
- Barkman, J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, Pays Bas.
- Barrett, S.C.H. et K. Helenurm, K. 1987. The reproductive biology of boreal forest herbs. I. Breeding systems and pollination. *Canadian Journal of Botany* 65: 2036-2046.
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc et Gauthier, S. 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest- level considerations. *Forestry Chronicle* 75: 49-54.

- Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort et D. Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., A. Leduc, B.D. Harvey, S. Gauthier. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- Bergeron, Y. , S. Gauthier, M. Flannigan et V. Kafka. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in Northwestern Quebec. *Ecology* 85: 1916-1932.
- Bergeron, Y. 2004. Is regulated even-aged management the right strategy for the Canadian boreal forest? *Forestry Chronicle* 80: 458-462.
- Berglund, H. et B.G. Jonsson, 2005. Verifying an extinction debt among lichens and fungi in northern swedish boreal forest. *Conservation Biology* 19: 338-348.
- Bierzzychudek, P. 1982. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist* 90: 757-776.
- Bossuyt, B., M. Hermy et J. Deckers. 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* 87: 628-638.
- Bossuyt, B. et M. Hermy. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography* 24: 225-238.
- Boudreault, C., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2000. Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Québec, Canada. *The Bryologist* 103: 725-738.
- Boudreault, C., Y. Bergeron, S. Gauthier et P. Drapeau. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1080-1093.
- Brothers, T.S., et A. Spingarn. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6: 91-100.
- Brown, J. et A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effects of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Brunet, J. et G. von Oheimb. 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86: 429-438.

- Byers, D. L. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 82: 1000-1006.
- Cain, M.L., H. Damman et A. Muir. 1998. Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs* 68: 325-347.
- Cain, M.L., B.G. Milligan et A.E. Strand. 2000. Long distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1227.
- Cartar, R.V. 2005. Short-term effects of experimental boreal forest logging disturbance on bumble bees, bumble bee-pollinated flowers and the bee-flower match. *Biodiversity and Conservation* 14: 1895-1907.
- Chen, J., J.F. Franklin et T.A. Spies. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 5: 74-86.
- Cunningham, S.A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments cause low fruit set. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 267: 1149-1152.
- Cyr, D., Y. Bergeron, S. Gauthier et A. Larouche, A. C. 2005. Are the old-growth forests of the Clay Belt part of a fire-regulated mosaic ? *Canadian Journal of Forest Research* 35: 65-73.
- De Grandpré, L., Bergeron, Y., Nguyen, T., Boudreault, C., et Grondin, P. 2003. Composition and dynamics of the understory vegetation in the boreal forests of Quebec. Pages 238-261 in F.K. Gilliam et M.R. Roberts, éditeurs. *The herbaceous layer in forest of eastern North America*. Oxford University Press, Oxford, New York..
- Desponts, M., A. Desrochers, L. Bélanger et J. Huot. 2002. Structure des sapinières aménagées et anciennes du massif des Laurentides (Québec) et diversité des plantes vasculaires. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 2077-2093.
- Dettki, H. 1998. Dispersal of fragments of two pendulous lichens species. *Sauteria* 9: 123-132.
- Dettki, H., P. Klintberg et P.-A. Esseen. 2000. Are epiphytic lichens in young forests limited by local dispersal. *Écoscience* 7: 317-325.
- Dettki, H. et P.-A. Esseen. 2003. Modelling long-term effects of forest management on epiphytic lichens in northern Sweden. *Forest Ecology and Management* 175: 223-238.

