

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET ÉTUDE DU MICROHABITAT
D'UN ASTER FORESTIER RARE ET MENACÉ
(*EURYBIA DIVARICATA*)

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
GENEVIÈVE BOISJOLI

JUIN 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

En premier, je voudrais te remercier Daniel, pour ton style de direction qui était tout à fait à ma mesure. Pour tes conseils, tes connaissances, pour les portes que tu m'as ouvertes. Matthew pour m'avoir recommandé à Daniel, pour ton soutien lors du démarrage de l'étude et pour nos sorties sur le terrain. Merci de ta détermination à m'offrir ton aide et pour le contact à Environnement Canada. Sans vous deux, je n'aurais pas eu la chance de travailler sur ce projet.

Deuxièmement, je voudrais remercier les organismes qui ont permis l'accomplissement de l'étude par leur soutien financier. La bourse du CRSNG m'a permis de me concentrer sur mon travail. Environnement Canada m'a fourni les fonds nécessaires au travail sur le terrain et en laboratoire. La Fiducie de Recherche sur la Forêt des Cantons-de-l'Est a également contribué aux travaux sur le terrain en donnant une bourse de stagiaire à Martin Genest.

Troisièmement, je voudrais remercier les personnes et organismes qui m'ont offert leur aide à différentes étapes de ce projet. M. Davis de St-Armand et Maryse et Michael du Petit Pinnacle, merci de m'avoir donné accès à vos propriétés et de votre volonté sincère à conserver les milieux naturels de la région. Merci à Patrick Nantel et à Luc Brouillet pour vos corrections et commentaires du proposé de recherche. Merci Patrick pour tes conseils sur les analyses, ça m'a permis d'amener mon mémoire à un autre niveau. Merci à Claire Vasseur au Biodôme de Montréal, les analyses de sol n'auraient pas été aussi faciles et agréables sans ton aide. Merci au Centre d'étude de la forêt pour les ressources qui ont été mises à ma disposition. Merci à Clément Robidoux du Corridor Appalachien et à la Fiducie du Mont Pinnacle

pour l'accès à l'information. Merci à Martin Genest, avec qui la deuxième année de terrain a été vraiment plaisante; le travail était très efficace, mais relax en même temps et n'oublie pas, on est béni des Dieux! Merci à Caroline pour ton aide au Biodôme; pour les analyses qui ont été super rapides et efficaces, mais aussi pour les discussions et le plaisir qu'on a eu au lab. Merci à Mariette et Jean au Camping Écologique de Frelshburg pour votre chaleur et votre aide. Merci à mes parents pour votre soutien inconditionnel, autant financier que moral, pour m'avoir toujours poussé à accomplir mes rêves. Merci à Jean-Simon pour avoir été présent tout le temps.

Finalement, je suis fière du travail accompli. Je me rends compte que j'ai été très bien entourée et appuyée. Merci à tous, sans vous tout ça n'aurait pas été possible.

TABLE DES MATIÈRES

Liste des figures	vi
Liste des tableaux.....	vii
Résumé.....	ix
CHAPITRE I: Introduction générale	1
1.1 Contexte	1
1.2 Situation d' <i>Eurybia divaricata</i>	2
1.3 Biologie d' <i>Eurybia divaricata</i>	4
1.4 Dynamique des populations de plantes de sous-bois	6
1.4.1 Biologie.....	6
1.4.2 Étude démographique des plantes de sous-bois	7
1.4.3 Banque de graines	10
1.4.4 Prédation	12
1.4.5 Matrices de transition.....	13
1.5 Microhabitat	14
1.6 Objectifs de l'étude	16
CHAPITRE II: Population dynamics of the endangered white wood aster (<i>Eurybia divaricata</i>) in optimal and sub-optimal understory habitat.....	21
Abstract	22
2.1 Introduction.....	23
2.2 Methods.....	28
2.2.1 Study species.....	28
2.2.2 Site descriptions	28
2.2.3 Sampling methods.....	29
2.2.4 Transition matrices.....	31
2.2.5 Quasi-extinction probabilities	31
2.2.6 Elasticity and life history components	32
2.3 Results.....	34

