

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

L'INFLUENCE DE LA COMBINAISON DE DEUX TYPES DE PERTURBATIONS  
NATURELLES (FEU ET TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE) SUR LA  
DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS DE SOUS-BOIS DANS LE SUD DE LA  
FORÊT BORÉALE

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

LOUIS DE GRANDPRÉ

AVRIL 1997

à mon père,

## Remerciements

Passer cinq ans de sa vie au même endroit, que ce soit pour faire sa thèse de doctorat ou servir des patates frites au Roi de la patate, implique qu'on croise plusieurs personnes. Des personnes qui pendant toute cette période on apprend à connaître, à aimer, à haïr, à ignorer ou côtoyer. J'ai comme tout le monde passé à travers cette période en vivant plusieurs de ces émotions. Faire un doctorat nous amène aussi à traverser d'autres types d'émotions qui n'ont rien à voir avec les gens car, elles sont étroitement liées à la thèse. La joie de découvrir, la curiosité, le surpassement, la satisfaction d'être apprécié, la nervosité, l'incompréhension face au refus, la frustration face au refus, la frustration face à l'avenir, la peur quand tu te compare à autrui. Finalement quand la fin approche tu retrouves de l'énergie et puis tu te dis "ben dans l'fond c'était pas si pire". Donc passer cinq ans de sa vie au même endroit pour finalement en sortir vivant et confiant face à l'avenir, cela n'arrive pas tout seul. Si j'avais pas eu plein de gens autour de moi (pas toujours les mêmes) j'aurais peut être pris 10 ans pour finir ma thèse.

J'aimerais tout d'abord remercier Daniel Gagnon, mon directeur de thèse. Daniel m'a toujours encouragé dans ma recherche et était souvent plus optimiste que je l'étais face à mes idées et ma recherche. Je tiens aussi à remercier Yves Bergeron qui par son support m'a permis de poursuivre des études supérieures. Yves a aussi toujours été disponible pour me conseiller et m'encourager dans mes travaux.

J'ai eu la chance pendant la durée de mon doctorat de connaître des gens qui ont eu une influence marquante et enrichissante, tant sur ma vie professionnelle que personnelle. De ces gens je garderai toujours d'inoubliables souvenirs. Avec le support

émotif et intellectuel de Naomi Cappuccino j'ai franchi des barrières bien plus hautes que je ne l'aurais fait seul. Avec l'amitié, l'intégrité et la stimulation intellectuelle de David Hilbert, j'ai démystifié la modélisation et j'ai acquis davantage de confiance. Avec l'amitié, l'honnêteté et la détermination de Jacques Tardif, j'ai appris à faire face à moi-même. Avec l'amitié, la générosité et le sens de l'écoute de Martin Trudeau, j'ai rapidement passé au travers de bien des problèmes.

Malheureusement je ne peux pas continuer ainsi avec tout le monde car ça pourrait devenir aussi long que ma thèse. Je tiens par contre à souligner le support de très bons amis dont particulièrement France Conciatori, Jean-François Dubuc, Denis Lavertu, Carole-Lyne Ratel, Don Clark, Jocelyn Brabant, Yong Ban et biens des gens au GREF. Je voudrais aussi remercier les gens qui m'ont aidé sur le terrain, soient: Carole-Lyne, Brigitte, Daniel et Julie. Finalement, je tiens à souligner l'appui de ma famille, tout particulièrement ma mère et ma soeur Isabelle. Elles ont toujours été là pour moi sans jamais rien demander en retour. Oups, j'allais oublier Ulysse...

## Avant propos

La présentation de cette thèse de doctorat est faite sous forme d'articles scientifiques soumis pour publication. Ceci implique l'utilisation d'une langue autre que le français dans l'élaboration d'une partie de ce travail. Toutefois, l'introduction générale, la conclusion générale, un résumé général et des résumés de chapitre, ainsi que le dernier chapitre sont écrits en français.

Le lecteur constatera que deux articles comportent un coauteur autre que le directeur de recherche. Ceci est dû à l'apport important du Dr Yves Bergeron quand à l'élaboration du dispositif dans lequel s'est effectué les travaux du chapitre II. De même, le Dr David Hilbert a eu un apport très important au niveau du chapitre III en suggérant des pistes pour la réalisation de l'étude.

## Table des matières

<b>REMERCIEMENTS</b> .....	<b>III</b>
<b>AVANT PROPOS</b> .....	<b>V</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES</b> .....	<b>VI</b>
<b>Liste des figures</b> .....	<b>IX</b>
<b>Liste des tableaux</b> .....	<b>XI</b>
<b>RÉSUMÉ</b> .....	<b>XIII</b>
<b>CHAPITRE I: INTRODUCTION GÉNÉRALE</b> .....	<b>1</b>
<b>CHAPITRE II : DIVERSITY AND UNDERSTORY COMMUNITY STABILITY FOLLOWING DISTURBANCE IN THE SOUTHERN BOREAL FOREST</b> .....	<b>9</b>
<b>RÉSUMÉ</b> .....	10
<b>SUMMARY</b> .....	11
2.1 <b>INTRODUCTION</b> .....	12
2.2 <b>SYSTEM</b> .....	13
2.3 <b>SAMPLING AND DATA ANALYSIS</b> .....	15
2.4 <b>RESULTS</b> .....	18
2.4.1 <i>Magnitude of change following gap formation</i> .....	18
2.4.2 <i>Understory species changes after gap formation</i> .....	19
2.4.3 <i>Reaction of the resident vegetation and invasion</i> .....	20
2.4.4 <i>Effect of richness and diversity on changes in species composition and                 abundance</i> .....	21
2.5 <b>DISCUSSION</b> .....	23
<b>ACKNOWLEDGMENTS</b> .....	26
2.6 <b>LITERATURE CITED</b> .....	27
<b>CHAPITRE III : MODELING CHANGES IN TWO CO-OCCURRING DISTURBANCE REGIMES, FIRE AND SPRUCE BUDWORM EPIDEMICS, ON UNDERSTORY SPECIES DIVERSITY IN THE SOUTHERN BOREAL FOREST</b> .....	<b>35</b>
<b>RÉSUMÉ</b> .....	36

ABSTRACT.....	37
3.1 INTRODUCTION.....	38
3.2 DESCRIPTION OF THE MODEL.....	41
3.2.1 <i>Tree growth</i> .....	43
3.2.2 <i>Understory species</i> .....	47
3.2.3 <i>Simulations</i> .....	52
3.2.4 <i>Sensitivity analyses</i> .....	53
3.3 RESULTS .....	54
3.3.1 <i>Sensitivity analyses</i> .....	54
3.3.2 <i>Predicted and observed diversity</i> .....	54
3.3.2 <i>Validation</i> .....	55
3.3.3 <i>Disturbance regime and landscape diversity</i> .....	56
3.3.4 <i>Disturbance regime and habitat diversity</i> .....	57
3.4 DISCUSSION.....	60
3.4.1 <i>Landscape diversity and disturbance</i> .....	60
3.4.2 <i>Disturbance and habitat diversity</i> .....	62
ACKNOWLEDGMENTS .....	64
3.5 LITERATURE CITED .....	65
<b>CHAPITRE IV : EFFETS DE LA CRÉATION DE TROUÉES EXPÉRIMENTALES DE LA STRATE ARBORESCENTE SUR LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS DE SOUS -BOIS DU SUD DE LA FORÊT BORÉALE.....</b>	<b>78</b>
RÉSUMÉ.....	79
4.1 INTRODUCTION.....	80
4.2 SITE D'ÉTUDE .....	83
4.3 MÉTHODES .....	85
4.3.1 <i>Échantillonnage</i> .....	85
4.3.2 <i>Analyses des données</i> .....	87
4.4 RÉSULTATS .....	91
4.4.1 <i>Analyse multivariée de l'effet des traitements sur la composition des communautés et les relations avec les conditions abiotiques</i> .....	91
4.4.2 <i>Changements des conditions abiotiques des sites</i> .....	92
4.4.3 <i>Changement total des communautés de sous-bois</i> .....	93
4.4.4 <i>Changements en recouvrement et en densité des groupes de plantes de sous-bois</i> .....	94
4.4.5 <i>Facteurs abiotiques associés aux changements de la végétation des strates du sous-bois</i> .....	97
4.5 DISCUSSION.....	99
4.5.1 <i>Le changement des conditions abiotiques</i> .....	99
4.5.2 <i>La réaction des strates de sous-bois</i> .....	101

4.5.3 <i>La réaction de la strate herbacée</i> .....	103
REMERCIEMENTS .....	105
4.6 BIBLIOGRAPHIE.....	106
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>126</b>
BIBLIOGRAPHIE (INTRODUCTION ET CONCLUSION GÉNÉRALES).....	130

## Liste des figures

Figure 2.1 Detrended Correspondance Analysis (DCA) of the understorey vegetation following artificial gap formation. _____	31
Figure 2.2 Changes in understorey mean cover values for each community following gap artificial formation. _____	32
Figure 2.3 Changes in total number of species within each community following artificial gap formation _____	33
Figure 3.1 Mean biomass values of the six understory species for the first 100 years following fire for (A) where only fire was included as a disturbance and (B) where both disturbances were included. _____	73
Figure 3.2 Understorey diversity profile along the successional gradient after fire in the southern boreal forest _____	74
Figure 3.3 Landscape diversity as a function of fire cycle, with (A) a low, (B) an intermediate and, (C) a high variability around the mean fire occurrence.. _____	75
Figure 3.4 Habitat diversity profiles for the first 150 years following fire and under (A) 75 years, (B) 100 years, (C) 125 years and, (D) 150 years fire , using a low variability around the mean fire cycle. _____	76
Figure 3.5 Habitat diversity profiles for the first 150 years following fire and under (A) 75 years, (B) 100 years, (C) 125 years and, (D) 150 years fire cycles, using a high variability around the mean fire cycle.. _____	77
Figure 4.1 Analyse canonique des correspondances détendencée du recouvrement des espèces de sous-bois, deux ans après l'application des traitements. _____	121
Figure 4.2 Valeurs moyennes des variables abiotiques en fonction des traitements et des âges après feu. _____	122

Figure 4.3 Valeurs moyennes et erreurs type des indices de distance des caractères moyens de la végétation, un indicateur de changement de la végétation, en fonction des traitements et du temps après traitement. \_\_\_\_\_ 123

Figure 4.4 Valeurs moyennes et erreurs type des variations du pourcentage de recouvrement des herbacées totales (A) et des herbacées hautes (B) en fonction des traitements et de l'âge des communautés après feu (C, herbacées totales; D, herbacées hautes). \_\_\_\_\_ 124

Figure 4.5 Valeurs moyennes et erreurs type des variations du pourcentage de recouvrement des herbacées basses (A) et des herbacées au sol (B) en fonction des traitements et de l'âge des communautés après feu (C, herbacées basses; D, herbacées au sol). \_\_\_\_\_ 125

## Liste des tableaux

Table 2.1 Mean of richness, diversity and of the changes in species composition and abundance (distance index) for each post-fire age. _____	34
Table 3.1 List of the understory species used in the model and their life history characteristics _____	69
Table 3.2 List and values for the parameters included in the model for each understory species. _____	71
Table 3.3 Results of the sensitivity analyses for landscape diversity according to various scenarios of seed dispersal, changing the number of sites and the number of species included in the model. _____	72
Tableau 4.1 Moyennes ( $\pm 1$ écart-type) des surfaces terrières enlevées selon les trois traitements et l'abondance moyenne relative des arbres selon l'âge des communautés après feu. _____	111
Tableau 4.2 Regroupement des espèces de sous-bois dans les différentes classes de hauteur utilisées pour les analyses. _____	112
Tableau 4.3 Résultats statistiques pour les effets de l'âge des communautés et des traitements sur les conditions abiotiques du sous-bois. Valeurs de F pour l'analyse de variance à deux critères de classification. _____	113
Tableau 4.4 Résultats statistiques des effets de l'âge des communautés et des traitements sur le changement observé dans la végétation du sous-bois, et mesuré avec l'indice de distance des caractères moyens. Valeurs de F pour l'analyse de variance à deux critères de classification. _____	114
Tableau 4.5 Résultats statistiques pour les effets de l'âge des communautés et des traitements sur le changement de recouvrement de la végétation de sous-bois en fonction des années écoulées suite à l'application des traitements. Valeurs de F pour l'analyse de variance à deux critères de classification. _____	115

Tableau 4.6 Résultats statistiques pour les effets de l'âge des communautés et des traitements sur le changement de densité de la végétation de sous-bois en fonction des années écoulées suite à l'application des traitements. Valeurs de F pour l'analyse de variance à deux critères de classification. \_\_\_\_\_ 117

Tableau 4.7 Coefficients des régressions pas à pas pour le changement du recouvrement et de la densité des groupes de plantes herbacées en fonction des variables abiotiques. Seulement les variables dépendantes dont le  $R^2$  était supérieure à 0,25 sont incluses dans le tableau. \*\*\* $P < 0,001$  \_\_\_\_\_ 119

## Résumé

Le sud de la forêt boréale se caractérise par un régime de perturbations complexe où l'interaction entre les feux et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette influence les processus successionnels selon différentes échelles spatiales et temporelles. Les feux en forêt boréale, qui sont de forte intensité et qui couvrent de vastes superficies, vont initier la succession secondaire. Par contre les trouées, qui résultent d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, vont affecter la dynamique locale des communautés de sous-bois. Ces perturbations locales permettent entre autres à certaines espèces de sous-bois d'augmenter leur abondance pour ainsi se maintenir plus longtemps le long du gradient successional après feu. On observe aussi des augmentations de la diversité des communautés de sous-bois suite au passage de la tordeuse. Bien que ces phénomènes s'observent localement, on peut supposer qu'ils aient des répercussions à des échelles spatiale et temporelle plus grandes. La compréhension des processus successionnels dans cette région de la forêt boréale se doit d'inclure l'ensemble du régime des perturbations. Cette étude vise donc à mieux comprendre l'impact des perturbations locales sur la dynamique des communautés du sous-bois dans le sud de la forêt boréale, à différentes échelles spatiales et temporelles. Ceci dans le but éventuel de développer des outils prédictifs qui pourront conduire à un meilleur aménagement des forêts exploitées.

Dans la première partie de la thèse nous documentons la résistance des communautés de sous-bois en réponse à la création de trouées expérimentales. Les objectifs étaient de décrire les changements dans la composition des communautés de sous-bois après l'ouverture de la strate forestière en relation au statut successional des sites et d'évaluer les facteurs qui peuvent être responsables d'une plus forte résistance des communautés face à cette perturbation. Des ouvertures expérimentales de 400m<sup>2</sup> ont été effectuées dans six peuplements le long d'un gradient successional après feu. A l'intérieur de chacune de ces trouées le recouvrement des strates de sous-bois a été mesuré avant et jusqu'à quatre ans après la création des trouées. La résistance a été mesurée en termes de changements de la composition en espèces. Les résultats ont montré que les jeunes communautés changent moins que les plus vieilles. La richesse et la diversité avant coupe, à l'échelle du quadrat, ont positivement été corrélées à la résistance face à la création des trouées. Les quadrats les plus riches contenaient des espèces qui ont rapidement réagi à la perturbation en augmentant leur abondance, pour ainsi empêcher les espèces envahissantes de dominer. Les mécanismes qui permettent une plus forte résistance du

sous-bois face à l'ouverture de la strate forestière pourraient être reliés au régime des perturbations particulier (combinaison des deux types) qui caractérise le sud de la forêt boréale.

Au chapitre III un modèle prédictif, qui intègre la combinaison des deux principaux types de perturbations qui caractérisent le sud de la forêt boréale, a été développé dans le but d'analyser les changements de la diversité des plantes de sous-bois en fonction d'un changement du régime des perturbations, aux niveaux de l'habitat et du paysage. Au total, six espèces réparties à l'intérieur de trois groupes, définis en fonction des stratégies vitales des espèces, sont inclus dans le modèle. Le choix des espèces de même que leur distribution à l'intérieur des groupes a été déterminé de sorte à refléter les patrons de diversité et d'abondance observés le long du gradient successional après feu, dans le sud de la forêt boréale. La croissance de chacune des espèces a été simulée dans quatre sites différents, dont l'ensemble constitue le paysage. Des perturbations (feux et épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette) peuvent survenir indépendamment dans chacun des sites. La diversité du sous-bois est analysée à l'échelle de l'habitat et du paysage selon différentes fréquences de perturbation. Avec seulement le feu comme élément de perturbation, les résultats montrent que la diversité du paysage est maximale selon un cycle de feu qui varie entre 75 et 100 ans. La courbe de diversité selon le cycle de feu correspond à l'hypothèse des perturbations intermédiaires de Connell. L'ajout de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au système contribue à augmenter la diversité à l'échelle du paysage. A l'échelle de l'habitat, le changement de la fréquence des feux a un effet important sur les patrons de diversité pour les jeunes communautés successionales après feu. L'effet de la tordeuse a des répercussions sur la diversité qui s'observent tout le long du gradient successional.

Le quatrième chapitre traite de la dynamique des communautés de sous-bois soumises à des ouvertures expérimentales de la strate forestière qui imitent des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. L'objectif principal de cette étude est de mieux comprendre la réponse immédiate des plantes du sous-bois suite à l'ouverture de la strate forestière, et ce selon le statut successional des sites. Un autre objectif de l'étude est d'évaluer les facteurs abiotiques qui sont reliés à ces changements.

Différents degrés d'ouverture dans des quadrats de 100m<sup>2</sup> ont été effectués dans quatre peuplements d'âge successional différent et répétés trois fois dans chaque site. Les changements à court terme (jusqu'à 2 ans après création des ouvertures) du recouvrement et de la densité des plantes de sous-bois dans des placettes permanentes de 1m<sup>2</sup>, ainsi que

des conditions abiotiques (lumière, température et humidité du sol, minéralisation de l'azote) ont été mesurés. Des ANOVA ont testé l'effet de l'âge des peuplements et de l'intensité des traitements sur ces variables. Les résultats montrent que la strate arbustive n'a pas été affectée significativement par la application des traitements ni par l'âge. Par contre, la strate herbacée a fortement réagi à la création des ouvertures, tant au niveau des changements en recouvrement qu'en densité. Le statut successional des sites a aussi influencé la réaction des plantes herbacées. La lumière et la température du sol ont été influencées significativement par les traitements et l'âge des peuplements après feu. La lumière apparaît comme le principal facteur associé aux changements de recouvrement des herbacées hautes. Le changement en recouvrement des herbacées qui poussent prostrées au sol a été associé significativement au pourcentage d'humidité du sol. Ces résultats confirment l'importance des perturbations locales sur la dynamique des communautés de sous-bois dans le sud de la forêt boréale. Des ouvertures de la strate forestière de 100m<sup>2</sup> et moins apparaissent suffisantes pour entraîner des changements importants de l'abondance des espèces herbacées et des conditions abiotiques.

Cette thèse démontre l'importance du rôle des perturbations secondaires sur la dynamique des communautés de sous-bois au sud de la forêt boréale. Les trouées qui résultent des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette semblent associées à la stabilité des communautés de sous-bois et étroitement liées à leur diversité, tant à l'échelle de l'habitat que du paysage.

## Chapitre I

### Introduction générale

La forêt boréale constitue un écosystème dont les processus (dynamique des populations et des communautés, recyclage des éléments nutritifs) sont dominés par les perturbations, principalement le feu (Rowe, 1961). Le régime des perturbations est un élément structurant majeur de la mosaïque végétale (Connell, 1978; White, 1979; Pickett et White, 1985). Au niveau du paysage, le cycle des feux influence la diversité végétale par le maintien d'un assemblage de communautés successionales de différents âges (Romme 1982; Romme and Knight 1982; Suffling *et al.* 1988; Bergeron 1991). L'assemblage des espèces à l'intérieur d'une communauté est aussi sous l'influence du régime des feux, où la récurrence et l'intensité des feux peuvent permettre ou empêcher la présence de certaines espèces (Johnson 1979; Rowe 1983; Clark 1990). Bien que le feu soit un type de perturbation très important en forêt boréale, il existe aussi d'autres agents perturbateurs qui dans certaines régions ont aussi un impact très important sur la mosaïque végétale locale (épidémies d'insectes, chablis, dommages causés par les castors, mortalité naturelle, etc.).

Une étude de la succession après feu chez les plantes herbacées et les arbustes en forêt boréale a montré que les changements dans la composition et l'abondance des espèces n'étaient pas linéaires en fonction du temps, car on observait pour des sites âgés un retour d'espèces pionnières et des augmentations de la diversité (De Grandpré *et al.* 1993). Ces changements dans la composition et l'abondance des espèces ont été associés

à des ouvertures du couvert forestier, résultant principalement d'une récente épidémie d'insectes (tordeuse des bourgeons de l'épinette) et à un moindre niveau de la mortalité de quelques arbres. Dans ces sites, la présence conjointe d'espèces pionnières et de fin de succession a contribué aux augmentations de diversité observées.

Les trouées pourraient jouer un rôle important en assurant le maintien de plusieurs espèces durant une succession. Bien qu'environ 75% des espèces de la forêt boréale puissent survivre au feu et se régénérer de façon végétative ou par des propagules enfouies (Rowe 1983; Archibold 1979; Alhgren 1960), les perturbations (trouées) survenant tout au long de la succession pourraient permettre à ces espèces de se maintenir localement et à d'autres d'envahir. Les perturbations locales pourraient ainsi assurer le maintien de la diversité et un niveau d'abondance suffisant pour permettre une recolonisation rapide après un feu par des espèces de début de succession.

Les ouvertures dans le couvert forestier ont des impacts sur la germination des graines (Marks 1974; Pitelka *et al.* 1980), l'émergence, la croissance, la reproduction sexuée et la propagation végétative des plantes (Pitelka *et al.* 1980). Les trouées créées par ces perturbations vont changer sensiblement les conditions abiotiques des sites, en permettant une plus grande pénétration de la lumière jusqu'au sol. Par exemple, on notera une décomposition plus rapide de la litière, reliée à une augmentation de la température du sol (Spurr et Barnes 1980), un changement de la quantité et de la qualité de la lumière, des variations dans les conditions hydriques et thermales des sols (Anderson *et al.* 1969), ainsi que des changements dans la disponibilité des éléments nutritifs, se caractérisant entre autre par une minéralisation plus importante de l'azote (Mladenoff 1987). Le degré selon lequel les ouvertures du couvert forestier vont affecter l'établissement, la croissance, la mortalité et la reproduction des espèces de sous-bois, est à la fois fonction du degré selon

lequel la trouée affectera les conditions physiques du site et de la sensibilité de chacune des espèces à ces changements environnementaux (Collins et Pickett 1988). En ce sens, la taille des ouvertures est très importante en ce qui a trait à la réaction des espèces, principalement à cause de différences dans la quantité de lumière qui parviendra au sol et de l'hétérogénéité de la distribution de celle-ci dans le site perturbé (Poulson et Platt 1989). Collins et Pickett (1988), dans une étude expérimentale sur les réactions démographiques des espèces de sous-bois en fonction de la taille des ouvertures, n'ont pas observé de différences importantes dans la composition et l'abondance des espèces. Cette absence de réaction du sous-bois est attribuable selon les auteurs au fait que les trouées étaient trop petites pour engendrer une réaction des espèces herbacées.

Les perturbations peuvent altérer la taille et la structure d'une population de plantes en influençant la croissance, la mortalité et la production de graines et/ou la survie des semis (Harnett et Richardson, 1989). Suite à une perturbation, la recolonisation du site peut se faire (1) par dissémination de propagules en provenance d'un autre site, (2) par l'intermédiaire du réservoir de graines du site perturbé, de même que (3) par la propagation clonale d'individus ayant survécu (Alghren 1960; Archibold 1979). Le mode de recolonisation suite à une perturbation dépend à la fois (1) des caractéristiques de la perturbation, (2) de l'âge du site perturbé, (3) de la composition de la forêt environnante et de plusieurs autres paramètres propres à la dynamique des espèces présentes et aux conditions abiotiques du site perturbé.

Selon plusieurs auteurs, les perturbations jouent un rôle majeur dans le maintien de la diversité végétale (Connell 1978; Suffling *et al.* 1988). Connell (1978) a émis l'hypothèse que le maximum de diversité sera atteint avec un niveau intermédiaire de perturbation (intensité, fréquence et taille), car il permettra la présence conjointe d'espèces

pionnières et de fin de succession. Connell et Slatyer (1977) ont élaboré trois modèles (tolérance, facilitation et inhibition) pour expliquer les différents types de succession. De ces modèles, celui de la tolérance ou composition floristique initiale (Egler 1954) semble le plus approprié pour expliquer les succession en forêt boréale (Bergeron et Charron 1994; Bergeron et Dubuc 1989; Morneau et Payette 1989; Taylor *et al.* 1987; Foster 1985; Dix et Swan 1971). L'utilité de ces modèles est cependant restreinte à la caractérisation d'un type de succession observé et à la description des changements le long d'une chronoséquence où, toutes notions d'hétérogénéité spatiale sont confondues. Pour comprendre la succession, on doit considérer entre autre la nature des perturbations. Connell et Slatyer (1977) considèrent les perturbations en relation avec la stabilité des communautés, mais les variations de celles-ci ne sont pas intégrées dans leurs modèles (Pickett *et al.* 1987).

Outre la nature des perturbations, les modèles de succession peuvent aussi être confondus par l'échelle spatiale et la nature interactive de différents types de perturbations (Collins *et al.* 1995). Comme le modèle de la composition floristique initiale a été développé à partir d'observations sur des successions secondaires dans des champs abandonnés, il ne prend pas en considération l'aspect spatial de la parcelle perturbée. Le statut successional des parcelles environnantes peut avoir un impact déterminant sur la vitesse à laquelle les changements compositionnels auront lieu à l'intérieur de la parcelle perturbée. De plus, la combinaison de deux ou plusieurs types de perturbations pourra aussi avoir un impact déterminant sur la succession. Il devient donc important de mieux connaître l'historique des perturbations ou à tout le moins les types de perturbations associés à l'écosystème afin de prédire plus efficacement, ou de mieux comprendre, les processus successionnels. Tout comme pour les modèles de succession, Collins (1992) souligne qu'il n'est pas clair au niveau de l'hypothèse des perturbations intermédiaires, si les

prédictions sont reliés à des patrons qui réfèrent uniquement à la diversité dans le site perturbé, ou à l'intégration à plus large échelle de patrons relatifs à la mosaïque. Il faut prendre en considération que ces modèles ont été développés à partir d'observations qui réfèrent à des situations particulières et que leur généralisation à d'autres écosystèmes n'est pas toujours directement applicable. Il devient donc primordial de bien connaître le système dans lequel on travaille, tant au niveau du régime des perturbations, que de la réaction des espèces à ces perturbations. Comme le soulignent Pickett *et al.* (1994), peu de modèles ont une application globale et il devient donc important de pouvoir tester leur succès prédictif dans différentes situations et à différentes échelles spatiales et temporelles.

La région de l'Abitibi possède un régime de perturbation diversifié en termes de type, d'intensité et de fréquence. Le feu, les épidémies d'insectes, et d'autres types d'ouvertures de la strate forestière résultant de la mortalité de quelques arbres, sont autant d'éléments perturbateurs caractéristiques du sud de la forêt boréale. Ces différents types de perturbation se distinguent au niveau de leur fréquence et de leur intensité. En forêt boréale, le feu est de forte intensité et couvre généralement de grandes superficies (Van Wagner, 1983; Rowe, 1983). La fréquence des feux varie selon les régions. La région de l'Abitibi se caractérise par un cycle de feu d'au moins 99 ans (Bergeron, 1991). Depuis le début du vingtième siècle, trois épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont fait rage dans la région (Morin *et al.* 1993). Les épidémies causent plus de dommages dans des forêts matures, où *Abies balsamea* est l'espèce dominante. Ainsi, la sévérité de l'épidémie augmente en fonction de l'âge du peuplement. À une échelle temporelle plus vaste, le régime des perturbations est aussi dynamique. Bergeron (1991) a montré que depuis la fin du Petit Âge Glaciaire le cycle des feux de forêt s'est allongé pour la région de l'Abitibi, pour passer de 63 à 99ans. Ce changement dans le cycle des feux serait associé à une réduction des périodes de sécheresse pendant l'été (Bergeron et

Archambault 1993). L'augmentation de la longueur du cycle des feux a probablement eu un impact sur la diversité végétale dans la région de l'Abitibi, et ce tant au niveau du paysage que de l'habitat. L'impact sur la diversité de l'habitat et de la composition des communautés est d'autant plus important si l'on considère que l'augmentation de l'intervalle entre les feux a probablement entraîné une fréquence élevée, ou du moins une sévérité plus forte, des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Dans le sud de la forêt boréale les plantes du sous-bois représentent une composante très importante de la diversité végétale. Bien que l'on connaisse les principaux changements successionnels après feu (De Grandpré *et al.* 1993), de même qu'après coupe forestière (Harvey et Bergeron 1989), on ne connaît que très peu la dynamique des communautés de sous-bois en relation aux perturbations naturelles (feu et épidémie d'insectes). Cette étude vise à mieux comprendre la réaction des communautés de sous-bois aux perturbations naturelles, tant en termes de diversité que de changements en composition et en abondance. La réaction des communautés de sous-bois a été analysée à différentes échelles spatiales et temporelles, afin de présenter une vision globale de leur dynamique et de développer des outils prédictifs qui pourront conduire à un aménagement plus adéquat des forêts.