- Dupré, C. et J. Ehrlén. 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90: 796-805.
- Dzwonko, Z. et S. Loster 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195-204.
- Eriksson, O. et J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Ehrlén, J. et O. Eriksson. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667-1674.
- Ehrlén, J. et O. Eriksson. 2003. Large-scale spatial dynamics of plants: a response to Freckleton et Watkinson. *Journal of Ecology* 91: 316-320.
- Esseen, P.-A., I. Ericson, H. Lindström et O. Zackrisson. 1981. Occurrence and ecology of *Usnea longissima* in central Sweden. *Lichenologist* 13: 177-190
- Esseen, P.-A. 1985. Litter fall of epiphytic macrolichens in two old *Picea abies* forests in Sweden. *Canadian Journal of Botany* 63: 980-987.
- Esseen, P.-A. 1994. Tree mortality patterns after experimental fragmentation of an old-growth conifer forest. *Biological Conservation* 68: 19-28.
- Esseen, P.-A., K.-E. Renhorn et R.B. Pettersson. 1996. Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effects of branch quality. *Ecological Applications* 6: 228-238.
- Esseen, P.-A. et K.-E. Renhorn. 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology* 12: 1307-1312.
- Euskirchen, E.S., J. Chen. et R. Bi. 2001. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management* 148: 93-108.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Franklin, J.F. et F.T. Forman. 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1: 5-18.
- Gauslaa, Y. et Solhaug, K.A. 1996. Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands. *Functional Ecology* 10: 344-354.

- Gauslaa, Y., 1997. Population structure of the epiphytic lichen *Usnea longissima* in a boreal *Picea abies* forest. *Lichenologist*: 29: 455-469.
- Gauthier, S., A. Leduc et Y. Bergeron. 1996. Vegetation modelling under natural fire cycles: a tool to define natural mosaic diversity for forest management. *Environmental Monitoring and Assessment* 39: 417-434.
- Gauthier, S., T. Nguyen, Y. Bergeron, A. Leduc, P. Drapeau et P. Grondin. 2004. Pages 219-229 in A.H. Perera, L.J. Buse et M.G. Weber, éditeurs. *Developping forest management strategies based on fire regimes in Northwestern Quebec: concepts and applications*. Columbia University Press, New York.
- Gouvernement du Québec. 2005. *Règlement sur les normes d'intervention dans les Forêts du domaine de l'État*. Éditeur officiel du Québec, Québec.
- Goward, T. 2003. On the dispersal of hair lichens (*Bryoria*) in high-elevation oldgrowth conifer forests. *Canadian Field Naturalist* 117: 44-48.
- Grashof-Bokdam, C. 1997. Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science* 8 : 21-28.
- Greene, D.F.J. et E.A. Johnson .2000. Tree recruitment from burn edges. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1264-1274.
- Groom, M.J. 1998. Allee effects limit population viability of an annual plant. *American Naturalist* 151: 487-496.
- Groom, M.J. 2001. Consequences of subpopulation isolation for pollination, herbivory, and population growth in *Clarkia concinna concinna* (Onagraceae). *Biological Conservation* 100: 55-63.
- Gu, W.-D., M. Kuusinen, T. Konttinen et I. Hanski, I. 2001. Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography* 24: 139-150.
- Gustafson, E.J. 1996. Expanding the scale of forest management: allocating harvests in time and space. *Forest Ecology and Management* 87: 27-39.
- 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: 307-327.

- Haeussler, S. 2004. Une approche écosystémique pour le maintien de la biodiversité végétale des tremblaies de la forêt boréale mixte. Thèse de doctorat, Montréal, Université du Québec à Montréal.
- Haeussler, S. et Y. Bergeron. 2004. Range of variability in boreal aspen plant communities after wildfire and clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research*. 34: 274-288.
- Halpern, C.B. et T.A. Spies. 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications* 5: 913-934.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Hanski, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87: 209-219.
- Harper, K.A. et S.E. Macdonald. 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 535-546.
- Harper, K., C. Boudreault, L. DeGrandpré, P. Drapeau, S. Gauthier et Y. Bergeron, Y. 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the ClayBelt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews* 11: S79-S98.
- Harper, K.A., D. Lesieur, Y. Bergeron et P. Drapeau. 2004. Forest structure and composition at young fire and cut edged in black spruce boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 289-302.
- Harper, K.A., R. Macdonald, P.J. Burton, J. Chen, K.D. Brosofske, S.C. Saunders, E.S. Euskirchen, D. Roberts, M.S. Jaiteh et P.-A. Esseen. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768-782.
- Harris, L.D. 1984. The fragmented forest, island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. University of Chicago Press, Chicago.
- Hazell, P. et L. Gustafsson. 1999. Retention of trees at final harvest – evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. *Biological Conservation* 90: 133-142.
- Hedenas, H. et L. Ericson. 2000. Epiphytic macrolichens as conservation indicators : successional sequence in *Populus tremula* stands. *Biological Conservation* 93: 43-53.