2.3.1 Population dynamics	34
2.3.2 Quasi-extinction probabilities	35
2.3.3 Elasticity and life history components	35
2.3.4 Site characteristics.....	36
2.3.5 <i>Eurybia divaricata</i> habitat in the four populations	36
2.3.6 Relationship between life history components and environmental factors	37
2.4 Discussion	38
2.4.1 Population dynamics and quasi-extinction probabilities.....	38
2.4.2 Elasticities and Life history components	40
2.4.3 Relationship between life history components and environmental factors	42
2.4.4 Understanding rarity and implications for conservation.....	44
2.5 References	46
CHAPITRE III: Microhabitat de l'aster à rameaux étalés (<i>Eurybia divaricata</i>).....	64
Résumé.....	65
3.1 Introduction.....	66
3.2 Méthodologie	69
3.2.1 Récolte des données	69
3.2.2 Méthodes statistiques : modèle de distribution	70
3.3 Résultats	71
3.4 Discussion	73
3.5 Références.....	77
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	83
Liste des références	85
Annexe 1 : Production de graines	94
Annexe 2 : Test de germination <i>in situ</i>	95
Annexe 3 : Banque de graines.....	96
Annexe 4 : Dynamique des populations.....	98
A4.1 : Structure des populations	98
A4.2 : Matrices de transition et d'élasticité	99
Annexe 5 : Prédation.....	106

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1: Répartition de l'aster à rameaux étalés (<i>Eurybia divaricata</i>) en Amérique du Nord	19
Figure 1.2: Occurrences de l'aster à rameaux étalés au Québec	20
Figure 2.1: Quasi-extinction probabilities for the populations of <i>Eurybia divaricata</i> at St-Armand (P1 and P2 combined) and at Pinnacle (P3 and P4 combined)	54
Figure 2.2: Trade-offs between life history components in four populations of <i>Eurybia divaricata</i> for two transitions (2007-08 and 2008-09)	55
Figure 2.3: Microhabitat differences in canopy openness, total light, soil pH, phosphorus, total nitrogen, manganese, potassium and calcium for four populations of <i>Eurybia divaricata</i> at two different sites, St-Armand (P1 and P2) and Pinnacle (P3 and P4)	56
Figure 3.1: Proportion de quadrats avec présence d' <i>Eurybia divaricata</i> en fonction de a) l'épaisseur de la litière et b) la lumière transmise totale	80
Figure 3.2 : Régressions simples illustrant les relations entre les facteurs écologiques et les éléments nutritifs	81
Figure A.4.1 : Structure des quatre populations d' <i>Eurybia divaricata</i> échantillonnées de 2007 à 2009, à St-Armand (Populations 1 et 2) et au Petit Pinnacle (Populations 3 et 4)	101

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1: Life history components attributed to the different transitions of the matrix	57
Tableau 2.2: Finite rate of increase (λ) of two transition matrices (2007-2008 and 2008-2009) for four populations of <i>Eurybia divaricata</i> at two sites (St-Armand and Pinnacle).....	58
Tableau 2.3: Mean transition matrices for St-Armand (P1 and P2) and Pinnacle (P3 and P4) populations	59
Tableau 2.4: Pairwise correlation coefficients between λ and the elasticities of the life history components (LHC) Fertility, Survival and Growth for four populations of <i>Eurybia divaricata</i>	61
Tableau 2.5: Mean values of site and soil factors for the two study sites, St-Armand and Pinnacle	62
Tableau 2.6: Relationships between environmental factors and population growth rate, and life history components	63
Tableau 3.1: Résultats du modèle de régression logistique multiple évaluant la présence et l'absence de l'aster à rameaux étalés (<i>Eurybia divaricata</i>) en fonction des facteurs écologiques de microhabitat du parterre forestier... 82	82
Tableau A.3.1: Liste des espèces dans la banque de graines retrouvées dans le sol à proximité des quatre populations d'aster à rameaux étalés en Montérégie (St-Armand et Frelighsburg)	97
Tableau A.4.1: Matrices de transition et d'élasticité pour la population 1 d' <i>Eurybia divaricata</i> , localisée à St-Armand	102
Tableau A.4.2: Matrices de transition et d'élasticité pour la population 2 d' <i>Eurybia divaricata</i> , localisée à St-Armand.....	103
Tableau A.4.3: Matrices de transition et d'élasticité pour la population 3 d' <i>Eurybia divaricata</i> , localisée au Petit Pinnacle à Frelighsburg	104
Tableau A.4.4: Matrices de transition et d'élasticité pour la population 4 d' <i>Eurybia divaricata</i> , localisée au Petit Pinnacle à Frelighsburg	105

Tableau A.5.1: Pourcentage de plants broutés par le cerf de Virginie (<i>Odocoileus virginianus</i>) par année pour quatre populations d'aster à rameaux étalés (<i>Eurybia divaricata</i>) du sud du Québec.	106
--	-----