Dans la première partie de l'étude nous documentons la résistance des communautés de sous-bois en réponse à la création de trouées expérimentales. Les objectifs sont de décrire les changements dans la composition des communautés de sous-bois après l'ouverture de la strate forestière en relation au statut successional des sites et d'évaluer les facteurs qui peuvent être responsables d'une plus forte résistance des communautés face à cette perturbation. Tilman (1996) et Tilman et Downing (1994) ont récemment montré que la stabilité des communautés (résistance et résilience) face aux

perturbations est directement reliée à la diversité. L'hypothèse de la diversité et de la stabilité a une longue histoire théorique dans la littérature, mais n'a pratiquement jamais été vérifiée de façon empirique. Bien que l'on souligne l'importance de préserver la biodiversité, il n'existe que très peu d'études concrètes pour en appuyer le principe. Cette étude est présentée au chapitre II.

Comme il a été souligné précédemment, le régime des perturbations a changé depuis la fin du Petit Âge Glaciaire et l'impact d'un tel changement s'est probablement manifesté au niveau de la diversité des communautés de sous-bois. Il est par contre impossible de vérifier empiriquement comment l'impact du changement du cycle des feux a pu affecter les communautés de sous-bois, étant donné la longue période temporelle impliquée. Par contre, la modélisation peut nous apporter des éléments de réponse qui pourront éventuellement nous aider à mieux comprendre l'impact à long terme d'un tel changement sur la diversité. De même, des prédictions pourront être générées pour examiner l'effet de changements climatiques prévus, tels qu'une réduction de la fréquence des feux (Bergeron et Flannigan 1995) ou, au contraire, son augmentation (Flannigan et Van Wagner 1991). Dans le troisième chapitre, un modèle prédictif, qui intègre la combinaison des deux principaux types de perturbation qui caractérisent le sud de la forêt boréale, a été développé. L'analyse des changements de la diversité des plantes de sous-bois en fonction d'un changement du régime des deux types de perturbation a été effectuée. Avec le modèle, nous analysons aussi l'impact sur la diversité de l'habitat et du paysage. L'objectif principal de cette étude a pour but de tester l'hypothèse des perturbations intermédiaires, ainsi que d'obtenir des prédictions empiriques sur la diversité du sous-bois selon différentes combinaisons (en termes de fréquence) d'événements de perturbation par le feu et par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Enfin, le quatrième chapitre traite de la dynamique des communautés de sous-bois à des ouvertures expérimentales de la strate forestière qui imitent des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. L'objectif principal de cette étude est de mieux comprendre la réaction immédiate des plantes du sous-bois suite à l'ouverture de la strate forestière, et ce selon un gradient successional après feu. Concurrément, l'étude a aussi pour but d'identifier quels facteurs abiotiques sont modifiés suite à la perturbation artificielle. Les résultats de cette étude permettront de mieux saisir le rôle des perturbations secondaires sur les processus successionnels des communautés de sous-bois en forêt boréale.

Globalement ces travaux visent à mieux comprendre la dynamique des communautés de sous-bois du sud de la forêt boréale en relation avec le régime des perturbations, et ce selon différentes échelles spatiales et temporelles. Cette approche d'intégration fournira une base au développement d'outils prédictifs qui, à court et long termes, pourront être utilisés pour améliorer l'aménagement forestier.

## Chapitre II

Diversity and understory community stability following disturbance in the southern boreal forest.

Louis De Grandpré (1 and 2)

and

Yves Bergeron (1)

(1) Groupe de Recherche en Ecologie Forestière  
Université du Québec à Montréal  
C.P. 8888, Succ. Centre-Ville  
Montréal, Québec  
Canada, H3C 3P8

(2) Present address  
Natural Resources Canada  
Laurentian Forestry Centre  
1055 du P.E.P.S.  
P.O. Box 3800  
Sainte-Foy, Québec  
Canada, G1V 4C7

## Résumé

L'hypothèse voulant qu'une plus grande complexité soit associée à la stabilité des communautés a récemment été appuyée par des résultats empiriques. Les communautés les plus riches devraient avoir une plus forte probabilité de contenir des espèces qui sont résistantes à une perturbation particulière. Bien que certaines études aient montré une relation positive entre la diversité et la stabilité, les résultats s'appuient sur des changements de la fonction des communautés, mesurés par des variations en biomasse totale. Dans cette étude, nous évaluons la réaction des communautés de sous-bois en forêt boréale à la création de trouées, en fonction de changements dans la composition et l'abondance des espèces. Les objectifs étaient de décrire les changements récents dans la composition des communautés de sous-bois suite à la création des trouées et d'évaluer quelques-uns des facteurs associés à une plus forte résistance à la perturbation.

L'étude a été effectuée dans le sud de la forêt boréale. Dans six sites qui représentent un gradient successional après feu de plus de 200 ans, tous les arbres ont été coupés et enlevés du quadrat sur une étendue de 400m<sup>2</sup>. A l'intérieur de chacune de ces trouées, le recouvrement des strates de sous-bois a été mesuré dans quatre micro-quadrats permanents de 4m<sup>2</sup>, avant et jusqu'à quatre ans après la création des trouées. La résistance a été mesurée en termes de changements de la composition en espèces. Les résultats ont montré que les jeunes communautés changent moins que les plus vieilles. La richesse et la diversité avant coupe à l'échelle du quadrat ont été positivement corrélées à la résistance face à la création des trouées. Les quadrats les plus riches contenaient des espèces qui ont rapidement réagi à la perturbation en augmentant leur abondance, pour ainsi empêcher les espèces envahissantes de dominer. Les mécanismes qui permettent une plus forte résistance du sous-bois face à l'ouverture de la strate forestière pourraient être reliés au régime des perturbations particulier (combinaison des deux types) qui caractérise le sud de la forêt boréale. Les trouées créées par des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, dans des sites dominés par le sapin baumier, augmentent l'hétérogénéité et la diversité à l'échelle locale, en permettant la coexistence d'espèces de début et de fin de succession.

## Summary

(1) In this study we investigated the response of boreal understory communities to gap formation and addressed community stability as a function of changes in community composition. The objectives were to describe the early changes in understory species composition after gap formation and to assess some of the factors related to higher resistance to disturbance.

(2) The study was done in the southern boreal forest in north-western Québec. In six sites representing a successional gradient after fire, all the trees were cut and removed in an area of 400m<sup>2</sup>. In each experimental gap, we recorded the cover of the understory species in four 4m<sup>2</sup> permanent quadrats (from before gap formation up to four years afterwards). We estimated resistance to disturbance in terms of changes in species composition and abundance.

(3) Younger communities changed less than older ones after disturbance. Quadrats with more species changed less in composition after gap formation than less rich quadrats. Richer quadrats contained species that could react quickly to disturbance by increasing their cover and preventing invaders from dominating the understory.

(4) The mechanisms allowing a stronger resistance of understory species community to gap formation are related to the particular disturbance regime occurring in this part of the boreal forest. Gaps created by the spruce budworm in sites dominated by balsam fir increase microsite heterogeneity and diversity by allowing the coexistence of early and late successional species.

## 2.1 Introduction

The idea that greater diversity increases community stability has had a long and unsettled history in the ecological literature (MacArthur 1955; Elton 1958; Hutchinson 1959; May 1973; Pielou 1975; Pimm 1984). Early discussion of the issue was based on subjective and qualitative arguments (see Pielou 1975). Field evidence for the diversity-stability hypothesis has been mixed and progress has been hindered by the lack of consensus over the meanings of both concepts, especially that of stability (May 1973; Holling 1973; Horn 1974; McNaughton 1977; Connell & Slatyer 1977; Harrison 1979; Sutherland 1981; Connell & Sousa 1983; Pimm 1984). More recently, the growing concern about the loss of biodiversity has rekindled interest in the diversity-stability hypothesis (Frank & MacNaughton 1991; Tilman & Downing 1994; Tilman 1996) and attempts have been made to operationalize the concept of stability (Westman 1978; Sutherland 1981; Connell & Sousa 1983).

Although many aspects of stability have been recognised, resistance and resilience are two of the most commonly studied (Sousa 1980; Sutherland 1981; Halpern 1988). Resistance measures the degree to which a system remains at equilibrium when a disturbing force is applied (Boesch 1974; Westman 1978; Connell & Sousa 1983). According to Westman (1978), resilience refers to the rate of return to original conditions following disturbance.

Resistance and resilience can be assessed by measuring changes in species composition (Westman & O'Leary 1986; Malanson & Trabaud 1987; Halpern 1988) or in productivity (Tilman & Downing 1994). These two measures refer to different community

characteristics (structure and function, respectively) and so can lead to different interpretations (Westman 1978). The characteristics of the disturbing force can also greatly influence the stability of a community (Sutherland 1981). Certain disturbances may affect the community to such an extent that they move the system towards a new state, characterised by a completely different assemblage of species. Other disturbances may simply set the system back to a starting point without changing the equilibrium state (Sutherland 1981). The frequency of disturbance is also important. To assess the resilience (return to original conditions) of a plant community to a disturbance such as fire would require measuring the changes over a very long time period, at least as long as one cycle of the disturbance itself (Connell & Slatyer 1977).

In this study, we document the resistance (measured as changes in percent cover) of understory plant communities in the boreal forest in response to experimental gaps. The objectives were to describe the changes in species abundance and in understory community composition after gap formation in relation to time elapsed since last fire and to assess the factors that might influence higher resistance to disturbance. It is obvious that successional status has an important impact on the time a plant community would take to return to its original composition (Horn 1974). Resistance to disturbance may decrease along the successional gradient; the presence of early successional species may make young communities more resistant than older ones.

## 2.2 System

The study area is located at the southern limit of the boreal forest, along the shores of Lake Duparquet in the Abitibi region. The region surrounding the study area is known as the northern Clay Belt of Québec and Ontario, a large physiographic region created by

lacustrine deposits left by the Barlow and Ojibway proglacial lakes (Vincent & Hardy 1977).

In the area of Lake Duparquet, fires have created numerous successional communities. The fire cycle in the vicinity of Lake Duparquet is ca. 100 years (Bergeron 1991). On mesic sites, *Populus tremuloides* Michx., *Betula papyrifera* Marsh. and *Picea glauca* Moench. are generally dominant after fire (Bergeron & Dubuc 1989). Although *Abies balsamea* L. establishes relatively quickly after fire (Bergeron & Charron 1994), it only becomes dominant in the canopy, along with *Thuja occidentalis* L., from 100 to 150 years after fire (Bergeron & Dubuc 1989). The succession observed on mesic sites for the understory species has been described by De Grandpré, Gagnon & Bergeron (1993). After canopy closure, shade-intolerant species like *Rubus idaeus* L., *Epilobium angustifolium* L. and *Solidago rugosa* Mill. quickly disappear, and more tolerant species like *Aster macrophyllus* L., *Acer spicatum* Lam. and *Aralia nudicaulis* L. become dominant. These species can persist for many years in the understory by vegetative growth and can increase their abundance by exploiting conditions created by openings in the canopy. However, with the progressive increase of conifer species in the canopy, species that are even more shade-tolerant, such as *Taxus canadensis* Marsh., will eventually dominate the understory. In the event of a fire, most understory species will survive and resprout (Ahlgren 1960; Archibold 1979; Carleton & Maycock 1980; Rowe 1983; De Grandpré *et al.* 1993).

In older successional communities, where *Abies balsamea* is dominant, spruce budworm outbreaks occur periodically and create openings in the canopy through *Abies balsamea* mortality. As a result of these local openings, there is an increase in the abundance of early successional understory species and in overall plant diversity (De Grandpré *et al.* 1993). Morin, Laprise & Bergeron (1993) reported three major

outbreaks in the study area since the beginning of the century. The last outbreak occurred between 1970 and 1987.

### 2.3 Sampling and data analysis

We chose six successional communities, ranging in age from 48 years to 232 years since the last stand initiating fire (48, 76, 122, 145, 169, and 232-year-old communities) (Bergeron 1991). All sites were characterised by a closed canopy and, even in the youngest community, shade-intolerant understory species had already disappeared. All sites were on clay soils with similar drainage. Experimental gaps were created in 1990, within each of the communities, by cutting all the trees in an area of 400m<sup>2</sup>. The trees were removed from the area and great care was taken not to disturb the understory. Before the creation of the experimental gaps, four 4m<sup>2</sup> permanent quadrats were randomly established in each of the sites and the percent cover of all the understory species was measured. The gaps were divided into four 100 m<sup>2</sup> subplots, where in each, one 4m<sup>2</sup> quadrat was randomly established. Each quadrat was divided into four 1m<sup>2</sup> micro-quadrats for a more precise estimation of the percent cover. Percent cover of shrubs, herbs and tree seedlings was estimated in seven cover classes: 1:0-1%, 2:>1-5%, 3:>5-25%, 4:>25-50%, 5:>50-75%, 6:>75-99% and 7:100%. The mean cover of the four 1m<sup>2</sup> micro-quadrat was calculated for each 4m<sup>2</sup> quadrats. The same quadrats were sampled every year for 4 years after gap formation.

Detrended Correspondance Analysis (DCA, DECORANA program, Hill 1979) was used to characterise the understory species composition of each site (mean cover values of species for the four 4m<sup>2</sup> quadrats by site), in the year preceding gap creation and each of the four years following disturbance. The default options of the program were

used for the analysis (detrending by segments, no down-weighting of rare species, etc.). To illustrate changes in species composition and abundance in a given site through time, vectors can be drawn in ordination space by connecting the points that represent community composition before and after disturbance. We obtained trajectories for each of the 6 sites, by connecting the points in chronological order. The DCA was then used as a descriptive analysis to illustrate the changes in understory species composition occurring through time following gap formation.

To quantify the change in species composition and abundance of each species assemblage at the quadrat level (24 4m<sup>2</sup> quadrats) to gap formation, the mean character distance index (Legendre and Legendre 1984) was used:

$$D = 1/n \sum_{i=1}^n |y_{i1} - y_{i2}|$$

The index was modified so that not too much emphasis would be put on the invading species. This would have artificially decreased the distance index for samples where many species invaded following gap formation. Instead of dividing the sum of the absolute differences in percent cover between samples by the total number of descriptor, it was divided by the total number of comparison where species were only present in both samples:

$$D = 1/c \sum_{i=1}^n |y_{i1} - y_{i2}|,$$

where  $y_{i1}$  and  $y_{i2}$  correspond respectively to the cover values of species  $i$  in sample one and two and, parameter  $c$  is the number of comparisons between samples where both species are present and  $n$  is the total number of pairs excluding the double zeros. This distance index can be applied on cover values and has the advantage of not increasing according to the number of species present in each quadrat (Legendre and Legendre 1984). For each of the 24 quadrats four distances were calculated, representing the changes in species composition in the year preceding gap formation and each of the four years following disturbance. The highest of these four distances was kept for further analysis as it was representing the maximum change, which had occurred since gap formation, in abundance and community composition.

Understory species richness ( $S$ = total number of species) and diversity (Shannon-Wiener index:  $H = -\sum p_i \ln(p_i)$  where  $p_i$  is the proportional abundance of species  $i$ ) were calculated for each quadrat before gap formation. The diversity index was transformed to correspond to one of Hill's number ( $\exp(H)$ ). Richness and diversity were used as independent variables to predict resistance to gap formation. Mean richness and mean diversity were calculated in each gap as well as maximum change in species composition and abundance (mean of the highest distances measured over the 4 years within each gap). These data were used in regression analysis in order to predict the effect of richness and diversity (independent variables) on (dependant variable) the change in species composition and abundance. Time since last stand initiating fire was also used in regression analyses as an independent variable, in order to predict its effect on richness and in the changes in species composition and abundance.

## 2.4 Results

### 2.4.1 Magnitude of change following gap formation

Prior to gap formation, all communities were characterised by a well developed canopy, where the youngest sites were dominated by *Populus tremuloides* and *Betula papyrifera*, and the oldest ones by *Abies balsamea* and *Thuja occidentalis*. Understorey species composition reflected time elapsed since last fire, with the exception of the 169 year-old community, which had been defoliated by the spruce budworm during the 1940 outbreak. This community more closely resembled younger sites such as the 48 year-old community (Fig. 1). None of these sites contained intolerant species such as *Epilobium angustifolium* and *Rubus idaeus*; these species usually disappear quickly after canopy closure.

The first two ordination axes revealed eigenvalues of 0.325 and 0.179 respectively and accounted for 21 and 11.6% of the variance in the species matrix. Gradient length for axis one was 2.003 and 2.433 for axis two. According to Hill and Gauch (1980) a length of gradient of 4 S.D. or more would mean that the two furthest sample would not have any species in common.

The most important shift observed in species composition and abundance occurred the first year after gap formation (Fig. 1). The magnitude of the changes varied with the successional status of the communities. In general, the older communities were subject to much greater changes in species composition and abundance than the younger ones (Fig. 1). The direction of the vectors also differed for each site, suggesting that

species composition prior to gap formation had an influence on further changes in the community.

#### 2.4.2 Understory species changes after gap formation

The most important species characterising the communities in ordination space are shown in figure 1. The younger communities (48 and 76 years), whose species composition was mostly characterised by *Aster macrophyllus*, *Acer spicatum*, *Cornus canadensis* L. and *Maianthemum canadense* Desf., did not appear to change drastically after gap creation. These species were already present before gap formation and, in response to disturbance, their cover increased (Fig. 1).

The mid-successional communities (122 and 145-years-old) showed a very different pattern. The 122-year-old site, dominated by *Taxus canadensis* prior to disturbance, underwent major changes in species composition following gap formation, due largely to a decrease in the abundance of *Taxus canadensis* and the concomitant increase of early successional species. Overall, it appeared that disturbance shifted the species composition toward an earlier successional stage (Fig. 1). Prior to gap creation, the 145-year-old site was characterised by low species richness and very low plant cover. The absence or the very low cover of species typical of either young or old successional communities, explained the eccentric position of this community on axis 2. After gap formation, intolerant species like *Rubus idaeus* and *Epilobium angustifolium* became established through the understory and spread quickly in the unoccupied space to attain high abundance four years after gap formation (Fig. 1).

The 169-year-old community was characterised, before gap formation, by an understory composed of early-successional species mixed with some late-successional ones. This was probably the result of a spruce budworm outbreak which allowed an increase in the abundance of some early successional species and enabled them to persist in the understory. However, the changes observed in community composition after gap formation were much more pronounced than in younger communities. Intolerant species like *Rubus idaeus*, *Epilobium angustifolium* and *Geranium bicknellii* Britton invaded the newly opened sites (Fig 1). Finally, there was a shift of species dominance in the understory community of the oldest site. From an understory dominated by *Taxus canadensis* prior to gap formation, there was a major shift toward a community dominated by intolerant species shortly after the opening (Fig. 1).

#### 2.4.3 Reaction of the resident vegetation and invasion

Shortly after gap formation, we observed an increase in the cover of the understory species within each site (Fig. 2). Depending on the successional status of the sites, this increase in cover varied greatly and was characterised by different groups of species. To express these differences, we grouped the species into three different categories: 1) Resident species (R) that were present in each quadrat before gap formation, 2) species invading via vegetative propagation (I.V.) and 3) species invading via seed dispersion (I.S.).

In the 48-, 76- and 122-year-old sites, much of the increase in understory plant cover was characterised by the reaction of the resident vegetation. The presence of early successional species allowed a rapid increase in cover of the resident vegetation. For the

122- year-old community, the decrease in the resident vegetation cover, for the first year following gap formation, is accounted for by the decrease of *Taxus canadensis*, which dominated the site prior to disturbance (Fig. 2). Invading species did not contribute much to the increase in cover observed in these younger successional communities.

The reaction of the resident vegetation varied greatly in the older communities. The reaction in these sites depended on whether the dominant species could increase their cover with the new light conditions. Invading species, mostly seed invaders (I.S.), explained most of the increase in total plant cover observed in the older sites (Fig. 2).

Gap formation resulted in an increase in species richness in all successional communities (Fig. 3). In the first year following gap formation, there was a decrease in the number of resident species in all the sites. Gradually, some of the species that had disappeared re-invaded the quadrats, probably by vegetative growth from adjacent areas within the openings (just outside sampled quadrats).

Despite the decrease in the number of resident species one year after disturbance, invading species caused an increase in total species richness in all the sites. Invasion for the typical seed-invading species varied between the sites and was probably related to the availability of proximal seed sources and the capacity to reach the site. The maximum number of seed-invading species that became established in the sites was attained, with the exception of the 122-year-old site, between one to three years after gap formation (Fig. 3). For the species that invaded the quadrats by vegetative propagation, we observed a gradual increase in the number of species for the first two years after disturbance and, afterward, no major changes were noted (Fig. 3).

#### 2.4.4 Effect of richness and diversity on changes in species composition and abundance

The regression analyses revealed that only richness was significantly correlated with the maximum changes in species composition and abundance (dependant variable resistance:  $R^2 = 0.79$   $p=0.0182$  and d.f. = 5). The direction of the relationship showed that richer quadrats were changing less in species composition and abundance following gap formation, than quadrats with less species. With  $\exp(H')$  as the independent variable the relation was not significant ( $R^2 = 0.45$   $p=0.147$  and d.f. = 5). Time since last fire was not significantly correlated with either richness ( $R^2 = 0.015$   $p=0.819$  and d.f. = 5) nor with changes in species composition and abundance ( $R^2 = 0.016$   $p=0.811$  and d.f. = 5). Table 1 presents all of these variables in relation with time since last stand initiating fire.

## 2.5 Discussion

We addressed the diversity-stability hypothesis for understory species communities of the southern boreal forest, using the mean character distance index as a measure of change in species composition and abundance following disturbance. The quadrats that had a higher number of species prior to gap formation showed less changes in species composition and abundance, measured as changes in community structure, than the ones with less species. Most of the studies where the diversity-stability hypothesis was addressed have focused on changes in community function, measured as biomass changes of the whole species assemblage (MacNaughton 1977; Tilman & Downing 1994). Measuring changes in species composition following disturbance has the advantage of giving a more detailed picture of the mechanisms involved in the relationship between stability, diversity and disturbance.

Emergent properties of communities were not involved in explaining the relationship between richness and stability but rather, the life history characteristics of all the individuals constituting the community (MacNaughton 1977; Sousa 1980; Tilman & Downing 1994). Tilman & Downing (1994) implied that more diverse communities are more stable because richer communities have a higher probability of containing disturbance-resistant species. In our study, more diverse sites contain more species that were resistant to gap formation, either because they were younger or because they have more recently been affected by minor disturbances such as gaps created by spruce budworm defoliation of *Abies balsamea*. Species such as *Aster macrophyllus* increased in cover following gap formation and prevented the expression of high cover by invading species, resulting in less changes in species composition and abundance. The correlation

between richness and stability in fact only hides the relationship between richness and the presence of early successional species. Thus, we need not conclude a direct relationship between richness and stability, but rather explore the mechanisms responsible for the maintenance of high levels of richness.

Frank & McNaughton (1991) suggested that high microsite heterogeneity might decrease a directional response of plant populations in the community to disturbance and stabilise communities to disturbances. The particular disturbance regime observed in this part of the boreal forest may be responsible for the maintenance of higher heterogeneity and diversity in older successional communities.

The southern boreal forest is controlled by two types of natural disturbances. Fire is the main disturbance that allows the initiation of secondary succession. In the southern boreal forest, the fire cycle has increased since the end of the Little Ice Age from 63 years to at least 100 years (Bergeron 1991). This increase has coincided with an augmentation in the occurrence of major spruce budworm outbreaks. Over the 20th century, there have been three major outbreaks (in the 1920s, 1940s and 1970s) reported for the region (Morin *et al.* 1993). When balsam fir becomes dominant in the canopy, between 100 to 150 years after fire (Bergeron & Dubuc 1989), spruce budworm outbreaks can occur and set back community composition to earlier stages, allowing increases in abundance of some early successional understory species (De Grandpré *et al.* 1993). Fire and spruce budworm outbreaks affect diversity at different scales. Gamma diversity is mostly influenced by the fire cycle, which allows the persistence of various successional communities over the landscape (Romme 1982). However, the influence of spruce budworm outbreaks is probably more important at the patch level, where we observe an increase in heterogeneity in understory species composition, because of the coexistence of early and late successional species (De Grandpré *et al.* 1993). The consideration of both

fire and insect outbreaks brings into context the importance of considering the spatial and temporal scale of disturbance when analysing the effect of disturbance on diversity (Roberts & Gilliam 1995).

It is likely that sites more than 100-years old or dominated by balsam fir will experience severe defoliation during an outbreak. The increase in heterogeneity at a small spatial scale resulting from this disturbance was an important factor contributing to the higher resistance of some of the quadrats in older communities. Without the outbreaks, richness, diversity and heterogeneity would have decreased with stand age, bringing about lower resistance to gap formation.

It appears clear that even if greater richness increases community resistance to disturbance, we can only assure the maintenance of this relationship by conserving the natural disturbance regime occurring in this region. In fact, we could apply Sutherland's (1981) idea on the impact of different types or intensities of disturbance on the resident assemblage of species to our system. When the forest is less than 100 years old, or mainly dominated by deciduous tree species the impact of disturbance on the resident understory community does not permanently alter its structure because the understory is dominated by species that can benefit from the new conditions and increase in abundance. In older communities, dominated by conifers, the resident assemblage that is dominated by late successional species becomes more susceptible to gap formation and its structure would be permanently altered by it. However, the occurrence of spruce budworm outbreaks in older communities alters the resident assemblage of the understory community making it less susceptible to further disturbances by increasing microsite heterogeneity and creating a more patchy environment. These two factors may explain the coexistence of early and late successional species. In a descriptive study of understory community changes following fire, De Grandpré *et al.* (1993) observed that by reducing the size of the sampling unit,

there was a concomitant increase in Beta diversity within old communities. In these older communities, there are some species assemblage which resemble those of young communities and some that are typical of older ones. The increase in species richness observed in older successional communities, resulting from spruce budworm outbreaks, contributed to augment the resistance of these communities to gap formation.

### Acknowledgments

This study was supported by the Québec Ministry of Natural Resources. We are grateful to David Hilbert, Naomi Cappuccino, Daniel Gagnon, Sylvie Gauthier, Michèle Bernier-Cardou, Norma Fowler's discussion group, at the Department of Botany of the University of Texas, Tom Philippi, Donald F. Clark and two anonymous reviewers for their helpful comments on an earlier version of the manuscript and improvement of the English. We also thank Denis Lavertu, France Conciatori, Danielle Charron, Sophie St-Louis and Jacques Tardif for help in the field.

## 2.6 Literature cited

- Ahlgren, C.E. (1960) Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in north-eastern Minnesota. *Ecology* 41, 431-445.
- Archibold, O.W. (1979) Buried viable propagules as a factor in post-fire regeneration in northern Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 57, 54-58.
- Bergeron, Y. (1991) The influence of island and mainland lakeshore landscapes on the boreal forest fire regimes. *Ecology* 72, 1980-1992.
- Bergeron, Y & Charron, D. (1994) Posture stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendrochronological approach. *Ecoscience* 1, 173-184.
- Bergeron, Y. & Dubuc, M. (1989) Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79, 51-63.
- Boesch, D.F. (1974) Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems. *In: Structure, functioning and management of ecosystems.* pp.109-114. Procedures of the First International Congress of Ecology, PUDOC, Wageningen.
- Carleton, T.J. & P.J. Maycock. (1980) Vegetation of the boreal forests south of James-Bay: non-centred component analysis of the vascular flora. *Ecology* 61, 1199-1212.
- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist* 111, 1119-1144.