- Hedenas, H., V.O. Bolyukh et B.G. Jonsson. 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *Journal of Vegetation Science* 14: 233-242.
- Hermy, M., O. Honnay, L. Firbank, C. Grashok-Bokdam et J.E. Lawesson, J. E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.
- Hickey, J.R., R.W. Flynn, S.W. Buskirk, K.G. Gerow et M.F. Willson. 1999. An evaluation of a mammalian predator, *Martes americana*, as a disperser of seeds. *Oikos* 87: 499-508.
- Higgins, S. I., S. Lavorel et E. Revilla. 2003. Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos* 101: 354-366.
- Hilmo, O. et S.M. Sastad. 2001. Colonization of old-forest lichens in a young and an old boreal *Picea abies* forest: an experimental approach. *Biological Conservation* 102: 251-259.
- Hilmo, O. et H. Holien. 2002. Epiphytic lichen response to the edge environment in a boreal *Picea abies* forest in central Norway. *The Bryologist* 105: 48-56.
- Honnay, O., K. Verheyen, J. Butaye, H. Jacquemyn, B. Bossuyt et M. Hermy. 2002a. Possibles effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* 5: 525-530.
- Honnay, O., K. Verheyen et M. Hermy. 2002b. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109-122.
- Honnay, O., H. Jacquemyn, B. Bossuyt et M. Hermy. 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166: 723-736.
- Honnay, O. et B. Bossuyt. 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction. *Oikos* 108: 427-432.
- Hunter, M.L. 1993. Natural fire regime as spatial models for managing boreal forests. *Biological Conservation* 65: 115-120.
- Jacquemy, H., R. Brys et M. Hermy. 2002. Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. *Oecologia* 130: 617-625.

- Jacquemyn, H., J. Butaye et M. Hermy. 2003. Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography* 26: 768-776.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359-366.
- Johansson, P. et J. Ehrlén. 2003. Influence of habitat quantity, quality and isolation on the distribution of two epiphytic lichens. *Journal of Ecology* 91: 213-221.
- Johnson, E.A., K. Miyanishi et J.M.H. Weir. 1998. Wildfires in the western Canadian boreal forest: landscape patterns and ecosystem management. *Journal of Vegetation Science* 9: 603-610.
- Johst, K., R. Brandl et S. Eber. 2002. Metapopulation persistence in dynamic landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos* 98: 263-270.
- Jules, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: *Trillium* in old-growth. *Ecology* 79: 1645-1656.
- Jules, E.S. et B.J. Rathcke. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology* 13: 784-793.
- Jules, E.S. et P. Shahani. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* 14: 459-464.
- Kafka, V., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2001. Fire impacts and crowning in the boreal forest: study of a large wildfire in western Quebec. *International Journal of Wildland Fire* 10: 119-127.
- Kalwij, J.M., H.H. Wagner et C. Scheidegger. 2005. Effects of stand-level disturbances on the spatial distribution of a lichen indicator. *Ecological Applications* 15: 2015-2024.
- Kearns, C.A. et D.W. Inouye. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *Bioscience* 47: 297-307.
- Kearns, C.A., D.W. Inouye et N.M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 29: 83-112.
- Keon, D.B. et P. Muir. 2002. Growth of *Usnea longissima* across a variety of habitats in the Oregon coast range. *The Bryologist* 105: 233-242.