RÉSUMÉ

L'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*) est une herbacée forestière rare au Canada, mais commune dans le reste de son aire de répartition. Au Québec, seulement 11 occurrences sont répertoriées et elles se trouvent en Montérégie. L'espèce a le statut d'espèce menacée au Canada depuis 1995 et au Québec depuis 2005. Cette étude a été entreprise afin de mieux comprendre la dynamique des populations au Québec et pour déterminer quels facteurs écologiques définissent le microhabitat. L'étude démographique a été effectuée sur quatre populations; deux à St-Armand et deux au Petit Pinnacle près de Frelishburg. Les individus ont fait l'objet d'un suivi de trois ans (2007 à 2009). Ceci a permis de connaître la structure des populations et de construire des matrices de transition et d'élasticité. Ces matrices calculent les taux de croissance des populations d'une année à l'autre et font ressortir les comportements démographiques les plus importants pour la croissance de celles-ci. Les résultats montrent que l'espèce est une herbacée typique des sous-bois par la structure de ses populations et par les taux de croissance qui varient autour de 1,0. En reliant les facteurs écologiques et l'importance attribuée aux comportements démographiques, les résultats montrent que la lumière disponible, associée à l'ouverture de la canopée, est le facteur le plus déterminant. Les populations sous un couvert forestier ouvert ont des taux de croissance positifs, et attribuent plus de ressources à la croissance individuelle, la propagation végétative et la fertilité. Lorsque la canopée se referme, la survie des individus devient le comportement démographique le plus important. Ces populations ont des taux de croissance en général négatifs et qui fluctuent, ce qui augmente leurs probabilités d'extinction. L'étude de l'habitat a montré que la présence de cet aster est influencée par la lumière et l'épaisseur de litière. Ces facteurs contribuent à la germination, à l'établissement des semis et à la propagation des rhizomes. La rareté de l'espèce pourrait s'expliquer par la fréquence modifiée des perturbations, qui ne permet plus de retrouver assez fréquemment les conditions favorables pour la recolonisation de l'espèce dans le paysage. Puisque la grande majorité du territoire naturel constituant l'habitat de l'espèce se trouve sur des terres privées, la meilleure recommandation est d'encourager les organismes de conservation à promouvoir la conservation de son habitat par l'acquisition de terrains ou de servitudes de conservation.

Mots clés : *Eurybia divaricata*, espèce menacée, démographie, matrices de transition, microhabitat, lumière disponible

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Contexte

Depuis plus de 30 ans les autorités Canadiennes se préoccupent des espèces en péril sur leur territoire (Gouvernement du Canada, 2007). Plus précisément, c'est en 1977 que le Comité sur la Situation des Espèces en Péril Au Canada, le COSEPAC voit le jour. Ce comité indépendant a pour mandat d'évaluer la situation des espèces fauniques et floristiques qui sont potentiellement en péril au Canada et de déterminer le statut national des espèces sauvages (Gouvernement du Canada, 2002a). En 1996, le Canada signe la Convention des Nations Unies sur la diversité biologique et s'engage à protéger les espèces sauvages en voie de disparition et menacées (Gouvernement du Canada, 2007). Finalement, en 2003, le gouvernement Canadien adopte la *Loi sur les espèces en péril* (LEP). L'objectif de la LEP est de prévenir la disparition d'espèces sauvages et de prendre les mesures nécessaires à leur rétablissement (Gouvernement du Canada, 2002b. L.C. Chapitre 29).

La province de Québec se préoccupe également des espèces sauvages menacées ou vulnérables sur son territoire. En 1989, le gouvernement québécois adopte la *Loi sur les espèces menacées ou vulnérables* en réponse aux menaces qui compromettent l'intégrité de la biodiversité du Québec (Gouvernement du Québec, 1989. L.Q.R. Chapitre E-12.01). La première espèce à avoir été listée au Québec selon cette loi est l'ail des bois (*Allium tricoccum*), qui a été désignée « vulnérable » en 1995, suite aux travaux de Nault et Gagnon (1993). C'est à cette époque que le Centre de