- Connell, J.H. & Sousa, W.P. (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* 121, 789-824.
- De Grandpré, L., Gagnon, D. & Bergeron, Y. (1993) Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* 4, 803-810.
- Elton, C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen London.
- Frank, D.A. & MacNaughton, S.J. (1991) Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from 1988 Yellowstone drought. *Oikos* 62, 360-362.
- Halpern, C.B. (1988) Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. *Ecology* 69, 1703-1715.
- Harrison, G.W. (1979) Stability under environmental stress: Resistance, resilience, persistence and variability. *American Naturalist* 113, 659-669.
- Hill, M.O. (1979) DECORANA-A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University, Ithaca, New-York.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47-58.
- Holling, C.S. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 1-23.
- Horn, H. S. (1974) The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 25-37.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93, 145-159.

- Legendre, L. & Legendre, P. (1984) *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques*. Masson, Presses de l'Université du Québec, Québec 335p.
- MacArthur, R.E. (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36, 533-536.
- MacNaughton, S. J. (1977) Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist* 111, 515-525.
- Malanson, P.G. and L. Trabaud. 1987. Ordination analysis of components of resilience of *Quercus coccifera* garrigue. *Ecology* 68: 463-472.
- May, R.M. (1973) *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton: Princeton University Press. 235 pp.
- Morin, H., Laprise, D. & Bergeron, Y. (1993) Chronology of spruce budworm outbreaks in the Lake Duparquet region, Abitibi, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 1497-1506.
- Pielou, E.C. (1975) *Ecological diversity*. John Wiley & Sons, New York.
- Pimm, S.L. (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307, 321-326.
- Roberts, M.R. & Gilliam, F.S. (1995) Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. *Ecological Applications* 5, 969-977.
- Romme, W.H. (1982) Fire and landscape diversity in subalpine forests of Yellowstone National Park. *Ecological Monographs* 52, 199-221.
- Rowe, J.S. (1983) Concepts of fire effects on plant individuals and species. *In*: Wein, R.W. & MacLean, D.A. (eds.) *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. *Scope* 18, 135-154. Wiley and Sons, New York.

- Sousa, W.P. (1980) The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species life histories. *Ecology* 60, 1225-1239.
- Sutherland, J.P. (1981) The fouling community at Beaufort, North Carolina. *American Naturalist* 118, 499-519.
- Tilman, D. (1996) Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- Tilman, D. & Downing, J.A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367, 363-365.
- Vincent, J.S. & Hardy, L. (1977) L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire Québécois. *Géographie Physique et Quaternaire* 31, 357-372.
- Westman, W.E. (1978) Measuring the inertia and resilience of ecosystems. *BioScience* 28, 705-710.
- Westman, W.E. & O'Leary, J.F. (1986) Measures of resilience: The response of coastal sage scrub to fire. *Vegetatio* 65, 179-189.

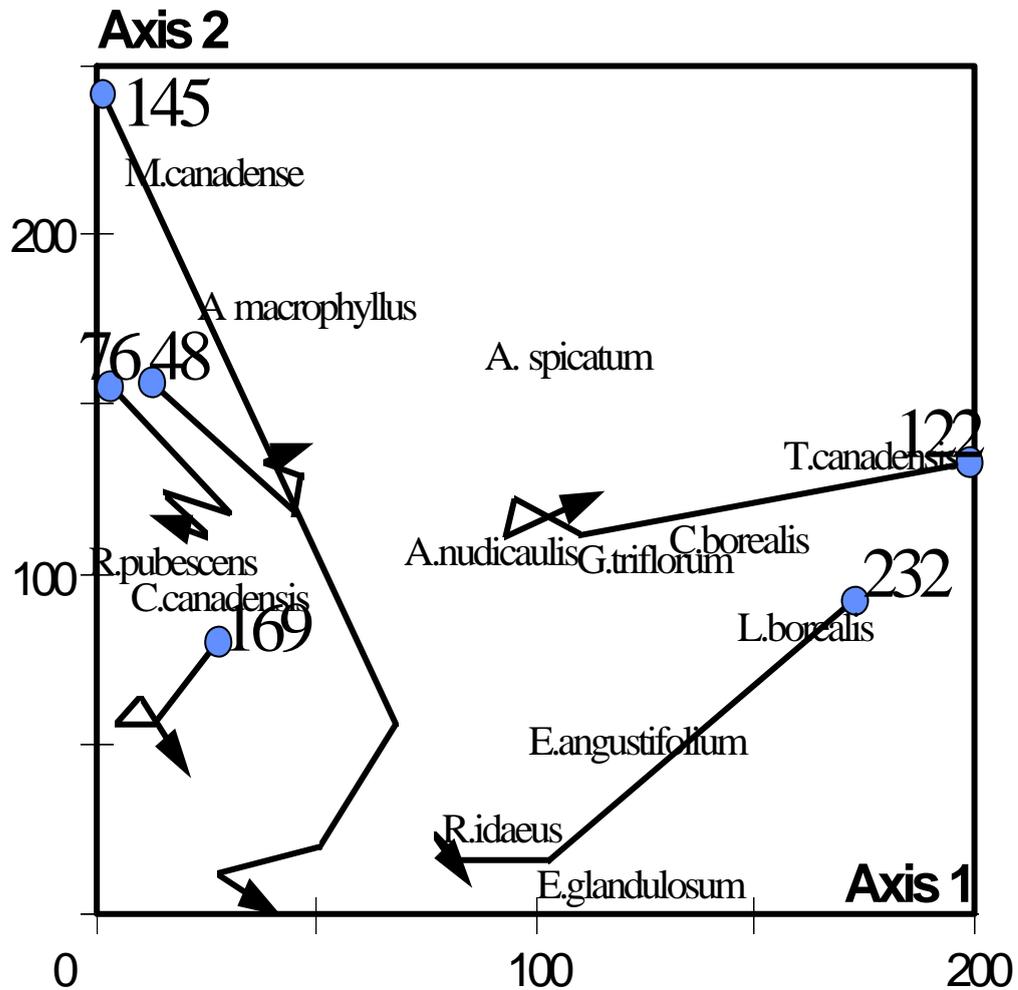


Figure 2.1 Detrended Correspondence Analysis (DCA) of the understorey vegetation following artificial gap formation. The vectors drawn on the ordination diagram represent the magnitude and the direction of the changes in species composition and abundance from before gap formation up to 4 years afterwards. Each dot indicates the position of a quadrat before gap formation and the arrow head, the position of the same quadrat 4 years afterwards. The numbers indicate the position of each quadrat before gap creation and refer to stand age. The position of the most important species associated to the gradient is also shown on the diagram.

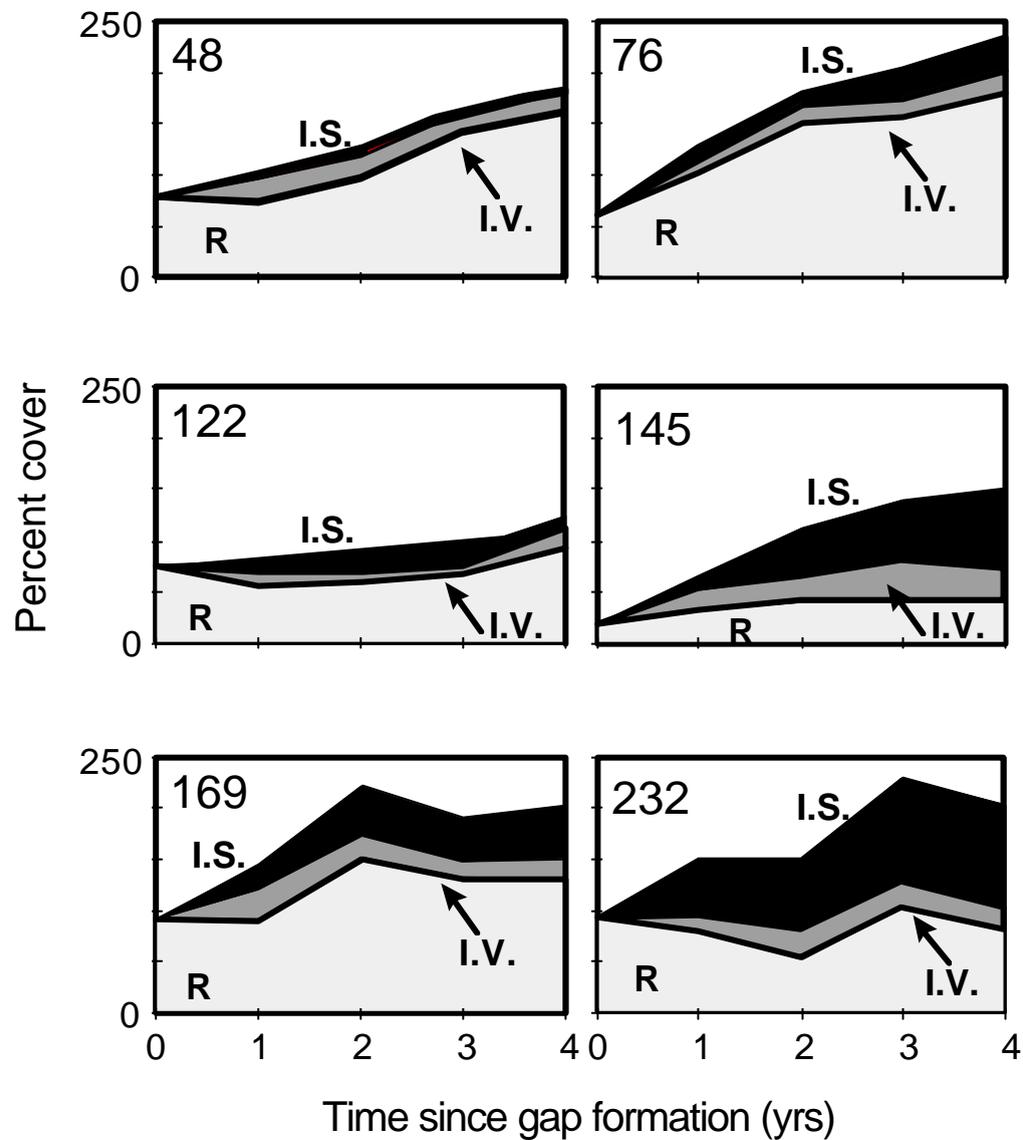


Figure 2.2 Changes in understorey mean cover values for each community following artificial gap formation. Species were grouped in three different categories according to whether they were present before gap formation (resident=R), invaded the quadrats from seed dispersal (I.S.), or invaded by vegetative propagation (I.V.).

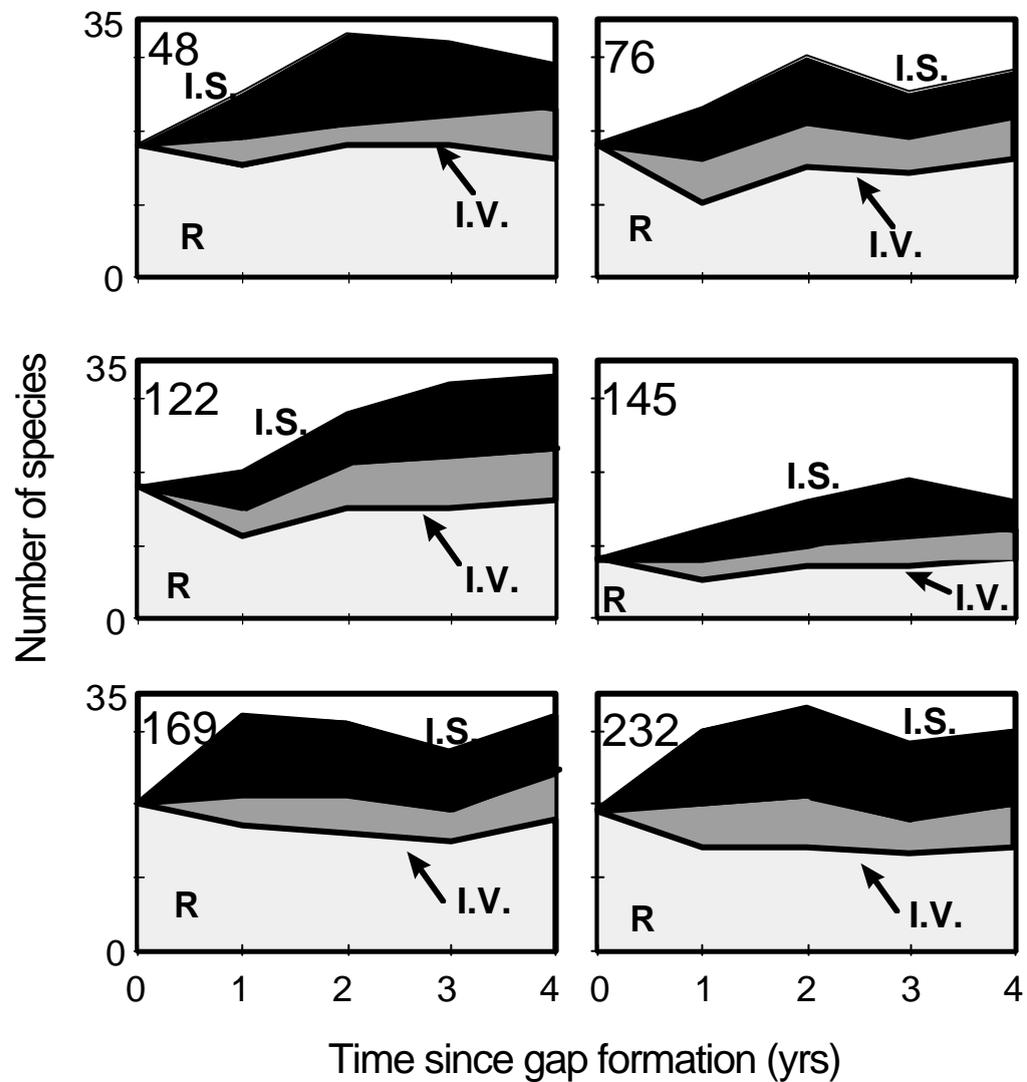


Figure 2.3 Changes in total number of species within each community following artificial gap formation. Species were grouped in three different categories according to whether they were present before gap formation (resident=R), invaded the quadrats from seed dispersal (I.S.), or invaded by vegetative propagation (I.V.).

Table 2.1 Mean of richness, diversity and of the changes in species composition and abundance (mean character distance index) for each post-fire age. Standard deviation are in paranthesis.

Post-fire age (yrs)	Richness	Diversity (exp(H))	Distance index
48	10.5 (2.4)	5.42 (2.01)	16.9 (6.6)
76	10.0 (1.0)	5.39 (0.64)	25.8 (6.7)
122	9.8 (2.6)	3.95 (0.62)	18.9 (8.4)
145	4.5 (1.3)	3.28 (1.12)	36.0 (11.3)
169	13.5 (2.2)	7.76 (1.93)	16.1 (2.7)
232	11.0 (2.1)	5.01 (0.48)	23.0 (1.6)

## Chapitre III

Modeling changes in two co-occurring disturbance regimes, fire and spruce budworm epidemics, on understory species diversity in the southern boreal forest.

Louis De Grandpré (1)

and

David W. Hilbert (2)

(1) Groupe de Recherche en Ecologie Forestière  
Université du Québec à Montréal  
C.P. 8888, Succ. Centre-Ville  
Montréal, Québec, Canada  
H3C 3P8

(2) CSIRO  
Centre for Tropical Research  
Atherton, Queensland  
Australia

Soumis à *Journal of Ecology*

## Résumé

Le régime des perturbations est un facteur important qui influence la diversité végétale. Les changements climatiques prévus, ainsi que l'action directe de l'homme pourront le modifier. Dans le sud de la forêt boréale, la combinaison de feux de forêts et d'épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette influence la diversité aux niveaux de l'habitat et du paysage. Un modèle prédictif, qui intègre la combinaison des deux principaux types de perturbations qui caractérisent le sud de la forêt boréale, a été développé dans le but d'analyser les changements de la diversité des plantes de sous-bois en fonction d'un changement du régime des perturbations, aux niveaux de l'habitat et du paysage. Au total, six espèces, parmi les plus communes et réparties à l'intérieur de trois groupes, définis en fonction des stratégies vitales des espèces, sont inclus dans le modèle. Le choix des espèces de même que leur distribution à l'intérieur des groupes a été déterminé de sorte à refléter les patrons de diversité et d'abondance observés le long du gradient successional après feu, dans le sud de la forêt boréale. La croissance de chacune des espèces a été simulée dans quatre sites différents, dont l'ensemble constitue le paysage. Des perturbations (feux et épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette) peuvent survenir indépendamment dans chacun des sites. La diversité du sous-bois est analysée à l'échelle de l'habitat et du paysage selon différentes fréquences de perturbation. Avec seulement le feu comme élément de perturbation, les résultats montrent que la diversité du paysage est maximale selon un cycle de feu qui varie entre 75 et 125 ans. La courbe de diversité selon le cycle de feu correspond à l'hypothèse des perturbations intermédiaires de Connell. L'ajout de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au système contribue à augmenter la diversité à l'échelle du paysage. A l'échelle de l'habitat, le changement de la fréquence des feux a un effet important sur les patrons de diversité pour les jeunes communautés successionales après feu. L'effet de la tordeuse a des répercussions sur la diversité qui s'observent tout le long du gradient successional.

## Abstract

The disturbance regime is an important factor which influences plant species diversity. Predicted climatic changes, as well as direct human action can modify it. In the southern boreal forest, the combination of fire and spruce budworm outbreaks influence diversity at the habitat and landscape level. A simulation model was developed to look at the effect of a change in disturbance frequency and type on understory species diversity, at the habitat and landscape levels. The model is based on the spectrum of life history strategies for the species found in the boreal forest. The model includes six of the most common species found in the southern boreal forest and their growth patterns were adjusted to reflect the abundance patterns of each species as it was measured along a chronosequence. The growth of each species is simulated in four sites, which together constitute the landscape. In each site, fire and spruce budworm outbreaks could occur independently. Understory diversity is analyzed at the habitat and landscape levels with various disturbance frequencies. With only fire as a disturbance, landscape diversity is highest with fire cycles varying between 75 and 125 years. The observed diversity pattern as a function of fire cycle fits Connell's intermediate disturbance hypothesis. The addition of the spruce budworm outbreaks in the system contributes to increase landscape diversity. At the habitat level, the change in fire frequency has an important impact on diversity patterns for young successional communities following fire. The addition of the spruce budworm outbreaks has effects on habitat diversity which are noticeable along all of the successional gradient.

### 3.1 Introduction

Fire is a major disturbance structuring the vegetation mosaic in the boreal forest (White 1979; Heinselman 1981; Pickett and White 1985), and plant diversity, to some extent, reflects the fire regime of a particular region. Changes in fire frequency are predicted as a result of anticipated climatic change. For the southern boreal forest, Bergeron and Flannigan (1995) predicted a decrease in fire frequency with a two-fold increase in atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. Conversely, Flannigan and Van Wagner (1991) predicted under the same scenario an overall increase in fire severity and area burned, for Canada. The contradicting results of these two studies are explained by either a lack of accuracy of the simulation model, or a high variability in the response to climatic changes (Bergeron and Flannigan 1995).

Over the landscape, a change in fire frequency will affect the assemblage of plant communities and influence landscape diversity (Romme 1982; Romme and Knight 1987; Bergeron 1991). The assemblage of species in a community is also to some extent under the influence of the fire regime where, fire recurrence and intensity play a role in allowing or precluding the presence of some species during the course of succession (Johnson 1979; Rowe 1983; Clark 1990). It has been hypothesized that diversity is maximized at intermediate levels of disturbance where species that are both intolerant and tolerant to, or that require disturbance will coexist (Connell 1978). The fundamental assumption of this hypothesis is that a trade-off exists between the ability of a species to tolerate disturbance and its ability to compete (Collins *et al.* 1995).

Boreal plant species present various adaptive strategies to maintain themselves in the context of recurrent disturbance. The species can be classified in different groups according to their ability to tolerate disturbance, their successional status, their reproductive strategy, and their competitive ability (Noble and Slatyer 1980; Rowe 1983; Halpern 1989; Noble and Gitay 1996). Rowe (1983) has identified five major groups of species based on life history strategies for boreal forest ecosystems: invaders, evaders, resisters, endurers and avoiders (see Rowe 1983 for detailed descriptions). The abundance of each of these groups over the landscape or in a plant community is largely determined by the fire frequency (Johnson 1979). At one end of the spectrum with very frequent fires, invaders will be more abundant, while at the other end avoiders would dominate the landscape.

Using the classification of Rowe (1983) we developed a simulation model to examine the effect of a change in disturbance regime over landscape and habitat diversity of boreal understory plant species. The model is based on a chronosequence study done in the southern boreal forest by De Grandpré *et al.* (1993), where it was found that, along with fire, recurrent spruce budworm outbreaks were controlling understory species diversity. Since it is impossible to model all understory species, we used six of the most abundant species, separated in three different groups according to their life history strategies. The model was build to represent the observed abundance patterns of each species under the actual disturbance regime and, then used to look at different disturbance regime scenarios.

Bergeron (1991) showed that fire cycle in the southern boreal forest has increased since the end of the Little Ice Age, as a consequence of climatic changes. It has been hypothesized that the increase in fire cycle length may be related to a reduced frequency of

drought periods since the end of the Little Ice Age (Bergeron and Archambault 1993). Since community composition and species diversity in the boreal forest are influenced by the disturbance regime, this observed change in fire cycle length may have had an impact on understory species diversity. As an exploratory tool the model was used to examine the effect of fire frequency on landscape and habitat diversity of the understory species. Along with fire, spruce budworm outbreaks were also included as a disturbance in the model to assess their impact on diversity. Spruce budworm outbreaks affect the community assemblage of old successional communities by increasing species diversity (De Grandpré *et al.* 1993). However, nothing is known of their effect on further community development following fire (past disturbance history). Another objective of the study was to measure the effect of changing the variance over the mean fire frequency on both landscape and habitat diversity. The time variability between fire events may, along with fire frequency, influence species diversity. All of these objectives seek to test Connell's intermediate disturbance hypothesis, as well as provide empirically based predictions on understory diversity given different combinations, in terms of the frequency of disturbance events by fire and spruce budworm epidemics, which are likely to change as climate changes and human impact increases.

### 3.2 Description of the model

De Grandpré *et al.* (1993) described the changes in understory species composition and abundance along a successional gradient after fire in the southern boreal forest. Based on their results and from another study of De Grandpré and Bergeron (chapitre II), we chose six understory species that are the most typical and the most abundant along the successional gradient. The model was build so that we could represent the observed abundance patterns of each species along the successional gradient, under the actual disturbance regime.

The model simulates the changes in biomass of these species in four different sites in combination with biomass changes of the tree species (deciduous and coniferous). The four sites were considered to be similar and the same parameters and equations were used in all of them. The combination of the four sites constitutes the landscape. In each of the sites, two different types of disturbances could occur (fire and spruce budworm outbreaks). The occurrence of a disturbance in a site is independent of a disturbance occurring in any other. The probability of occurrence of a fire is related to the time elapsed since last fire, while for a spruce budworm outbreak it is related to the biomass of conifers in the site. Simulations were done either with fire alone as a disturbance, or with both fire and spruce budworm outbreaks.

The classification of Rowe (1983) is used to divide the species into three categories. The first is the “invaders”, species with a high growth rate and short life cycle. In this group we chose two species: *Epilobium angustifolium* and *Rubus idaeus* (Table 3.1). The second group represents the “endurers” which includes the majority of species

found in the boreal forest. Compared to “invaders”, “endurers” have a lower growth rate but can persist under a closed canopy. However, with increasing time since last disturbance, their abundance will decrease with the decrease in light availability. Species in this group can resist fire and resprout rapidly afterwards (Ahlgren 1960; Archibold 1979; De Grandpré *et al.* 1993). In this category we chose three species: *Aster macrophyllus*, *Aralia nudicaulis* and *Acer spicatum* (Table 3.1). The last group represents the “avoiders”, or K-selected species (Pianka 1970). Species in this group have a slow growth rate, and some of them are late colonizers. They are killed by fire and grow well under a closed canopy (Table 3.1). In this last group we chose one species: *Taxus canadensis*, which will dominate the understory in dd successional communities. The species were chosen so that they represent a gradient of different life history strategies, which has allowed them to be dominant under particular conditions along the successional gradient.

Although the four sites were independent units in terms of disturbance probability, seed dispersal from one site to another is represented in the model. Clark and Yuan (1995) showed that artificially high levels of diversity are predicted for models of forest tree dynamics where seed dispersal is constant. Consequently, seed production in the model is partly a function of the vegetative biomass present in all sites. The biomass of seeds which disperse from a site is a function of the biomass of each species in each site and their dispersal ability. A constant minimal amount of seed biomass also reaches all sites each year.

The model can be described as three different submodels. One simulates gains and losses in biomass, another disturbance, and the last models seed production, dispersal and germination. Gains and losses in biomass are dependent on light availability. Light

was shown to be the primary factor controlling growth in an experimental canopy removal experiment (De Grandpré and Gagnon, chapitre IV). Beer's law is used to model the control of biomass over light availability and light absorption in the simulations. Species specific light absorption coefficients were estimated from the reaction of each species to light availability as defined by their respective life history strategies.

### 3.2.1 Tree growth

Canopy growth is simulated in each site using two categories of trees: deciduous ( $D$ ) and coniferous ( $C$ ) species. In the southern boreal forest, deciduous species (*Populus tremuloides* and *Betula papyrifera*) are early successional, while the conifers (mostly *Abies balsamea* and a small amount of *Thuja occidentalis*, therefore modeling is based on the simplification that all conifers are *Abies balsamea*) are late successional (Bergeron and Dubuc 1989; Bergeron and Charron 1994). Both groups are susceptible to fire but only *Abies balsamea* is affected by spruce budworm outbreaks. Seed production is not simulated for the trees and growth is not dependent on light availability. However, canopy growth has a direct effect on light availability for the understory species.

Conifer tree biomass ( $C$ ) is a function of conifer growth rate ( $G_c$ ), loss of conifer tree biomass due to fire ( $F_c$ ), and spruce budworm outbreaks ( $S_c$ ) and is given by

$$C(t + \Delta t) = C(t) + (G_c - F_c - S_c)\Delta t. \quad (1)$$

Deciduous tree biomass ( $D$ ) is a function of deciduous tree growth rate ( $G_d$ ) and, loss of deciduous tree biomass due to fire ( $F_d$ ) and is given by

$$D(t + \Delta t) = D(t) + (G_d - F_d)\Delta t \quad (2)$$

where all state variables have the units  $\text{kg ha}^{-1}$ .

Conifer tree growth rate is given by

$$G_c = g_c * C(t), \quad (3)$$

where the relative conifer tree growth rate ( $g_c$ ) is given by a beta function

$$g_c = aC(t)^d (B_s - C(t))^u. \quad (4)$$

$B_s$  is the maximum conifer tree biomass (when  $g_c=0$ ), parameters  $d$  and  $u$  determine the shape of the function while  $a$  determines the maximum value of  $g_c$ .

Deciduous tree growth rate is given by

$$G_d = g_d * D(t) \quad (5)$$

where the relative deciduous tree growth rate ( $g_d$ ) is given by the difference between relative total growth rate of trees ( $g_a$ ) and  $g_c$  ( $g_d = g_a - g_c$ ). The factor  $g_a$  decreases linearly as a function of total tree biomass, given by

$$g_a = -m(C(t) + D(t)) + w. \quad (6)$$

Parameters ( $m$ ) and ( $w$ ) are growth rate coefficients.