- Kivisto, L. et M. Kuusinen. 2000. Edge effects on the epiphytic lichen flora of *Picea abies* in middle boreal Finland. *Lichenologist* 32: 387-398.
- Kolb, A. et M. Diekmann. 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology* 19: 929-938.
- Kneeshaw, D. et S. Gauthier. 2003. Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environmental Reviews* 11: S99-S114.
- Kruys, N. et B.G. Jonsson. 1997. Insular patterns of calicioid lichens in a boreal old-growth forest-wetland moosaic. *Ecography* 20: 605-613.
- Lamont, B.B. et P.G.L. Klinkhamer. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- Laurance, W.F., T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos et E.M. Bruna. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- Leake, J.R. 1994. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist* 127: 171-216
- Lefort, P., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2003. Influence of fire weather and land use on the fire activity of the Lake Abitibi area, eastern Canada. *Forest Science* 49: 509-521.
- Légaré, S., Y. Bergeron, A. Leduc et D. Paré. 2001. Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany* 79: 1019-1027.
- Lidén, M., M. Petterson, U. Bergsten et T. Lundmark. 2004. Artificial dispersal of endangered epiphytic lichens: a tool for conservation in boreal forest landscapes. *Biological Conservation* 118: 431-442.
- Lindborg, R. et O. Eriksson. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85: 1840-1845.
- Lindenmayer, D.B. et J.F. Franklin. 2002. *Conserving forest biodiversity: A comprehensive multiscaled approach*. Island Press, Washington, Covelo, London. 351p.
- Lindenmayer, D.B., R.B. Cunningham et C.F. Donnelly. 1997. Tree decline and collapse in Australian forests: Implications for arboreal marsupials. *Ecological Applications* 7 : 625-641.

- Lohmus, P. et A. Lohmus. 2001. Snags, and their lichen flora in old Estonian peatland forests. *Annales Botanici Fennici* 38: 265-280.
- Longàn, A., E. Gaya et A. Gomez-Bolea. 1999. Post-fire colonization of a mediterranean forest stand by epiphytic lichens. *Lichenologist* 31: 389-395.
- Luoma, D.L., J.L. Eberhart, R. Molina et M.P. Amaranthus. 2004. Response of ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecology and Management* 202: 337-354.
- MacArthur, R.H. et E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 203p.
- Macarua Lopèz, L. 2005. Structure et effets de lisière des habitats linéaires résiduels en pessière à mousses aménagée du Nord du Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal.
- Malcom, J.R. 1994. Edge effects in Central Amazonia forest fragments. *Ecology* 75: 2438-2445.
- Matlack, G.R. 1994a. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* 75: 1491-1502.
- Matlack, G.R. 1994b. Vegetation dynamics of the forest edge – trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82: 113-123.
- Matlack, G.R. et J. Monde. 2004. Consequences of low mobility in spatially and temporally heterogeneous ecosystems. *Journal of Ecology* 92: 1025-1035.
- Matlack, G.R. 2005. Slow plants in a fast forest: local dispersal as a predictor of species frequencies in a dynamic landscape. *Journal of Ecology* 93: 50-59.
- Meffe, G.K. et C.R. Carroll. 1994. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Mönkkönen, M. 1999. Managing nordic boreal forest landscapes for biodiversity: ecological and economic perspectives. *Biodiversity and Conservation* 8: 85-99.
- Morgan, J.W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology* 13: 266-273.
- Murphy, H.T. et J. Lovett-Doust. 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos* 105: 3-14.