The loss of conifer tree biomass due to fire is

$$F_c = I(C(t) - h), \quad (7)$$

and the loss of deciduous tree biomass due to fire is

$$F_d = I(D(t) - z). \quad (8)$$

When a fire occurs,  $C$  and  $D$  are set to a minimum biomass value given by  $h$  for the coniferous and  $z$  for the deciduous species. These values are determined by a random uniform number which varies between 1000 and 2000 kg ha<sup>-1</sup> for the coniferous species and between 2000 and 3000 kg ha<sup>-1</sup> for the deciduous species. Parameter  $I$  controls the occurrence of fire and is 1 when the probability of fire ( $P_f$ ) is equal or greater than a random uniform number ( $I = 0$  in all other situations). The probability of fire is a function of time elapsed since last fire ( $t_f$ ) modeled by a cumulative probability density function (Weibull function) (Johnson 1979)

$$P_f = (1 - e^{-s}), \quad (9)$$

$$\text{where } s = -(t_f / b)^c. \quad (10)$$

Parameters  $b$  and  $c$  influence, respectively, the steepness and skewedness of the function. Varying  $c$  influences the variance around the mean fire cycle, and  $b$  modifies

the recurrence of fire,  $t_f$  becomes 0 when  $P_f > \text{rnd}$ . Parameter  $b$  is dimensioned in years and parameter  $c$  is dimensionless.

The loss of conifer tree biomass due to a spruce budworm outbreak is given by

$$S_c = \mathbf{g}(C(t)L_s) \quad (11)$$

where  $\mathbf{g}$  controls the occurrence of outbreaks and is 1 when the probability of occurrence of a spruce budworm outbreak ( $P_s$ ) is equal or greater than a random uniform number ( $\mathbf{g} = 0$  in all other situations).  $L_s$  is the relative loss rate of conifer biomass associated with a spruce budworm outbreak. Again a Weibull function,

$$P_s = (1 - e^{-p}), \quad (12)$$

is used, where

$$p = -(C(t) / b_t)^c. \quad (13)$$

This is the same equation as is used for fire, except that outbreak probability is determined by total conifer biomass in each site. Varying  $c$  influences the variance around the mean spruce budworm outbreak cycle and  $b_t$  determines the recurrence rate of outbreaks. Parameter  $b_t$  is dimensioned in kg and parameter  $c$  is dimensionless.

Spruce budworm outbreaks last for a long period of time in nature and the mortality rate of trees increases with time elapsed since the beginning of the outbreak up to a maximum, and then decreases until the end of the outbreak (Morin *et al.* 1993). To

simulate this pattern, a beta function is used to express the varying relative loss rate of conifer tree biomass due to spruce budworm outbreaks ( $L_s$ ) and is given by

$$L_s = \mathbf{b}(t_s - 0)^w (10 - t_s)^p \text{ for } t_s \leq 10. \quad (14)$$

Biomass loss is influenced by the time elapsed since the beginning of the outbreak ( $t_s$ ).  $L_s$  increases with  $t_s$  to attain its maximum at around 5 years and then decreases to 0 after 10 years. Parameters ( $w$ ) and ( $p$ ) influence the shape of the function so that  $L_s$  will be maximum when  $t_s$  is close to 5 years and parameter  $\mathbf{b}$  adjusts the limits of  $L_s$ . Time elapsed since last outbreak ( $t_s$ ) becomes 0 when  $P_s > \text{md}$ .

### 3.2.2 Understory species

The basic equation form for understory species biomass ( $U_s$ ) is the same for all of the six species and is a function of understory species growth rate ( $G_s$ ), biomass from germination ( $R_s$ ), biomass loss due to fire ( $F_s$ ), and biomass loss rate ( $M_s$ ). It is given by

$$U_s(t + \Delta t) = U_s(t) + (G_s + R_s - F_s - M_s)\Delta t. \quad (15)$$

The growth rate ( $G_s$ ) of each understory species is a function of light availability given by

$$G_s = r_s \mathbf{f}_i, \quad (16)$$

where  $r_s$  is the growth parameter of species  $s$  and  $f_i$  is light absorption at level  $i$ . According to the life history strategies of each species, parameter  $r_s$  (Table 3.2) is adjusted so that each biomass curve will represent what was observed in the field (De Grandpré *et al.* 1993; Bergeron unpublished data). Furthermore, parameter  $r_s$  is influenced by light availability ( $1-f_{i-1}$ ) and follows

$$r_s = r_{s,\max} - (r_{s,\max} - r_{s,\min})(1 - f_{i-1}), \quad (17)$$

for shade tolerant species and,

$$r_s = r_{s,\min} + (r_{s,\max} - r_{s,\min})(1 - f_{i-1}), \quad (18)$$

for shade intolerant species.

The forest is divided in six layers according to the relative height of each species. The trees constitute the first two layers and receive full light. As biomass increases, light absorption increases according to an exponential saturation function ,

$$f_i = (1 - f_{i-1}) \left( 1 - e^{(-w_s * U_s)} \right), \quad (19)$$

where, ( $w_s$ ) is the light absorption constant of species  $s$ . Biomass gains due to seed germination ( $R_s$ ) are,

$$R_s = P_s * g_s, \quad (20)$$

where,  $P_s$  is seed biomass of species  $s$  and  $g_s$  is the relative germination rate for species  $s$ .  $P_s$  is a function of seed rain ( $s_s$ ),  $R_s$ , and seed mortality ( $W_s$ ) and is given by

$$P_s(t + \Delta t) = P_s(t) + (s_s - R_s - W_s)\Delta t. \quad (21)$$

Seed rain ( $s_s$ ) is a function of understory species biomass in each of the four sites ( $U_{s,j}$ ) and the average seed mass of species  $s$  ( $m_s$ ). This relationship was developed by Shipley and Dion (1992) from regression analysis using various herbaceous species. We modified the equation in order to take into account seed dispersal ( $d_s$ ) and seed viability ( $v_s$ ). The function is given by

$$s_{s,j} = 1.4(U_{s,1} + U_{s,2} * d_s + U_{s,j} * d_s)^{93} * m_s^{.22} * v_s + Q_s, (22)$$

where  $Q_s$  is a constant corresponding to the minimal quantity of seed biomass reaching the site each year. We considered that at least half of the seeds produced were not viable, and therefore understory species biomass is multiplied by a factor of 0.5. Then, to account for seed dispersal, we assumed that from 1 to 25 % of the seeds produced (according to the species) are able to reach a particular site. Seed dispersal is determined by species characteristics and a uniform random number. For example, a seed of *Epilobium* would have a higher probability to reach another site than a seed of *Taxus*. Fireweed seeds are wind dispersed and very light, compared to Yew seeds which are heavy and dispersed by animals.

The biomass of seeds which do not germinate die the same year so seed mortality ( $W_s$ ) is given by

$$W_s = (1 - g_s) * P_s(t). \quad (23)$$

One of the 6 understory species, *Rubus idaeus* has a dormant seed bank with an estimated viability of 50 years (Young and Young 1992). For this species, seed mortality ( $W_R$ ) is given by

$$W_R = P_R(t) * q_R(1 - g_R). \quad (24)$$

where parameter  $q_R$  adjusts seed viability to 50 years.

The relative germination rate ( $g_s$ ) is influenced by light availability at the lowest level, given by

$$g_s = z(1 - f_5)^y (f_5)^x, \quad (25)$$

(a beta function), where parameters  $y$  and  $x$  determine the shape of the function while  $z$  determines the maximum value of  $g_s$ .

The loss terms of equation (15) are biomass loss due to fire ( $F_s$ ) and to light availability ( $M_s$ ). Depending on the category to which a species is part of (invader, endurer or avoider), either all its biomass would be destroyed after a fire or a certain quantity would remain (table 3.2).

When a fire occurs, the biomass of invaders is set to 0 and these species have to reinvade the site through seed dispersal. Avoiders are also destroyed by fire and the

biomass is set to a minimum determined by a random uniform number varying between 40 and 60 kg ha<sup>-1</sup>. For the endurers, the amount of biomass present after fire is related to the biomass ( $U_s$ ) present the year the fire occurred. The gain in biomass given by a fraction of ( $G_s$ ) before the fire occurred, will constitute the biomass present in the site following fire.

Yearly biomass loss ( $M_s$ ) is influenced by light availability from level  $i-1$  ( $1-f_{i-1}$ ). The general form of the equation is

$$M_s = U_s(t)(l_s * (1 - f_{i-1})). \quad (26)$$

where,  $l_s$  is a biomass loss parameter. In relation to light availability, the loss rate of biomass varies according to the life history characteristics of each species (Table 3.2).

For shade tolerant species, the loss rate of biomass decreases with the decrease in light availability (table 3.2) and is given by

$$l_s = l_{\min,s} + (l_{\max,s} - l_{\min,s})(1 - f_{i-1}). \quad (27)$$

where  $l_{\min,s}$  and  $l_{\max,s}$  are, respectively, the minimum and maximum loss rate of biomass for species  $s$ .

For shade intolerant species, the loss rate of biomass increases with a decrease in light availability (table 3.2) and is given by

$$l_s = l_{\max,s} - (l_{\max,s} - l_{\min,s})(1 - f_{i-1}). \quad (28)$$

### 3.2.3 Simulations

To examine and compare the predicted diversity pattern to the observed one, simulations were made with a fire cycle of 100 years and including spruce budworm outbreaks. We then investigated several disturbance regimes by changing the fire frequency and excluding or including spruce budworm outbreaks from the system. We also considered the effect of changing the variance of the mean fire cycle on diversity. Three different scenarios were chosen: a low standard deviation (less than 10 years) an intermediate one (close to 20 years) and a high one (more than 50 years). For the calculation of the fire cycle, the time elapsed between two fires is kept for each site and at the end of the simulation the mean is calculated and considered as the fire cycle. Each simulation was run for 1500 years with the results of the first 500 years excluded from the calculation of diversity. The Shannon-Weiner index is used for computing both landscape and habitat diversity.

Landscape diversity is based on the representation of the six understory species in the four interacting sites and for each time step. Landscape diversity is calculated based on the total biomass of all species in the four sites, each year of the simulation. At the end of each simulation, the mean diversity is calculated. Habitat diversity is calculated for each site at several time periods following fire (5, 10, 25, 50, 75, 100 and, 125 years). Thus, the diversity pattern through time is obtained for the various disturbance regimes.

### 3.2.4 Sensitivity analyses

Sensitivity analyses were done to evaluate the effect of seed production and dispersal on landscape diversity. Three scenarios were analyzed: 1) constant seed dispersal, 2) seed production and dispersal in relation to biomass of each species, and 3) the combination of both 1 and 2. We performed an analysis on the effect on landscape diversity of the number of sites included in the model. Finally, the effect of the number of species on landscape diversity was also analyzed. The number of species was increased to nine, and the obtained diversity patterns compared to the ones with only six species included in the model.

### 3.3 Results

#### 3.3.1 Sensitivity analyses

The pattern of landscape diversity as a function of the fire cycle was affected when the scenario of seed production and dispersal was changed (Table 3.3). Landscape diversity was higher with a constant seed production and dispersal, than with only seed production and dispersal as a function of species biomass. However, the diversity patterns as a function of fire cycle length were quite different than with the combination of both scenarios in the simulations. The effect of combining both scenarios of seed production and dispersal revealed a sharper landscape diversity pattern.

The effect of reducing the number of sites on landscape diversity resulted in a decrease in landscape diversity (Table 3.3). Furthermore, with less than three sites, the landscape diversity pattern as a function of fire cycle length, starts to differ in comparison with three sites and more. Although increasing the number of species included in the model revealed higher landscape diversity levels than with only six species, the diversity patterns were similar (Table 3.3).

#### 3.3.2 Predicted and observed diversity

In order to analyze the behavior of each species along the successional gradient (Figure 3.1a), a simulation was done with a fire cycle of 100 years which is typically observed in the southern boreal forest (Bergeron 1991). In the simulation, the invading species which are shade intolerant dominate the site for the first 20 years following

disturbance and disappear after 30 to 50 years. They are then replaced by more shade tolerant species which reach their maximum biomass between 40 and 60 years after fire. As light slowly decreases in the understory, even more shade tolerant species become dominant after 100 years (Figure 3.1a). Simulations were also done with spruce budworm outbreaks included in the model (Figure 3.1b). The addition of the spruce budworm outbreaks had an impact on the abundance of all the species over the first 100 years of succession. The invaders were more abundant in the early phase of succession than they were when only fire was included in the model. However, they do not persist longer in the understory and disappear less than 40 years following fire. The most important change in species patterns was observed for the endurers. These three species reached their maximum abundances' earlier when spruce budworm outbreaks were included in the model (Figure 3.1b). Furthermore, they were stable at their maximum biomass for a long period of time before starting to decrease when light decreases in the understory (Figure 3.1b). The late successional species approximately follow the same pattern whether or not spruce budworm outbreaks are included in the simulations (Figure 3.1b). The only noticeable difference was observed from 75 to 100 years following disturbance, where the increase in biomass is less under both disturbance regime combined.

### 3.3.2 Validation

One way to validate the model is to compare the understory diversity predicted by the model to the observed diversity of boreal understory communities along a successional gradient after fire (De Grandpré *et al.* 1993) (Figure 3.2). Since spruce budworm outbreaks have occurred frequently during the past century (Morin *et al.* 1993) they were included in the model along with fire. Although the levels of predicted diversity are much lower (only six species were included in our model) to what is observed in the southern

boreal forest, both patterns of diversity are similar along the successional gradient. Diversity is highest for the youngest community and then decreases as typical invaders disappear from the community in association with canopy closure. Around 75 years after fire, diversity increases again and then decreases drastically afterwards. In older communities the observed increase in diversity is due to a spruce budworm outbreak which particularly affected the 167 and 174 year old communities. The same pattern is obtained with the simulations, where the effect of spruce budworm outbreaks affected understory communities of 120 years and older (Figure 3.2). A linear regression between predicted and observed diversity values yielded an  $R^2$  of 0.61. In general, the diversity pattern between observed and predicted diversity were similar, with the exception of one site where observed diversity is much higher than the predicted value.

### 3.3.3 Disturbance regime and landscape diversity

Simulations of landscape diversity were done under six fire cycles with and without spruce budworm outbreaks. Simulations were also repeated three times with different variance around the mean fire cycle. Changing the variance over the mean fire cycle, with or without spruce budworm outbreaks, affected landscape diversity (Figure 3.3). When only fire is included in the model as a disturbance, increasing variance around the mean fire cycle changed the landscape diversity pattern (Figure 3.3). With a small and an intermediate variance (Figure 3.3a and b), the maximum landscape diversity is observed with an intermediate fire cycle (between 75 and 125 years). However, increasing the variance resulted in a pattern where diversity is highest with short fire cycles and then decreases continuously with increasing the length of the fire cycle (Figure 3.3c). The peak of highest diversity is shifted towards shorter fire cycles as the variance around the mean fire cycle increases.

When spruce budworm outbreaks are included in the model in combination with fire, they shift the maximum predicted landscape diversity to longer fire cycles (Figure 3.3). The addition of spruce budworm outbreaks in the model increase landscapes diversity in comparison to fire alone. These increases in diversity were more noticeable under longer fire cycles (Figure 3.3). With a small variance around the mean fire cycle (Figure 3.3a) the impact of both disturbances contributes to increase landscape diversity in comparison to fire alone. These increases in landscape diversity start to be noticeable with fire cycles of 125 years (Figure 3.3a). With more variability around the mean fire cycle length, the diversity patterns appear to diverge earlier (i.e. with shorter fire cycles) (Figures 3.3b and 3.3c).

#### 3.3.4 Disturbance regime and habitat diversity

The understory species were submitted to four fire cycles (75, 100, 125 and 150 years) and habitat diversity was calculated at various times following the last fire. The same simulations were done with a low (Figure 3.4) and high variability (Figure 3.5) around the mean fire cycle. The change in fire cycle had greater effect on the diversity of younger successional communities than older ones (Figures 3.4 and 3.5).

With a small variance around the mean fire cycle, habitat diversity of young successional communities decreases as fire cycle is increased (Figure 3.4a to d). These lower diversities, with increasing fire cycle length, are observed for the first 15 years following fire (Figure 3.4). The inverse pattern is observed 25 years after disturbance, where diversity increases as fire cycle is increased. A change in fire cycle does not appear to have much effect on diversity in older successional communities. The general diversity pattern predicted at the habitat level showed that much of the variability observed in

diversity occurred in the first 25 years following fire. The longer the fire cycle, the greater the variability in diversity for these first years. Although changes in diversity still occur after the first 25 years, they are much less pronounced. Diversity increases from 50 to about 75 years after fire, but then rapidly decreases in older communities as late successional species become increasingly dominant.

One of the important effects of increasing the variability around the mean fire cycle is that old communities (125 years and older) were sometimes able to develop under short fire cycles (75 years fire cycle and less), before a fire could occur (Figure 3.5). Thus, the diversity pattern in the first years following fire is different to what is observed with a small variability around the mean fire cycle (Figures 3.5a to 3.5d). Increasing fire cycle length did not have an impact on habitat diversity observed in the youngest community (Figures 3.5a to 3.5d). However, the diversity pattern observed for the following years is comparable to the one observed with a smaller variability around the mean fire cycle (Figures 3.4 and 3.5).

Spruce budworm outbreaks have a large impact on habitat diversity (Figure 3.4 and 3.5). The same fire cycles were kept for the simulations but, spruce budworm outbreaks could occur in each site depending on the biomass of conifers. With a fire cycle of less than 100 years and a small variance, the probability of spruce budworm outbreaks is low because there are rarely enough conifers in the system so that an outbreak can occur before a fire does. For these short fire cycles, even if there were some outbreaks over the course of 1000 years of simulation, the impact on habitat diversity is not noticeable (Figure 3.4). However, with a high variability of the mean fire cycle, which allows the development of older successional communities, spruce budworm outbreaks affected the habitat diversity pattern even under short fire cycles (Figures 3.5a and 3.5b).

Increasing the fire cycle length results in an increase in the frequency of occurrence of spruce budworm outbreaks and this has a large effect on habitat diversity, especially in older communities. In comparison with simulations where the only disturbance is fire, the simulations with both disturbances show increased habitat diversity of old successional communities. Spruce budworm outbreaks also changed habitat diversity of younger successional communities (Figures 3.4 and 3.5). The change in habitat diversity of young communities is apparent with fire cycles of 125 years and more, under both low and high variability around the mean fire cycle (Figures 3.4c and 3.4d and 3.5c and 3.5d). Habitat diversity in young successional communities varies depending on disturbance type (fire alone in comparison to combined fire and spruce budworm outbreaks). However, there were no clear patterns in the direction of those differences. With a fire cycle of 125 years and a low variability (Figure 3.4c), the addition of the spruce budworm in the system increases the diversity of 10-year old communities. When the variability is increased (Figure 3.5c), spruce budworm decreases the diversity of 5-year old communities. With a fire cycle of 150 years there is a tendency for increased habitat diversity of young communities with the spruce budworm present compared to fire alone, especially with a high variance around the mean fire cycle (Figures 3.4d and 3.5d).

### 3.4 Discussion

Based on functional groups of species, a simulation model was developed for understory communities of the southern boreal forest to predict diversity under various disturbance regimes. Although the model is based on only six understory species, the diversity pattern predicted by the model is comparable to the diversity measured along a chronosequence in the southern boreal forest by De Grandpré *et al.* (1993). Furthermore, increasing the number of species in the model did not have an effect on the landscape diversity pattern. Most of the parameters included in the model were based on qualitative knowledge of the life history strategies of the six understory species. The patterns of biomass of each species through time were adjusted so that they reflected data obtained in several communities of the southern boreal forest (Bergeron unpublished data). One interesting result given by the model is the effect of both disturbances on the abundance of each species through time. Not only did spruce budworm outbreaks allow some early successional species to be maintained longer along the successional gradient but, it also affected the biomass patterns in early successional communities. These results emphasize the importance of the disturbance history on post-fire community development (Halpern 1988, 1989; Clark 1991). This is especially interesting since fire intensity is not considered in the model. With fire intensity included, historical effects would probably have been more pronounced.

#### 3.4.1 Landscape diversity and disturbance

In a case study, and using a conceptual model, Suffling (1983) and Suffling *et al.* (1988) showed that landscape diversity in boreal communities is highest under intermediate

frequency of forest fires. The results of our simulations showed that landscape diversity is influenced by both by fire cycle and its variability. With only fire included as a disturbance in the model, the predictions showed that landscape diversity based on the functional species groups is highest with intermediate fire cycle (between 75 to 125 years) and a low variance. This is in accordance with Connell's intermediate disturbance hypothesis, which predicts that diversity will be higher under intermediate disturbance (type, intensity and frequency) and, also, higher at intermediate time during the course of succession (Connell 1978; Huston 1979; Collins *et al.* 1995; Roberts and Gilliam 1995). Under non-equilibrium situations (i.e. under recurrent disturbances), the argument behind this hypothesis is that intermediate frequency of disturbance will allow the coexistence of species with different competitive strategies (Huston 1979; Huston and Smith 1987). In our simulated landscape, an intermediate fire frequency allows the three species group to be more equally represented.

By increasing the variability around the mean fire cycle, we observed that the highest landscape diversity was shifting from longer to shorter fire cycles. This can be explained by the Weibull function, where by decreasing parameter  $c$  the age distribution of forest patches becomes more skewed to the left as the variance increases (Johnson 1979). Although fire cycle length influences landscape diversity it also appears that the variability around the mean fire recurrence may change the resulting diversity pattern.

From the simulation results it appeared that the addition of spruce budworm outbreaks as a disturbance element is an important factor to help maintain high levels of landscape diversity, especially under longer fire cycles. Even if spruce budworm outbreaks are a much more local and less severe disturbances than fire, they seem to play

an important role in maintaining species diversity, by allowing some early successional species to persist longer along the successional sequence (De Grandpré *et al.* 1993).

### 3.4.2 Disturbance and habitat diversity

As many studies have demonstrated, species replacement in the boreal forest is much more rapid in the early phases of succession, before canopy closure (Dix and Swan 1971; Shafi and Yarranton 1973; Black and Bliss 1978; Foster 1985; Morneau and Payette 1989). The results obtained with the simulations when only fire is included as a disturbance support these observations. This is not surprising since the species included in the model were chosen to mimic the diversity pattern observed in the southern boreal forest (De Grandpré *et al.* 1993). However, an interesting behavior revealed by the model is the change in the diversity pattern in the early phases of succession as fire cycle increased. With short intervals between fires, diversity is highest in the early years following fire. In this situation, species that could resist fire and typical invaders were able to rapidly re-establish following fire. With longer fire intervals, diversity decreases in the early years following fire, because only invading species were able to rapidly dominate the sites. Species that could resist fire were not abundant enough before the fire occurred to resprout rapidly and share the dominance with the invading species. Furthermore, as suggested by Rowe (1983), the accumulation of organic matter with time elapsed since fire leads to a migration of the roots from mineral to humus layers. This situation makes the species more susceptible to fire. Species that could resist fire became more abundant later in the early phases of succession where an increase in diversity is observed. This result again emphasizes the importance of disturbance history on post-fire community development.

The addition of spruce budworm outbreaks as a disturbance in combination with fire also greatly affected the diversity pattern observed in the early successional phases of succession. Although the impact of the spruce budworm outbreak appeared to be important on habitat diversity, it is difficult to see any clear trend in the change of the diversity pattern as fire cycle increased. In contrast with fire, a spruce budworm outbreak is a more local disturbance, affecting only communities dominated by balsam fir. The effect of the spruce budworm outbreaks on community development and diversity were as would be expected very important in older successional communities. The gaps created in the canopy as a result of the outbreaks triggered the increase in abundance of clonal species such as *Aster macrophyllus* and *Aralia nudicaulis*. In the response of these species to the increased light conditions, we did not consider any spatial component at the community scale. Small scale heterogeneity in old successional communities has been shown to be very high (De Grandpré *et al.* 1993), and especially with clonal plants in the community (Noble and Marshall 1983; Hutchings and Mogie 1990).

To investigate more thoroughly the combined effects of these two disturbance types on community diversity and development, a model with a spatial component would probably give more realistic predictions. Although it is only a first attempt to look at the effect of combined disturbances on vegetation development, our simulation model has revealed some interesting patterns of change of habitat diversity. Further understanding would however require greater quantitative knowledge of the species included in the model, in terms of growth rate, and seed production and dispersal. However, with the current knowledge of the system under study, the use of functional species groups seems to be adequate for looking at diversity patterns through time and with changing disturbance regimes, a likely possibility for the future.

### Acknowledgments

We would like to thank Daniel Gagnon, Donald F. Clark, Sylvie Gauthier and Jacques Tardif for their comments on an earlier version of the manuscript.

### 3.5 Literature cited

- Ahlgren, C.E. 1960. Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota. *Ecology* 41:431-445.
- Archibold, O.W. 1979. Buried viable propagules as a factor in postfire regeneration in northern Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 57: 54-58.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of lake and mainland landscapes on the fire regime of the boreal forest. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y. and M.D. Flannigan. 1995. Predicting the effects of climate change on fire frequency in the southeastern Canadian boreal forest. *Water, Air and Soil Pollution* 82: 437-444.
- Bergeron, Y. and D. Charron. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Quebec): A dendrochronological approach. *Ecoscience* 1: 173-184.
- Bergeron, Y. and S. Archambault. 1993. Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the 'Little Ice Age'. *The Holocene* 3: 255-259.
- Bergeron, Y. and M. Dubuc. 1989. Succession in the southern part of the boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Black, R.A. and L.C. Bliss. 1978. Recovery sequence of *Picea mariana* - *Vaccinium uliginosum* forests after burning near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Botany* 56: 2020-2030.
- Clark, J.S. 1991. Disturbance and tree life history on the shifting mosaic landscape. *Ecology* 72: 1102-1118.
- Clark, J.S. 1990. Integration of ecological levels: individual plant growth, population mortality, and ecosystem process. *Journal of Ecology* 78: 1102-1118.
- Clark, J.S. and J. Yuan. 1995. Fecundity and dispersal in plant populations: Implications for structure and diversity. *American Naturalist* 146: 72-111.

- Collins, S.L., S.M. Glenn and D.J. Gibson. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76: 486-492.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- De Grandpré, L., D. Gagnon and Y. Bergeron. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* 4: 803-810.
- Dix, R.L. and J.M.A. Swan. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest of Candle lake, Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 49: 657-676.
- Flannigan, M.D. and C.E. Van Wagner. 1991. Climate change and wildfire in Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 66-72.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (Black spruce)-*Pleurozium* forests of southeastern Labrador, Canada. *Journal of Ecology* 73: 517-534.
- Halpern, C.B. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. *Ecology* 69: 1703-1715.
- Halpern, C.B. 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology* 70: 704-720.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *In*: West, D.C. & Botkin, D.B. (eds), *Forest succession: concepts and application*, pp. 374-406. Springer-Verlag, New-York.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Huston, M. and T. Smith. 1987. Plant succession: Life history and competition. *American Naturalist* 130: 168-198.
- Hutchings, M.J. and M. Mogie. 1990. The spatial structure of clonal plants: control and consequences. *In*: van Groenendael, J. and de Kroon, H. (eds) *Clonal growth in plants*, pp.57-76. SPB Academic Publishing, The Hague.

- Johnson, E.A. 1979. Fire recurrence in the subarctic and its implications for vegetation composition. *Canadian Journal of Botany* 57: 1374-1379.
- Morin, H., D. Laprise. and Y. Bergeron. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1497-1506.
- Morneau, C. and S. Payette. 1989. Postfire lichen - spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Canadian Journal of Botany* 67: 2770-2782.
- Noble, I.R. and H. Gitay. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7: 329-336.
- Noble, I.R. and R.O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant community subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- Noble, J.C. and C. Marshall. 1983. The population biology of plants with clonal growth. II The nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology* 71: 865-877.
- Pianka, E. 1970. On *r* and *K* selection. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Pickett, S.T.A. and P.S. White. (eds). 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.
- Roberts, M.R. and F.S. Gilliam. 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. *Ecological Applications* 5: 969-977.
- Romme, W.H. 1982. Fire and landscape diversity in subalpine forests of Yellowstone National Park. *Ecological Monographs* 52: 199-221.
- Romme, W.H. and D.H. Knight. 1982. Landscape diversity: The concept applied to Yellowstone Park. *BioScience* 32: 664-670.
- Rowe, J.S. 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. *In*: Wein, R.W. and D.A. MacLean (eds). The role of fire in northern circumpolar ecosystems, *Scope*. 18: 135-154 Wiley, New York.
- Shafi, M.I. and G.A. Yarranton. 1973. Vegetational heterogeneity during a secondary postfire succession. *Canadian Journal of Botany* 51: 73-90.

- Shipley, B. and J. Dion 1992. The allometry of seed production in herbaceous angiosperm. *American Naturalist* 139: 467-483.
- Suffling, R. 1983. Stability and diversity in boreal and mixed temperate forests: a demographic approach. *Journal of Environmental Management* 17: 359-371.
- Suffling, R., C. Lihou and Y. Morand. 1988. Control of landscape diversity by catastrophic disturbance: A theory and a case study of fire in a Canadian boreal forest. *Environmental Management* 12: 73-78.
- White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45: 229-299.
- Young, J.A. and C.G. Young. 1992. *Seeds of woody plants in North America*. Dioscorides Press, Portland, Oregon.

Table 3.1 List of the understory species used in the model and their life history characteristics

Species	type <sup>1</sup>	Height class <sup>2</sup>	Growth rate <sup>3</sup>	Shade tolerance <sup>4</sup>	Seed production <sup>5</sup>	Seed dispersal
<i>Acer spicatum</i>	endurer	1	+	semi-tolerant	++	wind
<i>Aralia nudicaulis</i>	endurer	4	++	semi-tolerant	++	animal
<i>Aster macrophyllus</i>	endurer	4	++	semi-tolerant	+++	wind
<i>Epilobium angustifolium</i>	invader	4	+++	intolerant	+++++	wind
<i>Rubus idaeus</i>	invader	2	+++	intolerant	++++	animal
<i>Taxus canadensis</i>	avoider	3	+	tolerant	+	animal

1. according to Rowe (1983)

2. from the highest species (1) to the lowest (4)

3. based on Rowe (1983) and successional status of each species

4. based on Rowe (1983) and successional status

5. Based on personal observations in the field (L. De Grandpré) and successional status



Table 3.2 List and values for the parameters included in the model for each understory species. Most parameters were adjusted according to data obtained in the field from prior studies on understory community development following fire.

Species	$r_{\max 1}$ (kg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	$r_{\min}$ (kg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	Level of light absorption <sup>2</sup>	$l_{\max 3}$ (kg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	$l_{\min}$ (kg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	light absorption constant (w)	seed mass <sup>4</sup> (mg)
<i>Acer</i>	1600	1350	2	.12	.085	.000205	20.50
<i>Aralia</i>	2650	1800	5	.07	.065	.000125	1.40
<i>Aster</i>	3800	1600	5	.11	.06	.000145	.62
<i>Epilobium</i>	6000	0	5	.99	.01	.000350	.14
<i>Rubus</i>	5800	25	3	1.00	.20	.000200	1.40
<i>Taxus</i>	1450	400	1	.06	.04	.000200	21.70

1. Parameter r is a relative growth rate parameter.
2. From the highest level (1) to the lowest (5).
3. Parameter l is a relative loss rate of biomass.
4. From Young and Young (1992).

Table 3.3 Results of the sensitivity analyses for landscape diversity according to various scenarios of seed dispersal, changing the number of sites and the number of species included in the model.

Fire cycle	50 years	100 years	150 years
Constant seed production and dispersal	1.41	1.41	1.14
Seed production as a function of biomass	1.27	1.25	1.24
Combination of both dispersal scenarios (4 sites, 6 species)	1.37	1.43	1.29
3 sites	1.34	1.39	1.22
2 sites	1.28	1.32	1.15
1 site	1.22	1.20	1.01
9 species	1.63	1.69	1.54

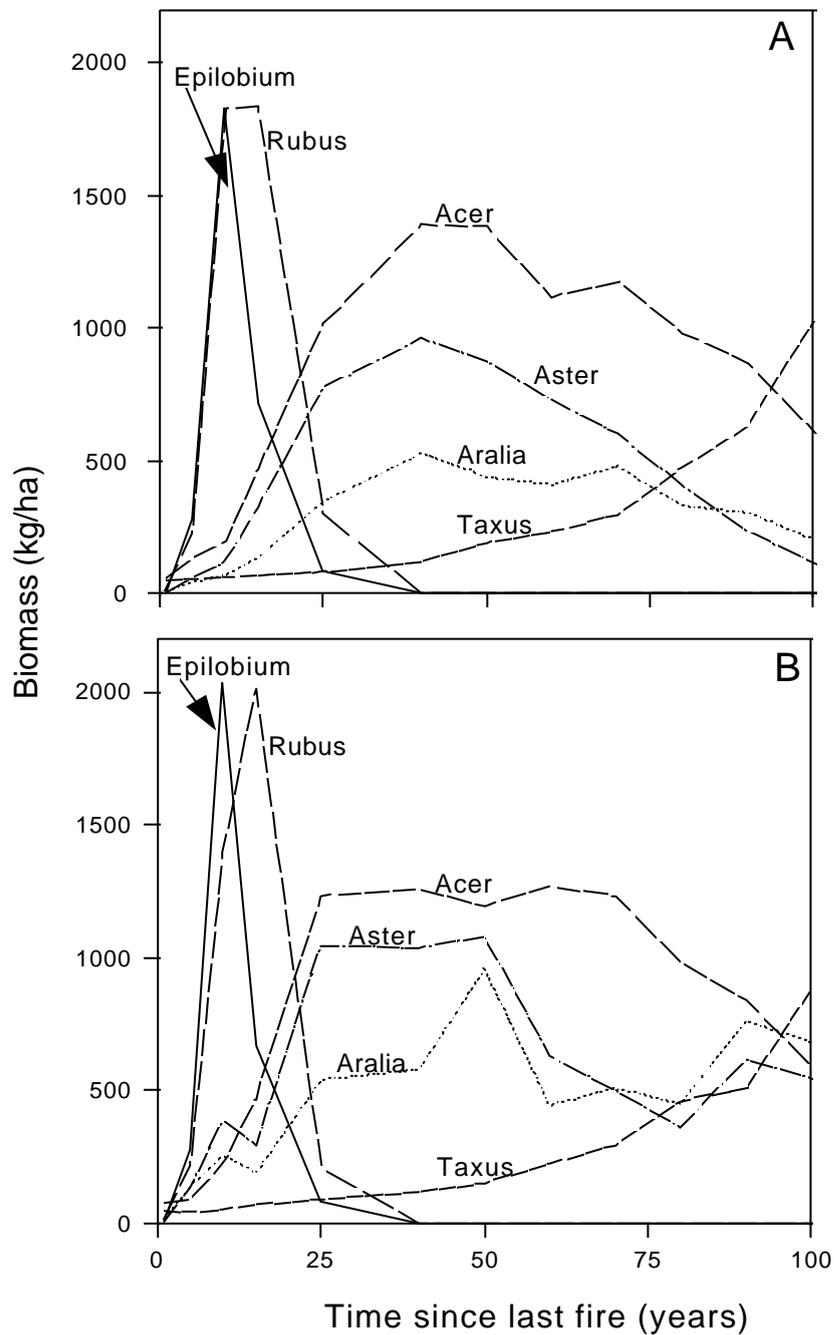


Figure 3.1 Mean biomass values of the six understory species for the first 100 years following fire for (A) where only fire was included as a disturbance and (B) where both disturbances were included. The mean values were calculated based on 1000 years simulations. In this case the fire cycle is of ca 100 years, representing the actual fire cycle in the southern boreal forest.

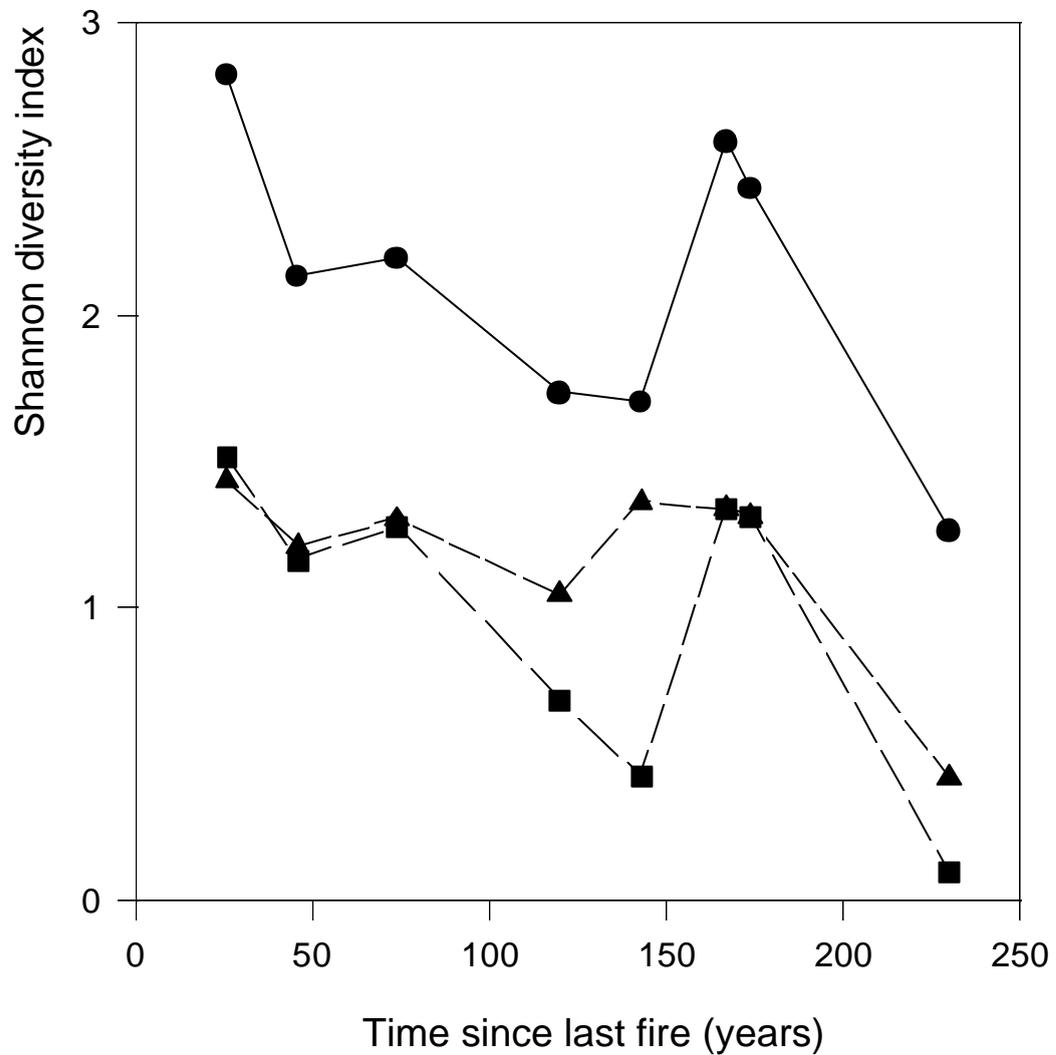


Figure 3.2 Understory diversity profile along the successional gradient after fire in the southern boreal forest. Dark circles correspond to the diversity measured along a chronosequence in the southern boreal forest (De Grandpré *et al.* 1993). The dark triangles represent the model predictions with both disturbances included and, the dark squares when the spruce budworm outbreaks were forced to occur only in old forests (more than 150-years old forests).

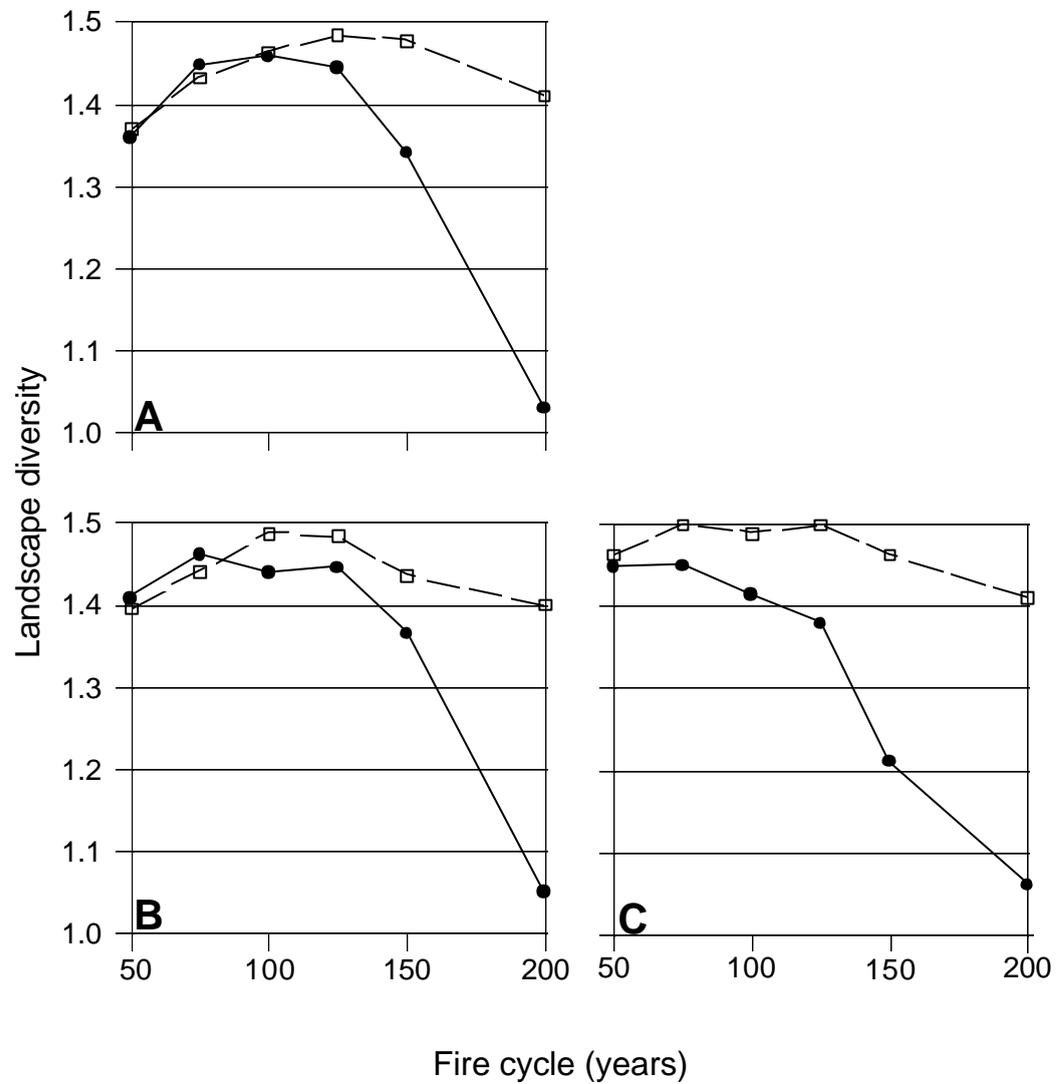


Figure 3.3 Landscape diversity as a function of fire cycle, with (A) a low, (B) an intermediate and, (C) a high variability around the mean fire occurrence. The dark circles are for simulations with only fire and the open squares are for simulations with both disturbances.

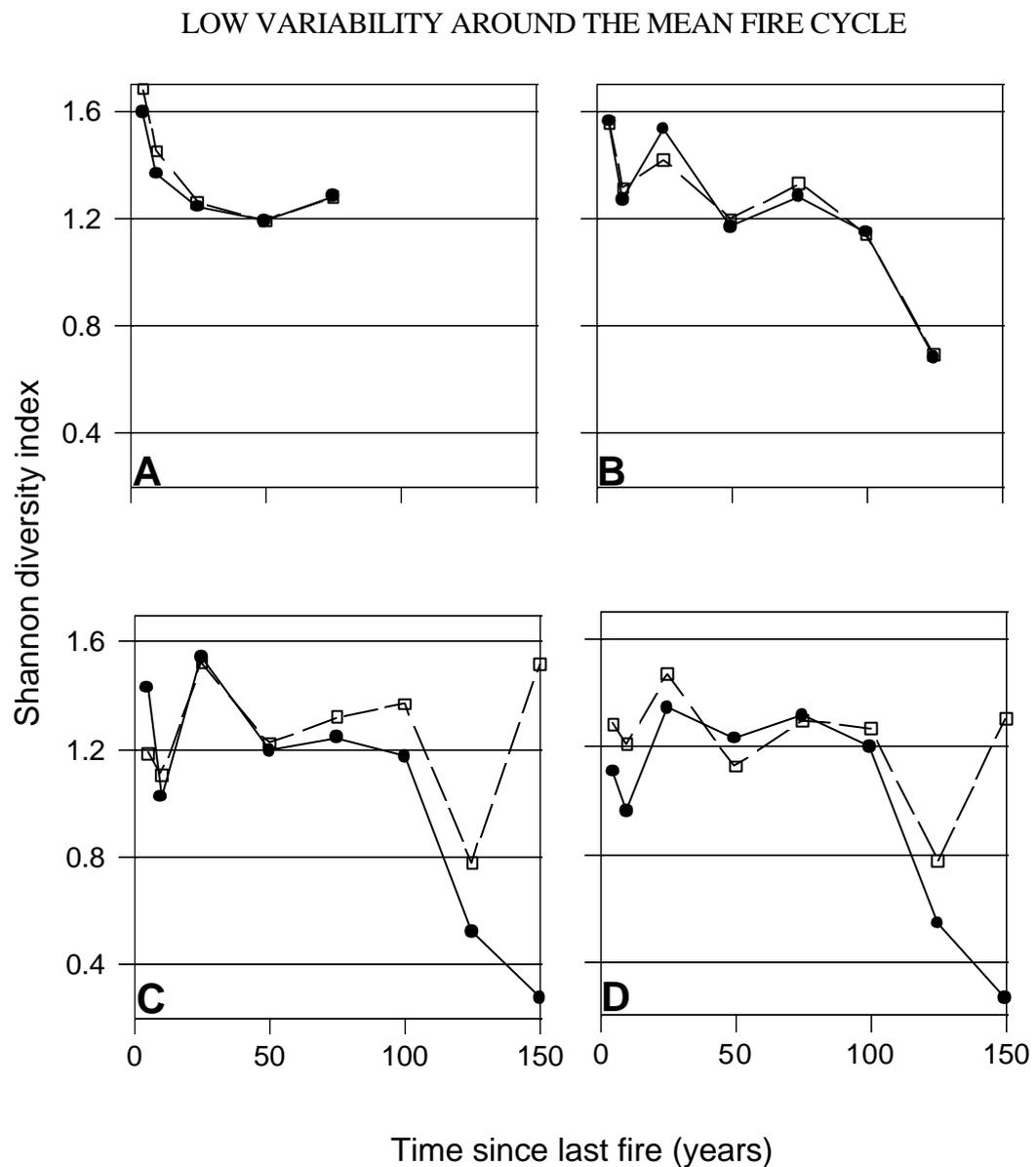


Figure 3.4 Habitat diversity profiles for the first 150 years following fire and under (A) 75 years, (B) 100 years, (C) 125 years and, (D) 150 years fire , using a low variability around the mean fire cycle. The dark circles are for simulations with only fire and the open squares are for simulations with both disturbances.

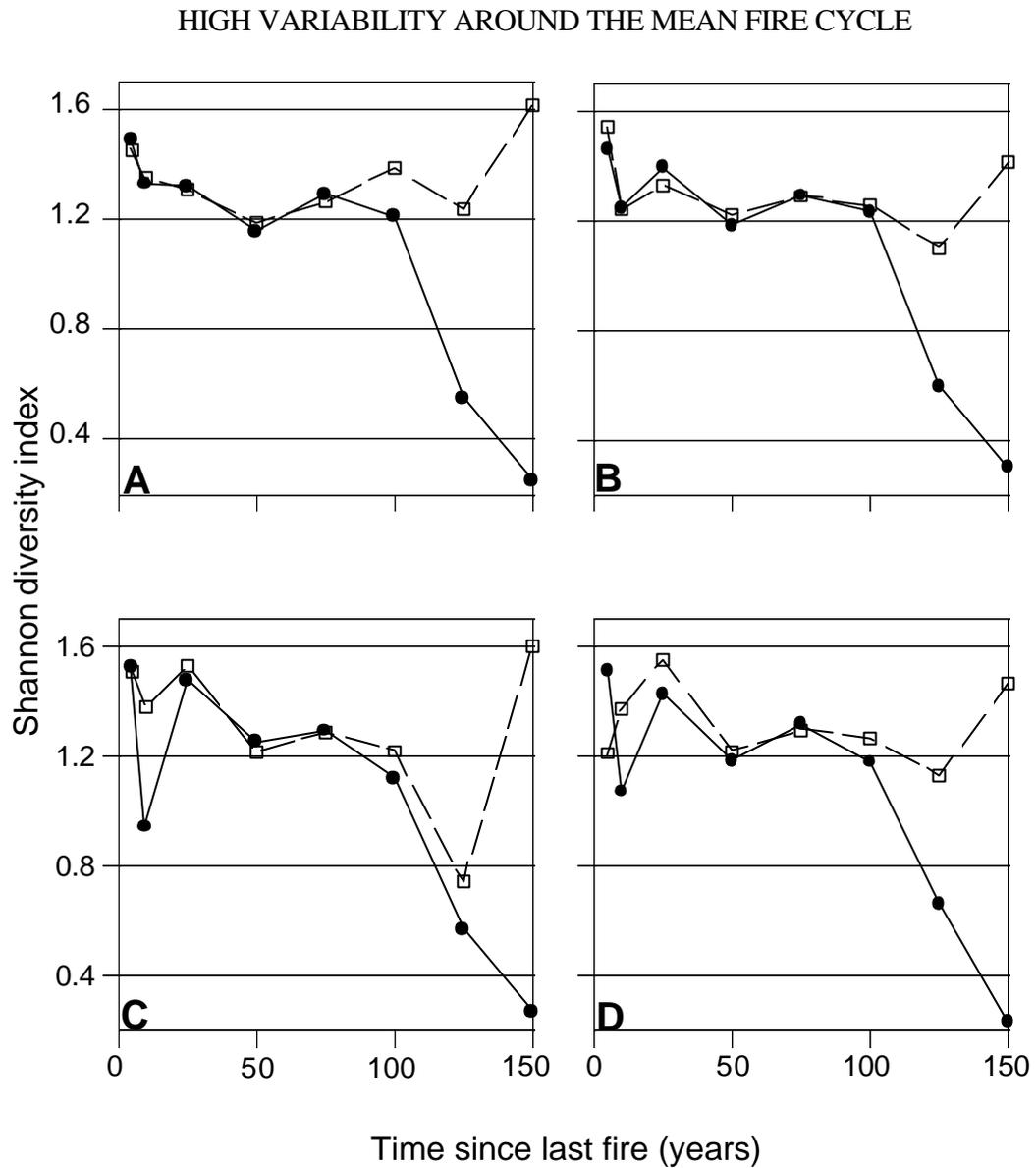


Figure 3.5 Habitat diversity profiles for the first 150 years following fire and under (A) 75 years, (B) 100 years, (C) 125 years and, (D) 150 years fire cycles, using a high variability around the mean fire cycle. The dark circles are for simulations with only fire as a disturbance and the open squares are for simulations with both disturbances.

## Chapitre IV

Effets de la création de trouées expérimentales de la strate arborescente sur la dynamique des communautés de sous-bois du sud de la forêt boréale.

Louis De Grandpré

et

Daniel Gagnon

Groupe de Recherche en Écologie Forestière

Université du Québec à Montréal

C.P. 8888, Succ. Centre-Ville

Montréal, Québec

Canada

H3C 3P8

A être soumis au Canadian Journal of Forest Research

## Résumé

La dynamique des communautés de sous-bois de même que les processus successionnels sont influencés par le régime des perturbations. Dans le sud de la forêt boréale, le feu et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette interagissent pour influencer le changement dans la composition et l'abondance des espèces des communautés de sous-bois. Bien que les successions après feu aient été décrites dans plusieurs types de communautés, l'influence des trouées sur la dynamique du sous-bois demeure peu exploré. Cette étude a pour but d'élucider l'impact de la création de trouées dans la strate forestière sur la dynamique des communautés de sous-bois. Dans quatre peuplements d'âge successional différents, trois traitements qui imitent différentes intensités d'ouverture de la strate arborescente ont été appliquées. Ces trouées artificielles, d'un maximum de 100m<sup>2</sup>, ont pour but d'imiter des trouées, qui sont créées lors d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les changements à court terme (jusqu'à 2 ans après la mise en place des traitements) du recouvrement et de la densité des plantes de sous-bois, ainsi que des conditions abiotiques (lumière, température et humidité du sol, minéralisation de l'azote) sont comparés par analyses de variance à deux critères de classification, afin de tester l'effet de l'âge des peuplements et l'intensité des traitements. Les résultats montrent que la strate arbustive n'a pas été significativement affectée par l'application des traitements ni par l'âge. Cependant, la strate herbacée a fortement réagi à l'application des traitements tant au niveau des changements en recouvrement qu'en densité. Le statut successional des sites a aussi influencé la réaction des plantes herbacées. La lumière et la température du sol ont été significativement affectées par les traitements et l'âge des peuplements après feu. La lumière apparaît comme le principal facteur associé aux changements de recouvrement des herbacées hautes. Le changement en recouvrement des herbacées qui poussent prostrées au sol a été associé significativement au pourcentage d'humidité du sol. Ces résultats confirment l'importance de l'effet des perturbations locales sur la dynamique des communautés de sous-bois dans le sud de la forêt boréale. Des ouvertures de la strate arborescente de 100m<sup>2</sup> et moins, apparaissent suffisantes pour entraîner des changements importants, tant pour l'abondance des espèces herbacées que pour les conditions abiotiques des sites perturbés.

#### 4.1 Introduction

Bien que le feu soit la perturbation qui initie la succession secondaire en forêt boréale, les trouées qui résultent d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et de mortalité naturelle pourraient être déterminantes en assurant le maintien de plusieurs espèces de sous-bois au cours de la succession. Environ 75% des espèces de la forêt boréale peuvent survivre au feu et se régénérer de façon végétative, ou par des propagules enfouies (Rowe 1983; Archibold 1979; Alghren, 1960). Cependant, les perturbations locales (trouées) survenant tout au long de la succession pourraient permettre à ces espèces de se maintenir localement et à d'autres d'envahir. Les perturbations locales pourraient ainsi assurer le maintien de la diversité et un niveau d'abondance suffisant des espèces résidentes pour permettre une recolonisation rapide après un feu.

Les ouvertures dans le couvert forestier ont des impacts sur la germination des graines (Marks, 1974; Pitelka *et al.*, 1980), l'émergence, la croissance, la reproduction sexuée et la propagation végétative des plantes (Pitelka *et al.* 1980). Elles contribuent aussi à modifier sensiblement les conditions abiotiques en affectant la lumière, les conditions thermales et hydriques des sols, ainsi que les éléments nutritifs (Collins *et al.* 1985). Une étude sur la succession après feu chez les plantes herbacées et les arbustes en forêt boréale a montré que les changements dans la composition et l'abondance des espèces n'étaient pas linéaires en fonction du temps, car on observait pour des sites âgés un retour d'espèces pionnières et des augmentations de la diversité (De Grandpré *et al.* 1993). Ces changements dans la composition et l'abondance des espèces ont été associés à des ouvertures du couvert forestier, résultant principalement d'une récente épidémie de la

tordeuse des bourgeons de l'épinette. Dans ces sites, la présence conjointe d'espèces pionnières et de fin de succession a contribué aux augmentations de diversité observées.

La dynamique de la végétation dans les trouées a fait l'objet de plusieurs études en forêt tropicale (Denslow 1980; Brokaw 1985) et tempérée (Runkle 1985; Pacala *et al.* 1996), où ce type de perturbation contribue en majorité à la régénération des forêts. En forêt boréale, bien que l'on reconnaisse le rôle potentiel des trouées sur la dynamique de la végétation et les processus successionnels (Bergeron et Charron 1994; Paré *et al.* 1993), on commence à peine à l'étudier. L'intégration des perturbations locales (trouées) aux perturbations à plus grande échelle (feux) est nécessaire à une compréhension globale de la succession en forêt boréale, et ce tant pour la strate arborescente que celles du sous-bois.