- Mustäjarvi, K., P. Siikamäki, S. Rytönen et A. Lammi. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89:80-87.
- Nathan, R. et H.C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-284.
- Nekola, J.C. et P.S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867-878.
- Nelson, C.R. et C.B. Halpern,. 2005. Edge-related responses of understory plants to aggregated retention harvest in the Pacific Northwest. *Ecological Applications* 15: 196-209.
- Nguyen-Xuan, T., Y. Bergeron, D. Simard, J. Fyles et D. Paré. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early patterns of the boreal forest of western and central Quebec : a wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1353-1364.
- Niemälä, J. 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115: 127-134.
- Öckinger, E., M. Niklasson et S.G. Nilsson. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? *Biodiversity and Conservation* 14: 759-773.
- Öhman, K. et L.O. Eriksson, 1998. The core area concept in forming contiguous areas for long-term forest planning. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1032-1039.
- Ouborg, N.J., Y. Piquot, et J.M. Van Groenendael. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* 87: 551-568.
- Ozinga, W.A., R.M. Bekker, J.H.J. Schaminée et J.M. van Groenendael. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology* 92: 767-777.
- Pakeman, R.J. 2001. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography* 28 : 795-800.
- Payette, s. 1992. Fire as controlling process in the North American boreal forest. Pages 144-169 in H.H. Shugart, R. Leemans et G.B. Bonan, éditeurs. A system analysis of the boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge..

- 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.
- Piessens, K., O. Honnay et M. Hermy. 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heatland species. *Biological Conservation* 122: 61-69.
- Ratel, C. 1996. Composition de la banque de semences le long d'un gradient de succession au sud-ouest de la forêt boréale québécoise. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Montréal.
- Reader, R.J. 1975. Competitive relationships of some bog ericads for major insects pollinators. *Canadian Journal of Botany* 53: 1300-1305.
- Renhorn, K.-E., P.-A. Esseen, K. Palmquist et B. Sundberg. 1997. Growth and vitality of epiphytic lichens. I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient. *Oecologia* 109: 1-9.
- Rheault, H., P. Drapeau, Y. Bergeron et P.-A. Esseen. 2003. Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 23-32.
- Rose, F. 1988. Phytogeographical and ecological aspects of Lobarion communities in Europe. *Bot. J. Linn. Soc.* 96: 69-79.
- Rowe, J.S. 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. Pages 134-154 *in* R.W. Wein et D.A. MacLean, éditeurs. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. John Wiley & Sons Ltd, New York.
- Ruel, J.-C., D. Pin et K. Cooper. 2001. Windthrow in riparian buffer strips : effect of topography, strip width and thinning. *Forest Ecology and Management* 143: 105-113.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs et C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Schimmel, J. et A. Granström. 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77: 1436-1450.
- Sharnoff, S. et R. Rosentreter. 1998. Lichen use by wildlife in North America. <http://www.lichen.com/animals.html>
- Sih, A. et M.-S Baltus. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.

- Sillett, S.C. 1994. Growth rates of two epiphytic cyanolichen species at the edge and in the interior of a 700-year-old Douglas-fir forest canopies. *The Bryologist* 97: 321-324.
- Sillett, S.C., B. McCune, J.E. Peck, T.R. Rambo et A. Ruchty, A. 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent old-growth forests. *Ecological Applications* 10: 789-799.
- Sillett, S.C. et M.N. Goslin. 1999. Distribution of epiphytic macrolichens in relation to remnant Trends in Ecology and Evolutions in a multiple-age Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1204-1215.
- Simberloff, D. 2001. Management of boreal forest biodiversity – A view from the outside. *Scandinavian Journal of Forest Research* S3: 105-118.
- Snäll, T., J. Pennanen, L. Kivistö et I. Hanski. 2005. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape. *Oikos* 109: 209-222.
- Steffan-Dewenter, I. et T. Tscharntke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 12: 432-440.
- Stevenson, S.K. 1985. Enhancing the establishment and growth of arboreal forage lichens in intensively managed forests: problem analysis. Reserach, Ministries of Environment and Forests. IWIFR-26. Victoria, B.C.
- Stevenson, S.K. 1988. Dispersal and colonisation of arboreal forage lichens in young forests. Research, B.C. Ministry of Environment and B.C. Ministry of forests. IWIFR-38. Victoria, B.C.
- Tewksbury, J.J., D.J. Levey, N.M. Haddad, S. Sargent, J.L. Orrock, A. Weldon, B.J. Danielson, J. Brinkerhoff, E.I. Damschen et P. Townsend. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 99: 12923-12926.
- Thysell, D.R. et A.B. Carey. 2000. Effects of forest management on understory and overstory vegetation: a retrospective study. Pacific Northwest Research Station General Technical Report PNW-GTR-488. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, 41p.
- Tilman, D., R.M. May, C.L. Lehman et M.A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- Tomimatsu, H. et M. Ohara. 2002. Effects of fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conservation Biology* 16: 1277-1285.