Dans cette étude nous évaluons la réaction des communautés de sous-bois à des ouvertures expérimentales de la strate arborescente. Afin d'étudier l'impact de l'âge des peuplements après feu sur la réaction des communautés à la création des trouées, quatre peuplements d'âge successional différent après feu, variant de 46 à 232 ans, ont été choisis pour l'étude. Avec cette approche expérimentale, l'objectif est de mieux comprendre le rôle des trouées sur la dynamique du sous-bois de la forêt boréale et d'évaluer les principaux facteurs abiotiques associés au changement. L'hypothèse principale est que l'ouverture de la strate forestière entraîne des changements significatifs dans la composition et l'abondance des espèces du sous-bois du sud de la forêt boréale. Le changement dans la composition des communautés de sous-bois est influencé par le temps depuis le dernier feu. Finalement, la lumière est le principal facteur abiotique qui influence les changements observés au niveau des communautés de sous-bois. Cette étude devrait permettre de mieux saisir le rôle des perturbations secondaires sur les

processus successionnels des communautés de sous-bois. Il faut prendre en considération que les modèles de succession ont été développés à partir d'observations tirées de situations particulières et que leur généralisation à d'autres écosystèmes n'est pas toujours directement possible. Il est primordial de bien connaître chaque système forestier dans lequel on travaille, tant au niveau du régime des perturbations, que de la réaction des espèces à ces perturbations. Comme le soulignent Pickett *et al.* (1994), peu de modèles ont une application globale et il devient donc important de pouvoir tester leur niveau prédictif dans différentes situations et à différentes échelles spatiales et temporelles.

## 4.2 Site d'étude

Les sites d'échantillonnage sont situés le long des berges du Lac Duparquet, dans la région de l'Abitibi, au nord-ouest du Québec. La région qui entoure les sites d'échantillonnage fait partie de la Ceinture d'Argile du Québec et de l'Ontario, une vaste région physiographique créée par des dépôts lacustres d'origine post-Wisconsinienne, suite à l'extension des lacs proglaciaux Barlow et Ojibway (Vincent et Hardy 1977). La station météorologique la plus près se situe à 35 km du Lac Duparquet. La température annuelle moyenne y est de 0,8°C et les précipitations totales annuelles moyennes y sont de 857mm (pour la période de 1961 à 1991). La période moyenne annuelle sans gel est de 64 jours. Cependant, les périodes de gel peuvent survenir tout au long de l'année (Anon. 1993).

Dans les environs du Lac Duparquet, les feux de forêt ont engendré plusieurs communautés successionales. Le cycle des feux y est d'environ 100 ans (Bergeron 1991). Sur les sites mésiques, *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera* et *Picea glauca* dominent la communauté suite au passage du feu (Bergeron et Dubuc 1989), bien que *Abies balsamea* et *Thuja occidentalis* s'installent rapidement après feu (Bergeron et Charron 1994). Après une période de 100 à 150 ans, *Abies balsamea* (dominant) et *Thuja occidentalis* (co-dominant) prendront progressivement la dominance de la strate arborescente.

Dans les communautés de succession avancée, où *Abies balsamea* domine la strate arborescente, des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette peuvent survenir et créer des ouvertures dans la strate forestière. Depuis le début du siècle trois

épidémies majeures sont survenues dans la région (Morin *et al* 1993). La plus récente de ces épidémies s'est produite entre 1970 et 1987, avec des maximums de mortalité du sapin baumier en 1977 et en 1981. Les périodes épidémiques antérieures ont eu cours entre 1930 et 1950 et entre 1919 et 1929.

Tout comme pour les arbres, on observe aussi des processus successionnels pour les strates du sous-bois. La transition observée pour la strate arborescente, le passage d'un couvert décidu (surtout *Populus tremuloides*) à un couvert coniférien (surtout *Abies balsamea*) explique en majeure partie les changements en composition observés pour les communautés du sous-bois (De Grandpré *et al.* 1993). Suite au passage du feu, les communautés de sous-bois sont caractérisées par la dominance d'espèces intolérantes à l'ombre, dont principalement *Epilobium angustifolium* et *Rubus idaeus*. Avec la fermeture rapide du couvert forestier (entre 20 et 25 ans), les espèces intolérantes à l'ombre disparaissent pour être remplacées par des herbacées caractéristiques d'un couvert décidu. Des espèces telles que *Aster macrophyllus* et *Aralia nudicaulis* dominent le sous-bois sous un couvert de *Populus tremuloides*. Bien qu'une minorité d'espèces colonisent tardivement suite au passage du feu, les processus successionnels pour les communautés de sous-bois se caractérisent en majorité par des changements de dominance chez les espèces qui se sont établies rapidement après feu. L'augmentation de la composante coniférienne dans la strate arborescente se répercute chez les communautés de sous-bois, où l'on observe la dominance d'espèces tolérantes à l'ombre, dont principalement *Taxus canadensis*.

Les ouvertures de la strate arborescente attribuables à la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont des répercussions dans le sous-bois. Bien que la diversité en espèces des communautés de sous-bois ait tendance à diminuer en fonction du temps après feu, on

note des augmentations de la diversité et de l'abondance de certaines espèces dans les communautés ayant été affectées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (De Grandpré *et al.* 1993).

### 4.3 Méthodes

#### 4.3.1 Echantillonnage

De l'ensemble des communautés successionales après feu dans la région du lac Duparquet, quatre d'entre elles ont été retenues pour l'étude (les feux de 1944, 1916, 1870 et 1760). Ces communautés expriment clairement tant les changements successionnels de la strate arborescente que ceux des strates du sous-bois. A l'intérieur de chacun des peuplements, quatre traitements ont été répétés trois fois. Au total, 48 quadrats de 10m x 10m ont été répartis également dans quatre peuplements d'âge successional différent (4 âges x 3 réplicats x 4 traitements). Le plan expérimental correspondait à un plan expérimental aléatoire stratifié. Les traitements visaient à imiter différentes intensités d'ouverture de la strate arborescente. Pour un premier traitement (I), tous les arbres dans la surface de 100m<sup>2</sup> ont été coupés et enlevés du site. Pour le second traitement (II), la totalité des conifères, à l'exception de *Thuja occidentalis*, ont été coupés et enlevés du site. Dans le troisième (III) traitement, les conifères ont été annelés, à l'exception de *Thuja occidentalis*. Ce traitement imitait une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, où les arbres meurent mais demeurent sur pied pendant un certain temps. Enfin, le dernier traitement (IV) représentait le témoin (aucune coupe). Seulement les individus de plus de 1cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) ont été coupés ou annelés. Les ouvertures de la strate arborescente ont été effectuées pendant les

deux dernières semaines du mois de mai 1992, avant le début de la saison de croissance de la majorité des plantes de sous-bois. Le tableau 4.1 présente, selon le statut successional des sites, la surface terrière enlevée pour chacun des traitements, de même que la composition moyenne des espèces arborescentes.

Dans chacun des traitements, 10 micro-quadrats permanents de 1m<sup>2</sup> ont été répartis systématiquement le long de deux transects en forme de croix, au centre du quadrat, et d'orientation nord-sud et est-ouest. Les micro-quadrats ont été répartis de sorte à couvrir l'ensemble du gradient de lumière à l'intérieur de chacune des trouées. Le pourcentage de recouvrement, par classe (1:0-1%, 2:>1-5%, 3:>5-25%, 4:>25-50%, 5:>50-75%, 6:>75-100%, 7:100%), de chacune des espèces herbacées et arbustives a été estimé dans chacun des micro-quadrats pendant trois saisons d'échantillonnage (1992, 1993 et 1994). La densité d'individus par espèce a aussi été mesurée dans chacun des micro-quadrats au cours des trois saisons d'échantillonnage. La densité a été mesurée seulement pour les espèces dont il était possible d'isoler les individus ou les ramets.

Afin de caractériser les conditions abiotiques de chacun des sites, une série de mesures ont été prises dans chacun des 48 quadrats. La température du sol, à une profondeur de 15 cm, a été mesurée tout au long de la saison de croissance pendant les deux premières années de l'échantillonnage (Une fois en juin, juillet et août). Le pourcentage d'humidité des horizons organiques, de même que le taux de minéralisation de l'azote ont aussi été mesurés pendant les deux premières saisons de l'échantillonnage. Pour la minéralisation de l'azote, la méthode consistait à placer des tubes de plastique côte à côte dans le sol, de les retirer à différentes périodes (au moins 30 jours entre deux prélèvements afin d'obtenir un changement significatif) et de mesurer la quantité de nitrates et d'ammonium de chacun (Raison *et al.*, 1987). La différence dans les quantités de

nitrate et d'ammonium entre deux périodes de temps, donnait le taux de minéralisation de l'azote pour cette période (Raison *et al.*, 1987). Les tubes ont été enfoncés jusqu'à environ 15 cm dans le sol, dans la région où la minéralisation de l'azote est la plus forte (Horizons organique et A). Les tubes ont été fermés sur le dessus, afin d'éviter le lessivage et ils isolaient le sol de l'extérieur en empêchant le prélèvement par les racines. Trois échantillons par parcelle ont été prélevés et combinés, chaque année sur une période de deux ans.

Des mesures de lumière ont aussi été prises dans chacun des quadrats, stratifiées selon trois différentes hauteurs (à 5 cm du sol, à 1 m du sol et au-dessus de la strate arbustive, soit environ 2,5 m au-dessus du sol (l'appareil utilisé est le Li-Cor)). Les mesures ont été prises dans chacun des 10 micro-quadrats permanents et la moyenne par strates a été retenue pour les analyses. La lumière a été mesurée par journées nuageuses, car cette méthode permet par mesures instantanées d'obtenir une bonne estimation du pourcentage moyen de lumière reçu à un point fixe (Messier et Puttonen 1995).

#### 4.3.2 Analyses des données

Une analyse canonique des correspondances détendancée (CANOCO: ter Braak 1988) a été effectuée avec les données de pourcentage de recouvrement de l'année 1994, deux ans après l'application des traitements. Afin d'isoler l'effet des traitements sur les changements en composition et en abondance des espèces des strates de sous-bois, l'âge des peuplements après feu a été mis en covariable. Les variables abiotiques ont été utilisées pour l'analyse afin de faire ressortir les principaux facteurs environnementaux associés aux changements observés dans la végétation.

Afin de tester les effets combinés de l'âge des peuplements après feu, ainsi que des traitements de la strate arborescente sur les changements de composition et d'abondance, des analyses de variance à deux critères de classification ont été effectuées sur des indices de distance entre les quadrats selon les années depuis le début des traitements. La distance des caractères moyens (Legendre et Legendre 1984) a été retenue pour les analyses. Ainsi, des indices de distance ont été calculés entre les données d'années différentes des mêmes quadrats pour trois périodes suite à la mise en place des traitements (0 à 1 an, 0 à 2 ans et de 1 à 2 ans). L'indice de distance correspond aux changements de la composition et de l'abondance des espèces des strates de sous-bois qui sont survenus dans chacun des quadrats depuis la création des trouées. Afin de respecter les conditions d'application de l'analyse de variance (normalité et homoscedasticité de la variance), les logarithmes des indices de distance ont été utilisés pour les analyses (Sokal et Rohlf 1981). Ces analyses, tout comme les analyses subséquentes, ont été effectuées avec le logiciel SYSTAT version 6.0.

Comme la quasi totalité des espèces de sous-bois rencontrées le long du gradient successional après feu n'étaient pas présentes dans tous les quadrats, il s'avérait impossible de traiter l'effet combiné de l'âge et des traitements sur leurs variations de recouvrement et de densité. Ainsi, les espèces ont été regroupées selon différentes catégories pour les analyses subséquentes. Les groupes formés sont les arbustes hauts (plus de 1m de hauteur), les herbacées hautes (plus de 50cm de hauteur), basses (entre 5cm et 50 cm de hauteur) et prostrées au sol (moins de 5cm de hauteur). La liste des espèces par groupe est présentée au tableau 4.2. Les espèces ont aussi été regroupées en deux catégories plus globales, les arbustes et les herbacées. Le pourcentage de recouvrement total pour chacun de ces groupes a été calculé pour chacun des quadrats et à chacune des années suite à la mise en place des traitements. Afin de mesurer l'effet des

traitements sur chacun des groupes selon les années après leur mise en place, les différences de recouvrement ont été calculées pour les périodes de 0 à 1 an, de 0 à 2 ans et de 1 à 2 ans. Il s'agissait simplement de soustraire le recouvrement de l'année  $x_t$  au recouvrement  $x_{t+1}$ . La même méthode a été utilisée pour les données de densité des plantes de sous-bois.

Des analyses de variance à deux critères de classification ont été effectuées avec chacun de ces groupes afin de tester l'effet de l'âge des peuplements après feu et des traitements sur les changements en pourcentage recouvrement et en densité de chacun des groupes. Chacune des variables, exprimant le changement en recouvrement moyen, ont tout d'abord été transformées en logarithmes afin de respecter les conditions d'application de l'analyse. Comme les changements de recouvrement pouvaient s'exprimer autant en valeurs positives que négatives, les transformations log ont été appliquées selon:  $\log(x_i + \text{abs}(x_{\min}) + 2)$ , où  $x_i$  représente la  $i$ ème valeur de la variable  $x$  et  $\text{abs}(x_{\min})$ , la valeur absolue de la plus petite valeur de la variable  $x$ . Les variables de densité n'ont subi aucune transformation.

L'effet combiné de l'âge des peuplements après feu et des traitements ont été testés sur les variables abiotiques. Des analyses séparées ont été conduites sur la lumière (au sol, à 1m et au dessus des arbustes), la température du sol, le pourcentage d'humidité du sol et le taux de minéralisation de l'azote. Les données de lumière, mesurées en microeinstein ( $\mu\text{E cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ ), ont été transformées en logarithmes et les données d'humidité du sol ont subi une transformation arcsin. Les données de température et de minéralisation de l'azote n'ont subi aucune transformation.

Des comparaisons pairées avec correction de Bonferroni ont été calculées pour chacun des facteurs dans la situation où l'un d'eux s'avérait significatif pour une variable. Dans le cas d'une interaction significative entre les facteurs, des tests de Tukey avec corrections de Bonferonni ont été appliqués sur l'ensemble des combinaisons de facteurs.

Finalement, les facteurs abiotiques ont été utilisés comme variables indépendantes dans des analyses de régression pas à pas pour prédire les changements observés au niveau des groupes d'espèces en termes de recouvrement et de densité.

## 4.4 Résultats

### 4.4.1 Analyse multivariée de l'effet des traitements sur la composition des communautés et les relations avec les conditions abiotiques

Après avoir enlevé l'effet de l'âge des peuplements après feu, les valeurs propres sur les deux premiers axes de l'analyse canonique sont de respectivement 0,20 et 0,13 (soit 27% de la variance de la matrice espèces). Les variables environnementales expliquent près de 35% de la variance de la matrice espèces. Les plus importantes variables environnementales sont représentées sur la figure 4.1. Sur le premier axe de l'ordination, le pourcentage d'humidité du sol en juin et juillet, de même que la température du sol du mois d'août apparaissent comme les principaux facteurs. Tandis que sur l'axe deux, la lumière maximale (à 2,5m), la lumière à 1m au dessus du sol, ainsi que la température du sol en juillet sont les principaux facteurs abiotiques contribuant à expliquer la variation de la végétation (Figure 4.1). Bien que l'axe deux n'exprime que très peu de variance, il semble associé à l'effet du traitement. La majorité des quadrats ayant subi une coupe totale de la strate arborescente se retrouvent dans la partie négative de l'axe deux (Figure 4.1). Bien que l'effet de l'âge des peuplements soit en covariable, il persiste tout de même un effet indirect de l'âge sur les changements autant dans la composition que de l'abondance des espèces des strates de sous-bois. L'effet traitement dans les vieilles communautés successionnelles se caractérise par la présence de quelques espèces intolérantes à l'ombre telles que *Epilobium angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Polygonum cilinode* et *Taraxacum officinale*. Pour les plus jeunes communautés successionnelles (1944 et 1916), l'effet traitement n'a entraîné que des changements en termes d'abondance des espèces qui dominaient les sites avant l'application des traitements.

#### 4.4.2 Changements des conditions abiotiques des sites

L'ensemble des variables abiotiques mesurées, à l'exception des nitrates, varient significativement avec l'âge des communautés après feu (Tableau 4.3). Les traitements ont eu un effet plus limité sur les variables abiotiques en affectant particulièrement l'intensité et la pénétration de la lumière et la température du sol au mois de juin, et surtout au mois de juillet. En aucun cas interaction âge x traitement s'est avérée significative (Tableau 4.3). Les moyennes et les erreurs types de chacune des variables où un changement significatif a été observé sont présentées à la figure 4.2. Pour la lumière, on observe que les traitements coupe totale (CT) et coupe des conifères (CC) reçoivent significativement plus de lumière que les témoins (Te) et ce, à toutes les distances du sol (5cm, 1m et max.) (Figure 4.2a). Les différences entre le traitement CT et les autres traitements s'accroissent quand la lumière est mesurée à 1m et plus du sol. L'effet de l'âge des communautés après feu sur le pourcentage de lumière varie selon la hauteur des mesures. La plus jeune communauté (1944) reçoit significativement moins de lumière au sol que les autres communautés. Cependant, quand on s'élève verticalement les plus faibles quantités de lumières sont mesurées dans la communauté issue du feu de 1870 (Figure 4.2b).

Les différences observées au niveau des traitements en ce qui a trait à la température du sol varient de façon saisonnière et sont maximales en pleine saison de croissance (Figure 4.2c). En juillet, la température du sol est significativement plus élevée dans les coupes totales que dans tous les autres traitements. Le traitement CC se distingue aussi du traitement Te par ses températures significativement plus élevées. A la fin du mois d'août, il ne persiste plus aucune différence significative entre les traitements. Au niveau de l'effet de l'âge des communautés après feu, c'est au début de la saison de croissance, soit en juin, que les différences sont les plus marquées (Figure 4.2d). La plus jeune

communauté se caractérise par les températures du sol les plus chaudes, tandis que la plus vieille par les températures les plus froides. Bien que les différences s'atténuent plus la saison avance, il persistera tout de même une différence significative entre la plus jeune et la plus vieille communauté jusqu'à la fin du mois de juillet.

Le type de traitement n'a eu aucun effet significatif sur le pourcentage d'humidité des sols. Cependant, l'humidité des sols est étroitement reliée à l'âge des communautés, et ce principalement pour le mois de juillet, où l'on observe des différences significative entre les jeunes (1944 et 1916) et les vieilles communautés (1870 et 1760). Les sols des vieilles communautés sont significativement plus humide que ceux des jeunes (Figure 4.2e). Finalement, un faible effet de l'âge des communautés a été noté au niveau du taux de minéralisation de l'azote, où la minéralisation de l'ammonium est plus forte dans la communauté de 1944 (la plus jeune) que dans celle de 1870.

#### 4.4.3 Changement total des communautés de sous-bois

L'utilisation de la mesure de distance des caractères moyens a permis de comparer de façon indépendante pour chacun des quadrats le changement en composition et en abondance des espèces qui s'est produit pendant les trois années qu'a duré l'expérience. Le tableau 4.4 résume pour les trois périodes (0-1an, 1-2ans et 0-2ans) les résultats de l'analyse de variance à deux critères de classification. Pour toutes les périodes mesurées, l'effet traitement s'est avéré très hautement significatif, tandis que ni l'âge des peuplements ni interaction âge x traitement ne l'ont été.

La figure 4.3 présente les distances moyennes calculées pour caractériser le changement de la composition et de l'abondance des espèces des strates de sous-bois,

pour chacun des traitements et selon les trois périodes mesurées. On peut y remarquer que dès la première année de la perturbation, les traitements CT et CC se distinguent déjà des témoins. Le traitement CT se distingue aussi significativement du traitement annelage des conifères (An). Les mêmes différences s'observent entre l'année un et l'année deux. Ainsi le changement total deux ans après la perturbation s'exprime par des différences encore plus marquées entre les traitements (Figure 4.3). Bien que les distances moyennes pour le traitement annelage soient plus fortes que pour le traitement Te, on n'observe néanmoins pas de différences significatives deux années après la perturbation ( $p=0,19$ ; comparaisons paires avec correction de Bonferroni).

#### 4.4.4 Changements en recouvrement et en densité des groupes de plantes de sous-bois.

Des analyses de variance à deux critères de classification ont été effectuées sur des regroupements d'espèces en fonction d'une stratification verticale des arbustes et des herbacées. Les tableaux 4.5 et 4.6 présentent les valeurs de F de l'ANOVA pour les changements de recouvrement et de densité de ces groupes de plantes. Tant au niveau des changements de pourcentage recouvrement que de la densité, les traitements n'ont eu aucun impact significatif sur la strate arbustive. La seule différence significative qui s'observe est le résultat de l'effet de l'âge des peuplements après feu sur la densité des arbustes. Par contre, les herbacées ont fortement aux traitements, mais de façon différente selon leur taille et type de croissance (herbacées hautes, herbacées basses, herbacées prostrées au sol) et le type de mesure utilisée (recouvrement ou densité) (Tableaux 4.5 et 4.6).

La strate herbacée dans son ensemble a réagi significativement à l'effet traitement dès la première année. La réaction de la strate herbacée apparaît beaucoup plus forte en termes de changements de pourcentage de recouvrement que de densité. Pour la densité, l'effet traitement disparaît entre la première et la deuxième année, tandis qu'il ne cesse de s'accroître pour le recouvrement. L'effet de l'âge des peuplements après feu n'est significatif que pour le recouvrement des herbacées pour la première année après traitement. Il disparaît par la suite. Aucun effet de l'âge ne s'observe sur les changements de densité des herbacées (Tableaux 4.5 et 4.6). Interaction âge x traitement n'est pas non plus significative tant pour le pourcentage de recouvrement que la densité. La stratification verticale des herbacées permet de mettre en évidence des distinctions importantes entre les trois groupes. Les herbacées hautes, regroupant des espèces telles que *Aster macrophyllus*, *Aralia nudicaulis* et *Clintonia borealis* (Tableau 4.2), ont significativement et fortement réagi aux traitements, tant au niveau du recouvrement que de la densité. L'effet de l'âge est significatif pour la première année après traitement et pour la période totale de deux ans. Interaction âge x traitement est aussi significative pour les mêmes périodes, à l'exception de la période totale de deux ans pour les mesures de densité.

Contrairement aux herbacées hautes, les herbacées basses (*Viola* spp., *Carex* spp., *Maianthemum canadense*, etc.) n'ont que très peu réagi aux traitements (Tableaux 4.5 et 4.6). L'effet traitement s'est avéré significatif pour les changements de recouvrement entre la première et la deuxième année, et dès la première année pour les changements de densité. Ni l'âge des peuplements après feu, ni interaction des deux facteurs n'ont influencé les changements de recouvrement et de densité. Finalement, pour le groupe des herbacées prostrées au sol (*Linnaea borealis*, *Galium triflorum*, *Polygonum cilinode*, etc.), autant l'effet traitement que l'effet âge se sont avérés significatifs pour les

changements de recouvrement, et ce pour les trois périodes. Pour la première année après traitements on observe une interaction significative âge x traitement (Tableaux 4.5 et 4.6).

Les données de recouvrement de chacun des groupes de plantes de sous-bois qui ont réagi significativement aux traitements sont présentées pour les facteurs traitement et âge aux figures 4.4 et 4.5. Pour la strate herbacée dans son ensemble, on remarque que le changement de recouvrement dans le traitement CT est significativement plus élevé que dans les traitements Te et An pour les périodes de 0-1 an et de 1-2 ans suite à l'application des traitements. Pour la période totale (0-2 ans), les différences entre les traitements s'accroissent davantage (Figure 4.4a). On observe exactement le même scénario pour les herbacées hautes (Figure 4.4b). Pour la strate herbacée dans son ensemble et pour les herbacées hautes, on observe un changement beaucoup plus important du recouvrement dans les jeunes que dans les vieilles communautés après feu (Figures 4c et 4d). Bien que ces différences cessent d'être significatives deux ans après la création des trouées pour la strate herbacée dans son ensemble, elles le demeurent pour les herbacées hautes. Interaction significative âge x traitement pour les herbacées hautes démontre que le traitement CT a eu un effet significativement plus prononcé sur les changements de recouvrement dans la communauté la plus jeune que dans toutes les autres (Test de Tukey HSD). Cet effet se manifeste autant pour la période de 0-1 an après traitements, que pour celle de 0-2 ans. De plus, aucune différence significative ne s'observait entre les traitements pour la plus vieille communauté (1760). La même tendance s'observe quand on analyse les changements de densité pour la période de 0-1 an, où l'on notait aussi une interaction significative âge x traitement.

Bien que l'ANOVA révélait un effet traitement significatif pour les changements de recouvrement des herbacées basses pour la période de 1-2 ans après l'application des traitements, les comparaisons pairées avec correction de Bonferroni ne permettent pas de distinguer des différences significatives entre les traitements (Figure 4.5a). Pour les herbacées au sol, on observe que le changement de recouvrement dans le traitement CT est significativement plus élevé que pour le traitement Te pour les périodes de 0-1 an et 1-2 ans. Pour la période totale (0-2 ans), les différences entre les traitements s'accroissent davantage (Figure 4.5b). Au niveau de l'âge des communautés après feu, on remarque que le recouvrement change plus dans les vieilles communautés que dans les jeunes (Figure 4.5d). Interaction significative âge x traitement révèle que le traitement CT dans la communauté de 1870 a entraîné des changements de recouvrement des herbacées au sol significativement plus importants que pour les mêmes traitements dans les jeunes communautés (1944 et 1916).

#### 4.4.5 Facteurs abiotiques associés aux changements de la végétation des strates du sous-bois

Les analyses de régression pas à pas ont permis de mettre en évidence les principales variables abiotiques liées au changement du recouvrement et de la densité des groupes de plantes herbacées (Tableau 4.7). La strate herbacée dans son ensemble a surtout réagi aux changements des conditions lumineuses des sites suite à l'application des traitements. La lumière maximale (au dessus des plus hauts arbustes) et la lumière à 5cm du niveau du sol étaient respectivement positivement et négativement corrélées au changement de recouvrement des herbacées pour les périodes de 0-1 an et 0-2ans suite à l'ouverture de la strate arborescente. Les changements de densité pour la période de 0-1 an, quoique corrélés à la lumière au sol, le sont positivement et sont de plus positivement

associés au pourcentage d'humidité du sol au mois de juillet. Pour la période totale (0-2 ans) les changements de densités sont positivement corrélés à la température du sol et au pourcentage d'humidité du sol pour le mois de juillet.

La stratification verticale de la strate herbacée a permis de faire ressortir de nouvelles variables abiotiques corrélées au changement du pourcentage de recouvrement et de densité. D'une part, le changement du pourcentage de recouvrement pour les herbacées hautes, tout comme pour la strate herbacée dans son ensemble, est corrélé à la lumière. D'autre part, bien que le changement en densité pour les herbacées hautes soit aussi associé aux conditions lumineuses, le taux de minéralisation de l'azote ( $\text{NH}_4$ ) ainsi que la température du sol au mois de juillet étaient en plus respectivement associés aux périodes de 0-1 an et 0-2 ans (Tableau 4.7).

Les changements du pourcentage de recouvrement pour les herbacées prostrées au semblent surtout influencés par le pourcentage d'humidité du sol au mois de juillet. La même variable d'humidité du sol du mois de juillet s'est avérée significative dans les modèles de régression pour les trois périodes 0-1 an, 1-2 ans et 0-2 ans (Tableau 4.7). Finalement, la lumière maximale était positivement corrélée aux changements du pourcentage de recouvrement pour les périodes de 1-2 ans et 0-2 ans, mais non pour 0-1 ans. Pour cette période, c'est la température du sol au mois d'août qui était positivement associée aux changements (Tableau 4.7).

## 4.5 Discussion

### 4.5.1 Le changement des conditions abiotiques

Les trouées naturelles dans le sud de la forêt boréale sont en majorité le résultat d'infestations par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. La mortalité massive du sapin baumier durant une épidémie entraîne des changements des conditions abiotiques à l'intérieur des parcelles perturbées. Par exemple, Paré *et al.* (1993) ont montré que le contenu total en éléments nutritifs du sol dans une trouée de tordeuse était comparable à celui mesuré dans de jeunes forêts dominées par *Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*. A l'exception de cette étude, l'emphase de la recherche en forêt boréale a été surtout axée sur le changement des conditions abiotiques en fonction du gradient successional après feu et moins sur la dynamique des trouées. Cependant, en forêt tempérée la dynamique des trouées a largement été étudiée et les résultats ont montré qu'il y avait des changements dans les conditions abiotiques des sites en comparaison à des parcelles non-perturbées (Collins et Pickett 1987; Moore et Vankat 1986). Entre autres, une décomposition plus rapide de la litière (Spurr et Barnes, 1980), des changements de la quantité de la lumière, des variations dans les conditions hydriques et thermales des sols (Anderson *et al.*, 1969), ainsi que des changements dans la disponibilité des éléments nutritifs (Mladenoff, 1987) ont été observés. La taille des trouées est aussi un facteur important qui influence le degré de changement des conditions abiotiques (Collins et Pickett 1987; Moore et Vankat 1986).

Nos résultats des différentes intensités de traitement affectant l'ouverture de la strate arborescente ont montré que même des ouvertures de moins de 100m<sup>2</sup> étaient

suffisantes pour entraîner des modifications dans les conditions abiotiques. Bien que ce ne soit pas tous les facteurs abiotiques qui aient été modifiés par la création des ouvertures de la strate arborescente, on note que la lumière et la température du sol au milieu de la saison de croissance l'ont été. Si l'on exclue le traitement CT, il est évident que le statut successional des communautés a eu un impact important sur les conditions abiotiques dans chacun des traitements, en influençant le degré d'ouverture de la strate arborescente. L'augmentation de la dominance des conifères dans la strate arborescente en fonction du temps depuis feu est responsable de cette situation. Les conditions abiotiques ont changé plus fortement dans les vieilles communautés que dans les jeunes, mais globalement la réaction des variables abiotiques à la création des trouées allait dans le même sens, peu importe le statut successional des sites.

Contrairement à ce que Moore et Vankat (1986) ont observé pour la forêt tempérée, le pourcentage d'humidité du sol n'a été que très peu influencé par la création des trouées. On aurait pu s'attendre à une augmentation du pourcentage d'humidité à l'intérieur des trouées, étant donné une diminution de l'absorption de l'eau par les arbres (Kimmins 1972; Swank *et al.* 1981). Cependant, la petite taille des ouvertures créées, de même que la présence de *Populus tremuloides* dans les peuplements, pourrait avoir contribué à masquer l'effet des ouvertures sur l'humidité du sol. Le peuplier faux-tremble est une espèce clonale possédant un système racinaire extrêmement bien développé. Une étude de Lavertu *et al.* (1994) sur la régénération du peuplier après coupe a montré que la production de rejets n'était pas associée au nombre de peupliers présents dans le site avant la coupe. Il est donc possible que malgré l'ouverture de la strate arborescente que le système racinaire bien implanté du peuplier faux-tremble ait continué à pomper de fortes quantités d'eau du sol.

#### 4.5.2 La réaction des strates de sous-bois

La création de trouées expérimentales dans la strate arborescente a entraîné d'importants changements au niveau des strates de sous-bois, qui se sont surtout manifestés chez les plantes herbacées. Comparativement à des études dans la forêt tempérée où peu de réactions de la strate herbacée avaient été observées (Davison et Forman 1982; Moore et Vankat 1986; Collins et Pickett 1987, 1988), la réaction de la strate herbacée s'est manifestée dès la première année par de fortes augmentations de recouvrement et de densité. En contrepartie, les arbustes n'ont pas réagi de façon significative à la création des trouées.

Il est cependant trop tôt pour affirmer que la strate arbustive ne répond pas à ces ouvertures de la strate arborescente. Il est fort probable, tout comme Collins et Pickett (1987) l'avaient noté, que la réaction de certaines espèces implique un délai de quelques années avant de montrer une augmentation d'abondance et de densité. D'ailleurs, comme l'ont montré De Grandpré et Bergeron (chapitre II), la première année suite à la création des trouées s'est caractérisée par une baisse ou une absence de changement dans le recouvrement des espèces résidentes. Le même phénomène a été observé par Halpern (1989). Plusieurs arbustes ont probablement aussi été affectés par la chute des arbres. Une étude de Finner *et al.* (1996) dans les mêmes sites que nous avons étudiés a montré que les plantes herbacées ont un enracinement en surface, où plus de 50% des racines fines se retrouvent dans l'horizon organique. En comparaison, la distribution des racines fines chez les arbustes, à l'exception de *Taxus canadensis*, est plus profonde. Bien que la création des trouées, surtout au niveau de la CT, ait entraîné des changements dans les conditions abiotiques des sites, c'est à la surface du sol (principalement dans les horizons organiques) que ces changements se manifestent avec le plus d'intensité (Collins et Pickett

1987). Il est donc probable que l'absence de réaction de la strate arbustive dans les premières années suite à la création des trouées soit reliée au fait que le système racinaire n'ait encore que très peu réagi aux nouvelles conditions abiotiques. De plus, les arbustes étant ligneux, un accroissement de recouvrement implique une construction importante de biomasse ligneuse, ce qui est plus coûteux et moins rapide que de produire de la biomasse herbacée.

Comme l'ont révélé les résultats de l'ordination, la réaction des strates de sous-bois à la création des trouées a varié selon l'intensité de l'ouverture et selon le statut successional des sites. La CT a entraîné un changement beaucoup plus rapide et important que tous les autres traitements. L'effet de l'âge des peuplements après feu s'est surtout manifesté par des réactions différentes face aux traitements, où la réaction dans les jeunes communautés était surtout reliée aux espèces résidentes, tandis que dans les vieilles communautés quelques espèces ont pu envahir et changer la composition du sous-bois. En comparaison à l'étude de De Grandpré et Bergeron (chapitre II), où la taille des parcelles coupées était de 400m<sup>2</sup>, la réaction de la strate herbacée a été beaucoup moins prononcée, tant en termes de variations d'abondance que d'envahissement de nouvelles espèces dans les parcelles de 100m<sup>2</sup> de la présente étude. Cette observation souligne l'importance de l'influence de la taille et de l'intensité des perturbations sur les changements observés dans le sous-bois (Phillips et Shure 1990; Halpern 1988; Collins et Pickett 1987; Pickett *et al.* 1987).

La mesure de distance des caractères moyens entre les mêmes quadrats, et selon des périodes temporelles différentes, a permis de mettre en évidence que, globalement, l'intensité des traitements a eu un effet significatif sur le changement dans la composition et l'abondance des espèces des strates du sous-bois et ce, peu importe l'âge des

communautés après feu. L'effet temporel est aussi très important car on peut constater que les traitements se différencient graduellement les uns des autres. Ainsi, on peut présumer que malgré qu'il n'y ait pas de différences significatives entre l'annelage et le Te deux ans après l'application des traitements, une différence significative pourrait apparaître dans quelques années. Bien que les conifères annelés soient mort, ils demeurent encore sur pied et bloquent ainsi encore partiellement le passage de la lumière jusqu'au sous-bois.

#### 4.5.3 La réaction de la strate herbacée

La plupart des plantes herbacées en forêt boréale possèdent une croissance clonale (Archibold 1979; Sobey et Barkhouse 1977). Plusieurs études ont montré que les espèces de ce type s'adaptent rapidement à des changements dans les conditions abiotiques des sites (Matlack *et al.* 1993; Hutchings et Mogie 1990; Slade et Hutchings 1987a et 1987b; Ashmun et Pitelka 1985; Harnett et Bazzaz 1983). Les augmentations de recouvrement et de densité observées chez les herbacées hautes, groupe exclusivement composé d'espèces à croissance clonale, s'expliquent probablement par le fait que les espèces ont rapidement réagi à l'augmentation de la lumière à l'intérieur des trouées. Ashmun et Pitelka (1985) ont d'ailleurs démontré que *Clintonia borealis*, une espèce commune dans nos sites, était favorisée dans sa croissance quand les genets se retrouvaient dans des endroits bien éclairés. Pour la même espèce, Angevine et Handel (1986) ont montré que l'architecture clonale et la production de ramets peuvent varier considérablement sous l'influence de changements abiotiques. Selon Hutchings et Mogie (1990), dans une parcelle où les conditions sont favorables à la croissance, la production de ramets des espèces clonales peut augmenter considérablement. Ceci pourrait expliquer l'augmentation significative de la densité observée chez les herbacées hautes un an après la création des trouées.

La stratification verticale de la strate herbacée a permis de mettre en évidence des processus qu'il n'était pas possible d'observer quand on analysait la strate herbacée dans son ensemble. Interaction âge x traitement observée chez les herbacées hautes traduit simplement le statut successional des sites, où l'abondance de ces espèces tend à diminuer avec le temps depuis le dernier feu (De Grandpré *et al.* 1993). Ainsi, avec un recouvrement plus important dans les jeunes peuplements, ce groupe a pu réagir beaucoup plus rapidement et fortement à la CT que dans les vieux peuplements. L'autre groupe d'espèces qui a bien réagi à la création des trouées sont les herbacées qui rampent ou qui poussent à ras le sol. Ces espèces se retrouvaient en plus forte abondance dans les vieux peuplements où elles ont réagi plus rapidement et fortement à la création des trouées. En regroupant les espèces afin d'analyser le changement de la strate herbacée dans son ensemble, on perd l'effet de interaction âge x traitement, car la réaction des différents groupes d'espèces est la même face à la création des trouées, soit une augmentation du recouvrement et de la densité des espèces. Ce ne sont toutefois pas les mêmes variables environnementales qui influencent le changement. Le changement des herbacées au sol a surtout été influencé par l'humidité du sol, comparativement à la lumière pour les herbacées hautes.

Une étude récente sur les caractéristiques des trouées naturelles dans le sud de la forêt boréale a montré que leur taille est très variable, et dépend du statut successional des communautés (Kneeshaw et Bergeron, soumis). Jusqu'à 150 ans après feu, la taille moyenne des trouées est de 100m<sup>2</sup> ou moins, quoique très variable. Dans les plus vieilles communautés, la taille moyenne des trouées est de près de 400m<sup>2</sup>. Le pourcentage de la forêt en trouées oscille entre 7 et 40%, selon le statut successional des communautés (Kneeshaw et Bergeron, soumis). La majorité de ces trouées résulte d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et ne sont pas comparables aux ouvertures qui

caractérisent la forêt tempérée. En effet, Bergeron *et al.* (1995) ont observé que plus de 10 ans après la mortalité des adultes, plus de 80% des arbres étaient encore debout. Comme l'ont montré nos résultats, bien que le traitement annelage devrait à long terme entraîner des changements des conditions abiotiques et de l'abondance de certaines espèces de sous-bois à l'intérieur des trouées, ces derniers seront graduels. Dans de telles conditions, et si les trouées sont de tailles restreintes, elles devraient favoriser les espèces résidentes (incluant aussi la régénération préétablie des arbres) au détriment des espèces envahissantes, et indésirables, comme *Rubus idaeus* et *Epilobium angustifolium*.

### Remerciements

Ce projet a été subventionné par le ministère de l'enseignement supérieur (Fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche (FCAR), subvention équipe). Nous tenons à remercier Brigitte Boisvert, Daniel Hatin, Julie Bellemarre, Jacques Tardif, France Conciatori, Nelson Laplante et Daniel Tarte pour leur contribution sur le terrain.

#### 4.6 Bibliographie

- Angevine, M. W. et S.N. Handel. 1986. Invasion of forest floor space, clonal architecture, and population growth in the perennial herb *Clintonia borealis*. *Journal of Ecology* 74: 547-560.
- Alghren, C.E. 1960. Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota. *Ecology* 41: 431-445.
- Anonyme. 1993. Canadian climate normals 1961-1990. Canadian climate program. Environment Canada, Atmospheric Environment Service. Downsview, Ontario.
- Anderson, R.C., O.L. Loucks et A.M. Swain. 1969. Herbaceous responses to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology* 50: 255-263.
- Archibold, O.W. 1979. Buried viable propagules as a factor in postfire regeneration in northern Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany*. 57: 54-58.
- Ashmun, J.W. et L.F. Pitelka. 1985. Population biology of *Clintonia borealis*. II. Survival and growth of transplanted ramets in different environments. *Journal of Ecology* 73: 185-198.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on the boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y., A. Leduc, H. Morin et C. Joyal. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1375-1384.
- Bergeron, Y et D. Charron. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendrochronological approach. *Ecoscience* 1: 173-184.
- Bergeron, Y. et M. Dubuc. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.

- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. *In: S.T.A. Pickett et P.S. White (éds). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. pp.53-69. Academic Press, Orlando, Florida, USA.*
- Collins, B.S. et S.T.A. Pickett. 1988. Demographic responses of herb layer species to experimental gaps in a northern hardwood forest. *Journal of Ecology* 76: 437-450.
- Collins, B.S. et S.T.A. Pickett. 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwood forest. *Vegetatio* 70: 3-10.
- Collins, B.S., K.P. Dunne et S.T.A. Pickett. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. *In: S.T.A. Pickett et P.S. White (éds). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. pp.17-34. Academic Press, Orlando, Florida, USA.*
- Davison, S.E. et R.T.T. Forman. 1982. Herb and shrub dynamics in a mature oak forest: a thirty-year study. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109: 64-73.
- De Grandpré, L., D. Gagnon et Y. Bergeron. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* 4: 803-810.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18-21.
- Finner, L., C. Messier et L. De Grandpré. 1996. Fine root dynamics in mixed boreal conifer-broadleaf forest communities at different successional stages after fire. *Canadian Journal of Forest Research (Sous presse).*
- Halpern, C.B. 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology* 70: 704-720.
- Halpern, C.B. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. *Ecology* 69: 1703-1715.
- Harnett, D.C. et F.A. Bazzaz. 1983. The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *Journal of Ecology* 73: 415-427.
- Hutchins, M.J. et M. Mogie. 1990. The spatial structure of clonal plants: control and consequences. *In: van Groenendael, J. and de Kroon, H. (éds) Clonal growth in plants, pp.57-76. SPB Academic Publishing, The Hague.*

- Kimmins, J.P. 1972. Relative contributions of leaching, litter fall and defoliation by *Neodiprion sertifer* (Hymenoptera) to the removal of Cesium-134 from red pine. *Oikos* 23: 226-234.
- Kneeshaw, D. et Y. Bergeron. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. Soumis au Journal Canadien de la Recherche Forestière.
- Lavertu, D., Y. Mauffette et Y. Bergeron. 1994. Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*. *Journal of Vegetation Science* 5: 561-568.
- Legendre, L et P. Legendre. 1984. *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologique.* Masson et Presses de l'Université du Québec, Québec 335 p.
- Marks, P.L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pennsylvanica*) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecological Monographs* 44: 73-88.
- Matlack, G.R., D.J. Gibson et R.E. Good. 1993. Clonal propagation, local disturbance, and the structure of vegetation: ericaceous shrubs in the pine barrens of New Jersey. *Biological Conservation* 63: 1-8.
- Messier, C. et P. Puttonen. 1995. Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 343-354.
- Mladenoff, D.J. 1987 Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in hemlock and hardwood treefall gaps. *Ecology* 68: 1171-1180.
- Moore, M.R. et J.L. Vankat. 1986. Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech maple forest. *American Midland Naturalist* 115: 336-347.
- Morin, H., D. Laprise et Y. Bergeron. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks in the Lake Duparquet region, Abitibi, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1497-1506.
- Pacala, S.W., C.D. Canham., J. Saponara., J.A. Silander Jr., R.K. Kobe et E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.

- Paré, D., Y. Bergeron et C. Camiré. 1993. Changes in the forest floor of Canadian southern boreal forest after disturbance. *Journal of Vegetation Science* 4: 811-818.
- Phillips, D.L. et D.J. Shure. 1990. Patch-size effects on early succession in southern Appalachian forests. *Ecology*. 71: 204-212.
- Pickett, S.T.A., J. Kolasa et C.G. Jones. 1994. Ecological understanding: the nature of theory and the theory of nature. Academic Press, New York, N.Y., USA.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins et J.J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Pitelka, L.F., D.S. Stanton et M.O. Peckham. 1980. Effects of light and density on resource allocation in a forest herb, *Aster acuminatus* (Compositae). *American Journal of Botany* 67: 942-948.
- Raison, R.J., M.J. Connell et P.K. Khanna. 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral-N *in situ*. *Soil Biology and Biochemistry* 19: 521-530
- Rowe, J.S. 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. *In*: Wein, R.W. et D.A. MacLean. (éds.) The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Scope* 18: 135-154. Wiley, New York, N.Y.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. *In*: S.T.A. Pickett et P.S. White (éds). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. pp.17-34. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Slade, A.J. et M.J. Hutchings. 1987a. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 75: 639-650.
- Slade, A.J. et M.J. Hutchings. 1987b. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 75:95-112.
- Sobey, D.G. et P. Barkhouse. 1977. The structure and rate of growth of the rhizomes of some forest herbs and dwarf shrubs of the New Brunswick - Nova Scotia border region. *The Canadian Field Naturalist* 91: 377-383.
- Spurr, S.H. et B.V. Barnes. 1980. Forest ecology. 3<sup>e</sup> edition Ronald Press, New York, New York, USA.

- Sokal, R.R. et F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2<sup>e</sup> edition. W.H. Freeman, New York, New York, USA.
- Swank, W.T., J.B. Waide, D.A. Crossley Jr. et R.L. Todd. 1981. Insect defoliation enhances nitrate export from forest ecosystems. *Oecologia* 51: 297-299.
- ter Braak, C.J.F. 1988. *Canoco - a FORTRAN Program for Canonical Community Ordination by (Partial) (Detrended) (Canonical) Correspondence Analysis and Redundancy Analysis*. Agricultural Mathematical Group. Wageningen.
- Vincent, J.S. et L. Hardy. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire Québécois. *Géographie Physique et Quaternaire* 31: 357-372.

Tableau 4.1 Moyennes ( $\pm 1$  écart-type) des surfaces terrières enlevées selon les trois traitements et l'abondance moyenne relative des arbres selon l'âge des communautés après feu.

	Annelage *	Coupe conifères	Coupe totale	Conifères <sup>1</sup>	<i>Populus</i> <i>tremuloides</i>	<i>Betula</i> <i>papyrifera</i>	<i>Thuja</i> <i>occidentalis</i>
	(m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	(m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	(m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	(%) <sup>2</sup>	(%)	(%)	(%)
1944	1,4 (0,8)	1,8 (1,8)	33,4 (9,3)	4,9	76,4	18,7	0
1916	7,9 (5,3)	11,7 (8,4)	19,2 (3,6)	20,9	56,8	22,3	0
1870	8,0 (2,9)	14,7 (7,8)	41,0 (11,5)	34,6	54,3	9,4	1,7
1760	21,2 (13,4)	17,6 (6,1)	38,5 (9,3)	34,6	12,0	18,9	34,5

\*Pour le traitement annelage des conifères les valeurs correspondent à la surface terrière annelée et laissée sur place.

<sup>1</sup> Les conifères sont surtout dominés par *Abies balsamea*, avec de faibles proportions de *Picea glauca*

<sup>2</sup> Pourcentages calculés à partir des surfaces terrières totales

Tableau 4.2 Regroupement des espèces de sous-bois dans les différentes classes de hauteur utilisées pour les analyses.

<b>Arbustes hauts</b>	<b>Herbacées hautes</b>	<b>Herbacées basses</b>
<i>Acer spicatum</i>	<i>Actaea rubra</i>	<i>Carex</i> spp.
<i>Amelanchier</i> spp.	<i>Aralia nudicaulis</i>	<i>Cinna latifolia</i>
<i>Cornus stolonifera</i>	<i>Aster macrophyllus</i>	<i>Circaea alpina</i>
<i>Corylus cornuta</i>	<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Cornus canadensis</i>
<i>Prunus pensylvanica</i>	<i>Cirsium muticum</i>	<i>Dryopteris disjuncta</i>
<i>Salix</i> spp.	<i>Clintonia borealis</i>	<i>Equisetum sylvaticum</i>
<i>Sambucus pubens</i>	<i>Dryopteris spinulosa</i>	<i>Geranium bicknellii</i>
<i>Sorbus americana</i>	<i>Epilobium angustifolium</i>	<i>Lycopodium annotinum</i>
	<i>Mertensia paniculata</i>	<i>Lycopodium obscurum</i>
<b>Autres arbustes</b>	<i>Petasites palmatus</i>	<i>Maianthemum canadense</i>
<i>Diervilla lonicera</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Monotropa uniflora</i>
<i>Lonicera canadensis</i>	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Pyrola asarifolia</i>
<i>Lonicera hirsuta</i>	<i>Solidago rugosa</i>	<i>Rubus pubescens</i>
<i>Ribes glandulosum</i>	<i>Streptopus roseus</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
<i>Ribes lacustre</i>		<i>Trientalis borealis</i>
<i>Ribes triste</i>		<i>Viola</i> spp.
<i>Rosa acicularis</i>	<b>Herbacées prostrées au sol</b>	
<i>Taxus canadensis</i>	<i>Coptis groenlandica</i>	
<i>Viburnum edule</i>	<i>Galium triflorum</i>	
	<i>Goodyera repens</i>	
	<i>Goodyera tessellata</i>	
	<i>Linnaea borealis</i>	
	<i>Mitella nuda</i>	
	<i>Moneses uniflora</i>	
	<i>Polygonum cilinode</i>	

Tableau 4.3 Résultats statistiques pour les effets de l'âge des communautés et des traitements sur les conditions abiotiques du sous-bois. Valeurs de F pour l'analyse de variance à deux critères de classification. \* P<0,05, \*\*P<0,01, \*\*\*P<0,001

	dl	Lum. (5cm)	Lum. (1m)	Lum. (max)	Temp. juin	Temp. juil.	Temp. août	Hum. juin	Hum. juil.	NH <sub>4</sub>
Age	3	24,20***	6,75**	4,88**	38,66***	4,31*	4,89**	4,13*	21,60***	3,19*
Traitement	3	5,34**	16,77***	31,30***	3,49*	15,34***	1,57	1,08	1,87	0,02
A x T	9	1,92	0,74	1,07	0,77	0,74	0,18	1,31	0,82	0,74
Erreur	32									
R <sup>2</sup>		0,77	0,71	0,79	0,81	0,67	0,40	0,46	0,71	0,38

Lum = Pénétration de la lumière

Temp = Température du sol (à 15 cm)

Hum. = Humidité du sol (Horions organiques + interface avec sol minéral)

NH<sub>4</sub> = Concentration d'ammonium dans l'eau interstitiel du sol

Tableau 4. 4 Résultats statistiques des effets de l'âge des communautés et des traitements sur le changement observé dans la végétation du sous-bois, et mesuré avec l'indice de distance des caractères moyens. Valeurs de F pour l'analyse de variance à deux critères de classification. \*\*\*P<0,001

	dl	Indice de distance (0-1 an)	Indice de distance (1-2ans)	Indice de distance (0-2 ans)
Age	3	1,02	0,30	1,31
Traitement	3	15,48***	14,41***	26,28***
A x T	9	1,44	0,75	2,09
erreur	32			
R <sup>2</sup>		0,66	0,61	0,76

Tableau 4.5 Résultats statistiques pour les effets de l'âge des communautés et des traitements sur le changement de recouvrement de la végétation de sous-bois en fonction des années écoulées suite à l'application des traitements. Valeurs de F pour l'analyse de variance à deux critères de classification. \* P<0,05, \*\*P<0,01, \*\*\*P<0,001

	dl	Arbustes totaux (0-1an)	Arbustes totaux (1-2ans)	Arbustes totaux (0-2ans)	Arbustes hauts (0-1an)	Arbustes hauts (1-2ans)	Arbustes hauts (0-2ans)	Herbacées totales (0-1an)	Herbacées totales (1-2ans)	Herbacées totales (0-2ans)
Age	3	1,88	1,32	0,69	1,28	0,68	2,54	3,98*	0,69	2,61
Traitement	3	1,58	2,63	0,66	0,50	2,59	2,75	7,39**	8,21***	18,74***
A x T	9	0,76	0,62	0,87	0,79	0,53	1,91	1,80	1,21	1,41
Erreur	32									
R <sup>2</sup>		0,37	0,35	0,27	0,28	0,31	0,51	0,61	0,54	0,71

Tableau 4.5 (Suite)

	dl	Herbacées hautes (0-1an)	Herbacées hautes (1-2ans)	Herbacées hautes (0-2ans)	Herbacées basses (0-1an)	Herbacées basses (1-2ans)	Herbacées basses (0-2ans)	Herbacées au sol (0-1an)	Herbacées au sol (1-2ans)	Herbacées au sol (0-2ans)
Age	3	7,39**	1,61	7,78***	0,39	1,56	0,51	5,05**	3,77*	4,81**
Traitement	3	7,98***	6,42**	18,68***	0,74	3,14*	2,81	4,28*	5,91**	6,79**
A x T	9	2,61*	1,74	2,46*	0,62	0,44	0,58	2,26*	1,54	1,5
Erreur	32									
R <sup>2</sup>		0,69	0,55	0,76	0,23	0,36	0,32	0,60	0,57	0,60

Tableau 4.6 Résultats statistiques pour les effets de l'âge des communautés et des traitements sur le changement de densité de la végétation de sous-bois en fonction des années écoulées suite à l'application des traitements. Valeurs de F pour l'analyse de variance à deux critères de classification. \* P<0,05, \*\*P<0,01, \*\*\*P<0,001

	dl	Arbustes totaux (0-1an)	Arbustes totaux (1-2ans)	Arbustes totaux (0-2ans)	Arbustes hauts (0-1an)	Arbustes hauts (1-2ans)	Arbustes hauts (0-2ans)	Herbacées totales (0-1an)	Herbacées totales (1-2ans)	Herbacées totales (0-2ans)
Age	3	3,20*	2,98*	1,74	1,34	3,38*	2,78	0,26	0,17	0,02
Traitement	3	0,51	2,17	1,11	2,02	1,27	1,95	5,44**	1,79	2,94*
A x T	9	0,98	0,52	0,47	0,78	0,48	0,32	0,46	0,73	0,67
Erreur	32									
R <sup>2</sup>		0,38	0,39	0,29	0,35	0,36	0,35	0,40	0,28	0,32

Tableau 4.6 (Suite)

	dl	Herbacées hautes (0-1an)	Herbacées hautes (1-2ans)	Herbacées hautes (0-2ans)	Herbacées basses (0-1an)	Herbacées basses (1-2ans)	Herbacées basses (0-2ans)	Herbacées au sol (0-1an)	Herbacées au sol (1-2ans)	Herbacées au sol (0-2ans)
Age	3	15,42***	0,17	7,49**	0,23	0,61	0,35	0,71	0,65	0,53
Traitement	3	10,47***	0,27	5,90**	5,33**	1,44	2,82	1,03	0,70	0,81
A x T	9	3,77**	0,25	0,65	0,38	0,75	0,57	1,08	1,16	1,13
Erreur	32									
R <sup>2</sup>		0,78	0,10	0,59	0,39	0,29	0,31	0,32	0,31	0,31

Tableau 4.7 Coefficients des régressions pas à pas pour le changement du recouvrement et de la densité des groupes de plantes herbacées en fonction des variables abiotiques. Seulement les variables dépendantes dont le R<sup>2</sup> était supérieure à 0,25 sont incluses dans le tableau. \*\*\*P<0,001

	Lum. 5cm	Lum. 1m	Lum. max.	Temp. Juin	Temp. Juil.	Temp. Août	Hum. Juil.	NH <sub>4</sub>	Constante	R <sup>2</sup>	Valeur de F
<b>Recouvrement</b>											
Herbacées totales (0-1an)	-0,043		0,028						0,866	0,38	15,49***
Herbacée totales (0-2ans)	-0,034		0,033						0,91	0,50	24,14***
Herbacées hautes (0-1an)	-0,058	0,04							0,883	0,51	25,21***
Herbacées hautes (0-2ans)	-0,056		0,036						0,831	0,56	30,80***
Herbacées sol (0-1an)						0,049	0,006		-0,587	0,34	13,30***
Herbacées sol (1-2ans)			0,01				0,008		0,009	0,41	17,44***
Herbacées sol (0-2ans)			0,012				0,011		-0,23	0,45	20,29***

Tableau 4.7 (Suite)

	Lum. 5cm	Lum. 1m	Lum. max.	Temp. Juin	Temp. Juil.	Temp. Août	Hum. Juil.	NH <sub>4</sub>	Constante	R <sup>2</sup>	Valeur de F
<b>Densité</b>											
Herbacées totales (1-2ans)	1,825						0,765		-17,35	0,38	15,68***
Herbacées totales (0-2ans)					12,64		1,24		-201,65	0,37	14,87***
Herbacées hautes (0-1an)	-1,00		0,465					2,18	0,203	0,54	19,07***
Herbacées hautes (0-2ans)	-0,925	0,676		1,16					-9,00	0,64	29,25***

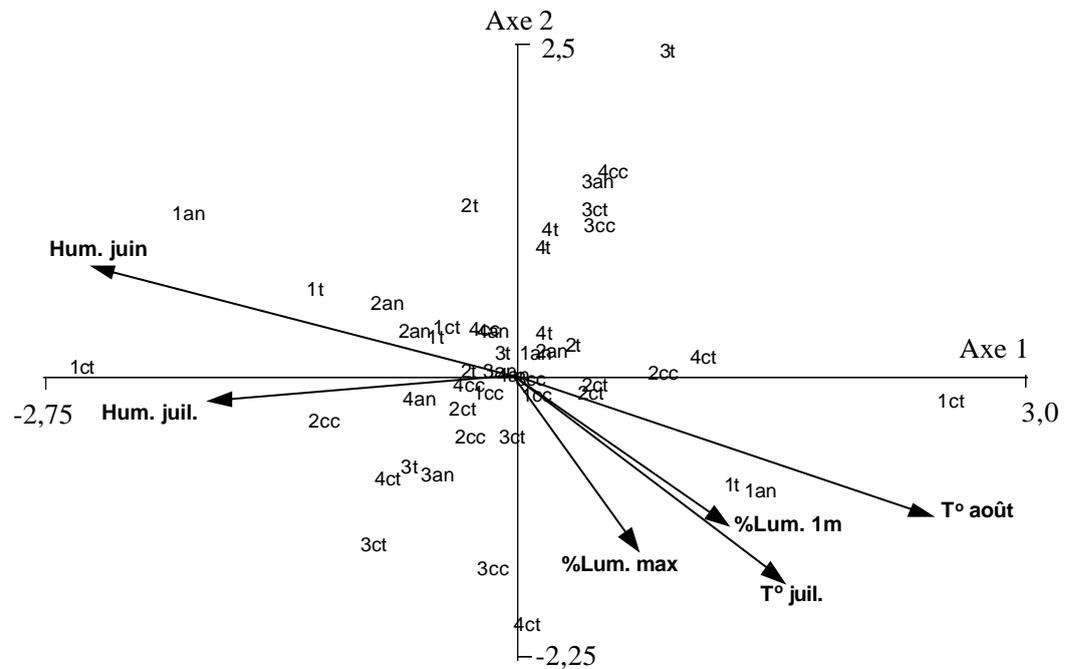


Figure 4.1 Analyse canonique des correspondances détendencée du recouvrement des espèces de sous-bois, deux ans après l'application des traitements. Afin de dégager l'effet de l'intensité de l'ouverture de la canopée, l'âge des communautés après feu est en covariable. Les chiffres correspondent à l'âge des communautés après feu (1: 1944, 2: 1916, 3: 1870 et 4: 1760) et les lettres aux traitements (an: annelage, cc: coupe des conifères, ct: coupe totale et te: témoin).