- Tomimatsu, H. et M. Ohara. 2004. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation* 117: 509-519.
- Trakhtenbrot, A., R. Nathan, G. Perry et D.M. Richardson. 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11: 173-181.
- Trombulack, S.C. et C.A. Frissell. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14: 18-30.
- Turnbull, L.A., M.J. Crawley et M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238.
- Turner, M.G. et W.H. Romme. 1994. Landscape dynamics in crown fire ecosystems. *Landscape Ecology* 9: 59-77.
- Vander Wall, S.B., K.M. Kuhn et J.R. Gworek. 2005. Two-phase seed dispersal: linking the effects of frugivorous birds and seed-caching rodents. *Oecologia* 145: 282-287.
- van Rossum, F., G. Echehgadda et I. Szabadi. 2002. Commonness and long-term survival in fragmented habitats: *Primula elatior* as a study case. *Conservation Biology* 16: 1286-1295.
- van Ruremonde, R.H.A.C. et J.T.R. Kalkhoven. 1991. Effects of woodlot isolation on the dispersion of plants with fleshy fruits. *Journal of Vegetation Science* 2: 377-384.
- Velland, M. 2003. Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forest regrow. *Ecology* 84: 1158-1164.
- Velland, M., J.A. Myers, S. Gardescu et P.L. Marks. 2003. Dispersal of *Trillium* seeds by deer : implications for long-distance migration. *Ecology* 84: 1067-1072.
- Verheyen, K., G.R. Guntenspergen, B. Biesbrouck et M. Hermy. 2003a. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology* 91: 731-742.
- Verheyen, K., O. Honnay, G. Motzkin, M. Hermy et D. Foster. 2003b. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91: 563-577.
- Verheyen, K., Velland, M., van Calster, H., Peterken, G., et Hermy, M. 2004. Metapopulation dynamics in changing landscapes: a new spatially realistic model for forest plants. *Ecology* 85: 3302-3312.

- Wang, G.G. et K.J. Kembell. 2005. Effects of fire on early development of understory vegetation. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 254-262.
- Watkins, R.Z., J. Chen, J. Pickens et K.D Brosofske. 2003. Effects of forest roads on undersory plants in a managed hardwood landscape. *Conservation Biology* 17: 411-419.
- Whigham, D.F. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 583-621.
- Wilcock, C.C. et S.B. Jennings. 1999. Partner limitation and restoration of sexual reproduction in the clonal dwarf shrub *Linnaea borealis* L. (Caprifoliaceae). *Protoplasma* 208: 76-86.
- Willson, M.F. 1993. Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos* 67: 159-176.
- Willson, M. et A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal. Pages 85-110 in M. Fenner, éditeur. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, UK.
- Wolf, A.T. et S.P. Harrison. 2001. Effects of habitat size and patch isolation on reproductive success of the serpentine morning glory. *Conservation Biology* 15: 111-121.
- Worthing, W.B. et E.W. Stiles. 1988. Pollen-limited fruit set in isolated patches of *Maianthemum canadense* Desf. In New Jersey. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 115: 299-305.
- Young, A., T. Boyle et T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.
- Zoller, S., F. Lutzoni, F. C. et Scheideger, C. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Molecular Ecology* 8: 2049-2059.