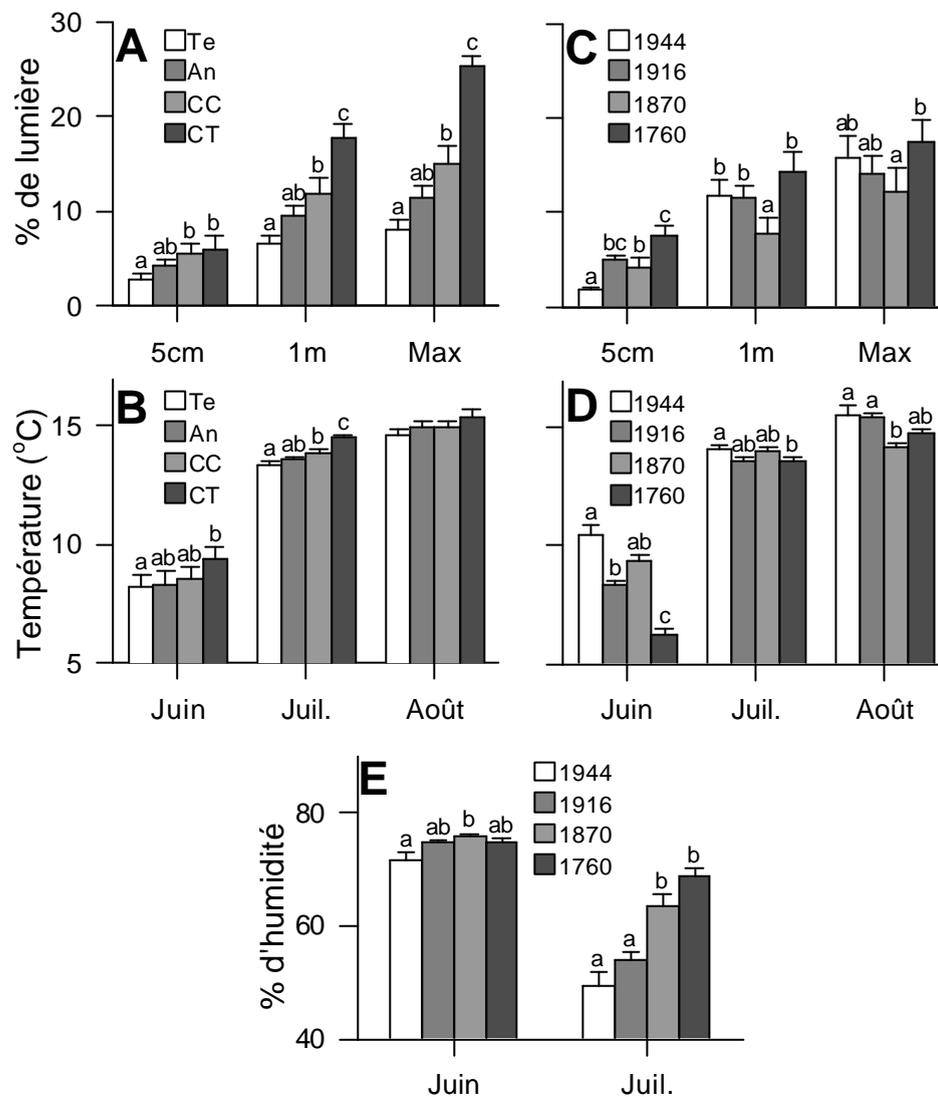


Figure 4.2 Valeurs moyennes des variables abiotiques en fonction des traitements et des âges après feu (moyennes et erreurs type). Pourcentage de lumière transmise à différentes hauteurs du sol en fonction des traitements (A) et de l'âge après feu (C). Température du sol en fonction des traitements (B) et de l'âge après feu (D). Pourcentage d'humidité du sol en fonction de l'âge après feu (E). Comparaisons paires suite à l'analyse de variance avec correction de Bonferroni. Des lettres différentes impliquent une différence significative à  $p < 0,05$ .

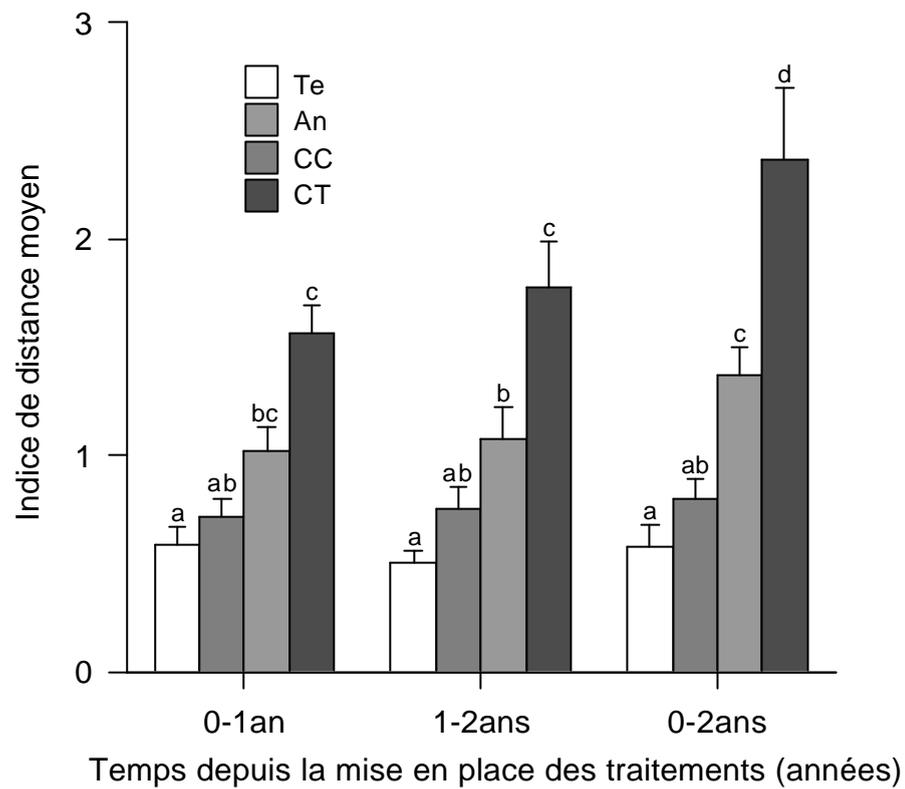


Figure 4.3 Valeurs moyennes et erreurs type des indices de distance des caractères moyens de la végétation, un indicateur de changement de la végétation, en fonction des traitements et du temps après traitement. Comparaisons paires suite à l'analyse de variance avec correction de Bonferroni. Des lettres différentes impliquent une différence significative à  $p < 0,05$ .

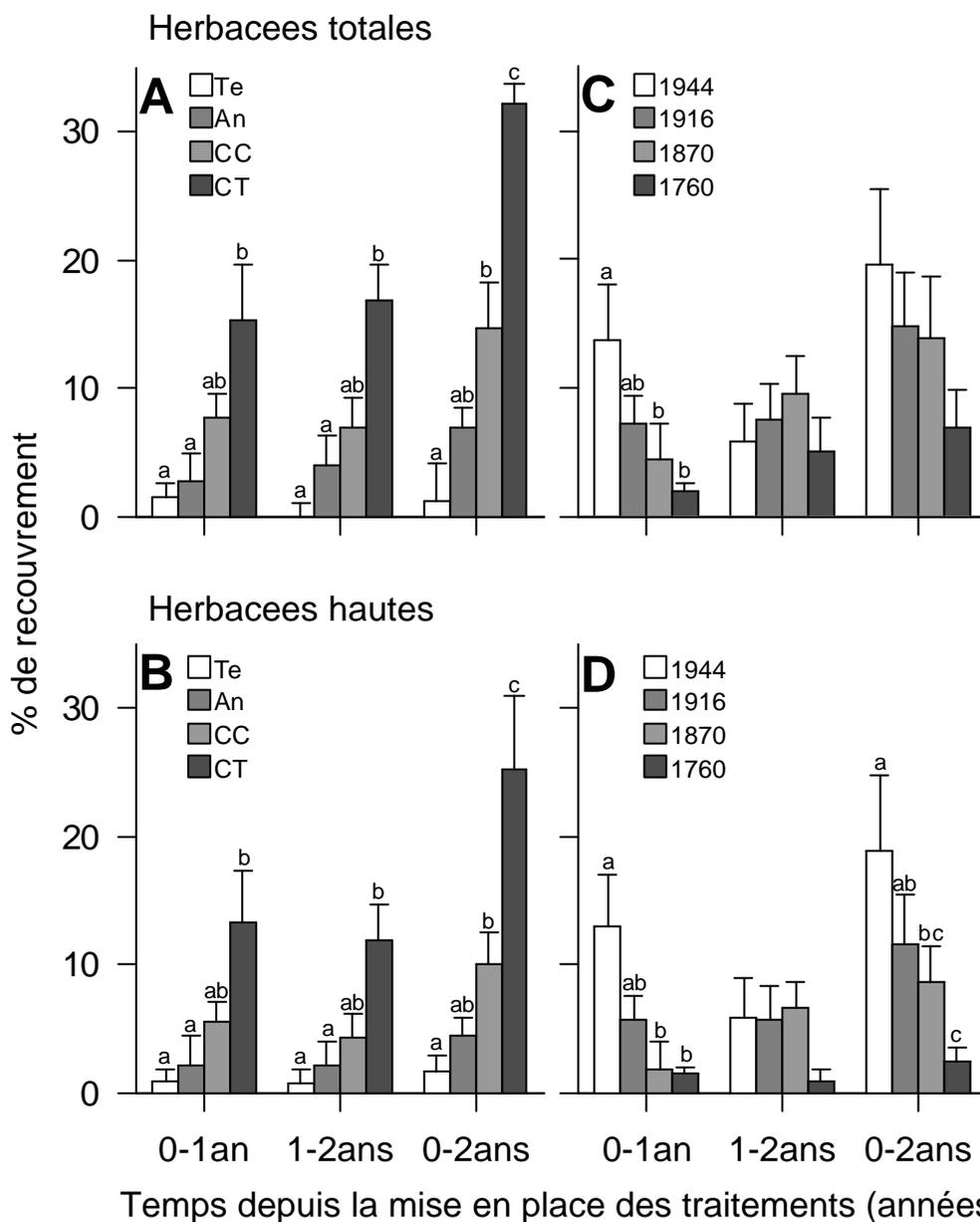


Figure 4.4 Valeurs moyennes et erreurs type des variations du pourcentage de recouvrement des herbacées totales (A) et des herbacées hautes (B) en fonction des traitements et de l'âge des communautés après feu (C, herbacées totales; D, herbacées hautes). Comparaisons paires suite à l'analyse de variance avec correction de Bonferroni. Des lettres différentes impliquent une différence significative à  $p < 0,05$ .

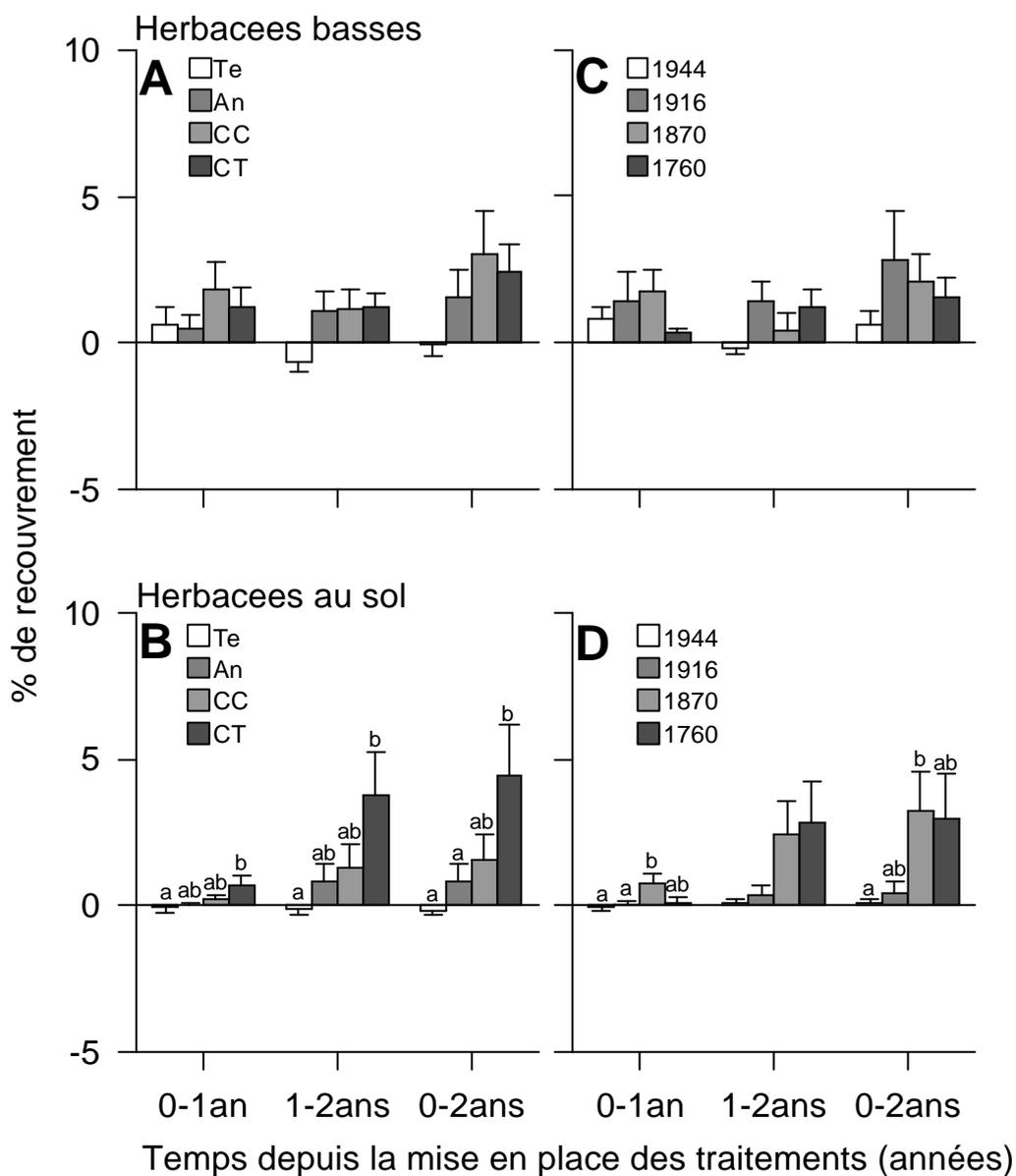


Figure 4.5 Valeurs moyennes et erreurs type des variations du pourcentage de recouvrement des herbacées basses (A) et des herbacées au sol (B) en fonction des traitements et de l'âge des communautés après feu (C, herbacées basses; D, herbacées au sol). Comparaisons paires suite à l'analyse de variance avec correction de Bonferroni. Des lettres différentes impliquent une différence significative à  $p < 0,05$ .

## Conclusion générale

L'influence des perturbations sur le développement des communautés végétales en forêt boréale est reconnue depuis longtemps (Bergeron 1991; Rowe 1983; Johnson 1979). La compréhension du rôle des perturbations et de leur influence sur les processus successionnels passent d'une part par la connaissance du régime des perturbations, et d'autre part par l'effet de ces dernières sur la végétation. Dans le sud de la forêt boréale, la connaissance du régime des perturbations est bien établie (Bergeron 1991; Bergeron et Dansereau 1993; Morin *et al.* 1993). Fort de ces acquis, l'étape subséquente consistait à en mesurer les effets sur les communautés végétales. Les résultats qui découlent de cette thèse auront permis de mettre en évidence l'importance du rôle des trouées locales sur le développement des communautés de sous-bois dans le sud de la forêt boréale.

Avec le changement du cycle des feux observé par Bergeron (1991), les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sont devenues à l'échelle régionale un élément de perturbation majeur. Bien que l'effet de l'intensité des trouées de tordeuse sur les communautés de sous-bois ne soit pas comparable à l'effet d'un feu, il en demeure néanmoins qu'elles ont un impact mesurable. En dedans de deux ans après la création de trouées expérimentales, des changements significatifs ont été mesurés tant pour les conditions abiotiques que pour le recouvrement et la densité de la strate herbacée, et ce pour des ouvertures dont la taille était de 100m<sup>2</sup> et moins. En comparaison, dans une étude semblable on n'avait pas observé d'effets significatifs pour les mêmes variables, et ce avec des trouées de 150m<sup>2</sup> (Collins et Pickett 1987).

L'effet de la taille des trouées s'est cependant manifesté au niveau de l'envahissement par des nouvelles espèces. En comparaison aux ouvertures de 400m<sup>2</sup>, où plusieurs espèces ont envahi, les trouées de 100m<sup>2</sup> et moins n'ont pas été caractérisées par un envahissement massif d'espèces. Certaines de ces espèces envahissantes, dont *Rubus idaeus*, sont déjà présentes dans le réservoir de graines (Ratel 1996), mais nécessitent des conditions lumineuses adéquates afin de pouvoir briser leur dormance et germer.

Cette différence, attribuable à la taille des trouées, a des répercussions au niveau du système naturel et sur la stabilité des communautés du sous-bois. En effet, la présence de la composante feuillue dans la strate arborescente tout au long de la succession a un impact sur la taille des trouées qui résultent d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. À l'exception des très vieilles communautés successionales, qui sont en majorité dominées par le sapin baumier et où les trouées devraient être de grande superficie, les trouées qui caractériseront la majorité des peuplements seront de plus petite superficie et probablement comparables à nos trouées expérimentales de 100m<sup>2</sup> et moins. Des trouées de cette taille devraient donc favoriser les espèces de sous-bois résidentes tout en limitant l'envahissement par des espèces intolérantes à l'ombre. Ce qui ultimement favoriserait la stabilité des communautés de sous-bois. De plus, si l'on considère le traitement annelage des conifères, qui s'apparente le plus à une épidémie de tordeuse, l'on remarque que les changements dans la composition et l'abondance des espèces de sous-bois sont d'autant plus graduels, limitant davantage l'envahissement des espèces intolérantes.

Localement, l'importance des trouées se résume par une modification des conditions abiotiques des sites qui favorise les espèces résidentes, augmente la diversité

dans les vieux peuplements et assure la stabilité de ces vieilles communautés, à condition que les trouées soient de taille restreinte. A l'échelle du paysage, il semble que les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette contribuent aussi au maintien de la diversité. En assurant le maintien de hauts niveaux de diversité dans les vieilles communautés successionales, les trouées contribuent à l'augmentation de la diversité du paysage. L'exercice de modélisation a permis de mieux cerner l'interaction des deux types de perturbations sur la diversité de l'habitat et du paysage. Cependant, le modèle n'inclut pas la composante spatiale reliée à chacune des perturbations. Le développement d'une approche de modélisation qui inclue la dynamique spatiale des perturbations, tout en utilisant la même méthode des groupes d'espèces, permettrait de révéler des patrons se rapprochant encore plus de la réalité.

Enfin, sur le plan pratique, pour l'amélioration des méthodes d'aménagement forestier et des pratiques de coupe, nos résultats suggèrent une approche qui devrait prendre en considération le régime de perturbation particulier à cette région. Imiter à l'échelle du paysage les patrons spatiaux engendrés par les feux de forêt, mais aussi intégrer localement des pratiques de coupe dans le but d'imiter les trouées qui résultent d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Surtout que celles-ci ont le potentiel d'aider la croissance de semis d'arbres préétablis, tel le sapin baumier, tout en limitant l'envahissement d'espèces envahissantes (*Epilobium angustifolium* et *Rubus idaeus*). Les résultats de cette étude montrent aussi qu'il est possible de prédire le potentiel de compétition après coupe à partir de la composition du sous-bois avant coupe. La présence de certaines espèces qui peuvent profiter des nouvelles conditions abiotiques suite à la coupe en augmentant leur recouvrement, préviennent ou limitent l'envahissement par les espèces intolérantes. Cependant le pouvoir prédictif du potentiel de compétition après coupe est étroitement relié à la taille des ouvertures qui seront créées. Plus la

superficie coupée augmente et moins les espèces résidentes pourront limiter l'envahissement des espèces compétitrices.

## Bibliographie (introduction et conclusion générales)

- Ahlgren, C.E. 1960. Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota. *Ecology* 41: 431-445.
- Anderson, R.C., O.L. Loucks et A.M. Swain. 1969. Herbaceous responses to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology* 50: 255-263.
- Archibold, O.W. 1979. Buried viable propagules as a factor in postfire regeneration in northern Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 57: 54-58.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on the boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y. and M.D. Flannigan. 1995. Predicting the effects of climate change on fire frequency in the southeastern Canadian boreal forest. *Water, Air and Soil Pollution* 82: 437-444.
- Bergeron, Y. et D. Charron. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendrochronological approach. *Ecoscience* 1: 173-184.
- Bergeron, Y. et S. Archambault. 1993. Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the 'Little Ice Age'. *The Holocene* 3: 255-259.
- Bergeron, Y. et P.R. Dansereau. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science* 4: 827-832.
- Bergeron, Y. et M. Dubuc. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Clark, J.S. 1990. Integration of ecological levels: individual plant growth, population mortality, and ecosystem process. *Journal of Ecology* 78: 1102-1118.
- Collins, B.S. et S.T.A. Pickett. 1988. Demographic responses of herb layer species to experimental gaps in a northern hardwood forest. *Journal of Ecology* 76: 437-450.

- Collins, B.S. et S.T.A. Pickett. 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. *Vegetatio* 70: 3-10.
- Collins, S.L. 1992. Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology* 73: 2001-2006.
- Collins, S.L., S.M. Glenn et D.J. Gibson. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76: 486-492.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J.H. et R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- De Grandpré, L., D. Gagnon et Y. Bergeron. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* 4: 803-810.
- Dix, R.L. et J.M.A. Swan. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest of Candle lake, Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 49: 657-676.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I: Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412-417.
- Flannigan, M.D. and C.E. Van Wagner. 1991. Climate change and wildfire in Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 66-72.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (Black spruce) - *Pleurozium* forests of southeastern Labrador, Canada. *Journal of Ecology* 73: 517-534.
- Harnett, C.D. et D.R. Richardson. 1989. Population biology of *Bonamia grandiflora* (Convolvulaceae): effects of fire on plant and seed bank dynamics. *American Journal of Botany* 76: 361-369.
- Harvey, B.D. et Y. Bergeron. 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 1458-1469.

- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *In*: West, D.C. & Botkin, D.B. (éds), *Forest succession: concepts and application*, pp. 374-406. Springer-Verlag, New York.
- Johnson, E.A. 1979. Fire recurrence in the subarctic and its implications for vegetation composition. *Canadian Journal of Botany* 57:1374-1379.
- Marks, P.L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pennsylvanica*) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecological Monographs* 44: 73-88.
- Mladenoff, D.J. 1987. Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in hemlock and hardwood treefall gaps. *Ecology* 68: 1171-1180.
- Moore, M.R. et J.L. Vankat. 1986. Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech maple forest. *American Midland Naturalist* 115: 336-347.
- Morin, H., D. Laprise et Y. Bergeron. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks in the Lake Duparquet region, Abitibi, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 23:1497-1506.
- Morneau, C. et S. Payette. 1989. Postfire lichen - spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany* 67: 2770-2782.
- Pickett, S.T.A., J. Kolasa et C.G. Jones. 1994. *Ecological understanding: the nature of theory and the theory of nature*. Academic Press, New York, N.Y., USA.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins et J.J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Pickett, S.T.A. et P.S. White. (éds). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Pitelka, L.F., D.S. Stanton et M.O. Peckham. 1980. Effects of light and density on resource allocation in a forest herb, *Aster acuminatus* (Compositae). *American Journal of Botany* 67: 942-948.
- Poulson, T.L. et W.J. Platt. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology* 70: 553-555.

- Ratel, C.L. 1996. Composition de la banque de semences le long d'un gradient de succession au sud-ouest de la forêt boréale québécoise. Mémoire de M.Sc., UQAM.
- Romme, W.H. 1982. Fire and landscape diversity in subalpine forests of Yellowstone National Park. *Ecological Monographs* 52: 199-221.
- Romme, W.H. et D.H. Knight. 1982. Landscape diversity: The concept applied to Yellowstone Park. *BioScience* 32:664-670.
- Rowe, J.S. 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. *In*: Wein, R.W. et D.A. MacLean. (éds.) *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. *Scope* 18: 135-154. Wiley, New York, N.Y.
- Rowe, J.S. 1961. Critique of vegetational concepts as applied to forests of northwestern Alberta. *Canadian Journal of Botany* 39: 1007-1015.
- Rowe, J.S. et G.W. Scotter. 1973. Fire in the boreal forest. *Quaternary Research* 3: 444-464.
- Spurr, S.H. et B.V. Barnes. 1980. *Forest ecology*. 3<sup>e</sup> édition. Ronald Press. New York.
- Suffling, R., Lihou, C. et Morand, Y. 1988. Control of landscape diversity by catastrophic disturbance: A theory and a case study of fire in a Canadian boreal forest. *Environmental Management* 12:73-78.
- Taylor, S.J., T.J. Carleton et P. Adams. 1987. Understorey vegetation change in a *Picea mariana* chronosequence. *Vegetatio* 73: 63-72.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350-363.
- Tilman, D. et J.A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Van Wagner, C.E. 1983. Fire behavior in northern conifer forest and shrublands. *In*: Wein, R.W. et D.A. MacLean. (éds.) *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. *Scope* 18: 65-80. Wiley, New York, N.Y.
- White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45: 229-299.