Données sur le Patrimoine Naturel du Québec (CDPNQ) est fondé. Sa mission est de recueillir, consigner, analyser et diffuser l'information sur les éléments de la biodiversité et en particulier sur les espèces menacées et vulnérables ou susceptibles d'être désignées ainsi. Toutes les données recueillies permettent d'accorder un statut aux espèces étudiées et d'établir les priorités de conservation pour celles-ci (Gouvernement du Québec, 2007). En 1995, le Québec signe l'*Accord pour la protection des espèces en péril* conjointement avec les gouvernements fédéral, provinciaux et territoriaux. Cet accord permet de regrouper les efforts de ces différents paliers gouvernementaux pour la désignation, le suivi, la conservation et le rétablissement des espèces en péril (Gouvernement du Canada, 2003). Les rapports annuels et les rapports de situation faits par le COSEPAC au niveau canadien et les rapports d'occurrences et recommandations faits par le CDPNQ au niveau québécois servent de documents informatifs, afin que les gouvernements prennent les meilleures décisions possibles en ce qui concerne l'élaboration des programmes de rétablissement et des plans de conservation pour les espèces en péril. Afin de rédiger leurs rapports, ces organismes ont plusieurs sources d'information telles que les différentes Organisations Non-Gouvernementales (ONG) qui travaillent au service de la conservation de la faune et de la flore, les groupes de recherche universitaires, les propriétaires privés, etc. L'étude proposée sur la dynamique des populations et le microhabitat de l'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata* (L.) Nesom; synonyme *Aster divaricatus*) s'inscrit donc dans ce contexte.

1.2 Situation d'*Eurybia divaricata*

L'aster à rameaux étalés est considéré comme une espèce rare au Canada (Argus et Pryer, 1990). Elle est en effet l'espèce de la famille des Astéracées la moins représentée au pays (Sharp *et al.*, 1995). Sa rareté est, entre autre, due au fait qu'elle se retrouve à la limite nord de son aire de répartition (figure 1.1) (Argus et Pryer, 1990; Gouvernement du Québec, 2005 ; CDPNQ, 2008). L'espèce est présente dans

seulement deux régions au Canada, soit dans le sud du Québec, en Montérégie, et dans le sud de l'Ontario dans la région du Niagara (Argus et Pryer, 1990; Sharp *et al.*, 1995). Les populations d'aster à rameaux étalés ont fait l'objet d'un rapport de situation par le COSEPAC pour la première fois en 1995 (Sharp *et al.*, 1995). À la suite de cette évaluation, le COSEPAC a donné à cette espèce le statut d'espèce menacée, statut confirmé en 2002 lors de la mise à jour du rapport (Thompson, 2002). Au Québec, l'aster à rameaux étalés a longtemps été considéré par le CDPNQ comme une espèce susceptible d'être désignée menacée ou vulnérable et elle a été officiellement désignée espèce menacée en 2005 (Gouvernement du Québec, 2005). Une espèce considérée menacée est une espèce dont la disparition est appréhendée (Tardif *et al.*, 2005). Elle fait donc l'objet d'un intérêt particulier en conservation afin de prévenir sa disparition et ainsi contribuer à préserver la biodiversité du Québec.

Selon les données du CDPNQ, 11 occurrences de l'aster à rameaux sont répertoriées au Québec, dont plusieurs renferment peu d'individus (figure 1.2). L'effectif total pour le Québec est évalué à 1000 individus répartis dans plusieurs populations isolées (Jolicoeur, sous presse). Les facteurs qui constituent les principales menaces pour la survie de l'espèce sont le développement urbain et agricole, la coupe forestière, les pratiques non appropriées d'aménagement forestier, la fermeture de la canopée, les populations géographiquement restreintes et isolées, la présence d'espèces exotiques envahissantes, le broutage par le cerf de Virginie et le piétinement (Jolicoeur, sous presse; Sharp *et al.*, 1995). Le nombre restreint d'occurrences de l'aster à rameaux étalés, les populations de petite taille, ainsi que les menaces mentionnées ci-haut justifient sa désignation comme espèce menacée au Québec (Jolicoeur, sous presse). Le dernier rapport de situation (Thompson, 2002) fait mention qu'aucun suivi des populations n'a été fait pour les populations québécoises et même que plusieurs des occurrences n'ont pas été confirmées depuis plusieurs années.

Malgré le manque de données scientifiques sur *Eurybia divaricata* au niveau de la dynamique des populations et de son d'habitat, un plan de conservation est en cours d'élaboration par le Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, direction du patrimoine et des parcs (Jolicoeur, sous presse). Dans ce plan, six populations sont prioritaires pour la mise en place de mesures de conservation. Ces différentes populations regroupent un effectif potentiellement capable d'assurer la pérennité de l'espèce sur le territoire québécois (Jolicoeur, sous presse). C'est une des raisons pour lesquelles les populations choisies pour l'étude font partie de cette liste. Cette étude pourra certainement aider à compléter et/ou ajuster le plan québécois de conservation. Notons également que ces populations se retrouvent sur des terres privées et que cette étude servira, conjointement aux programmes de conservation d'ONG, entre autre de l'ACA (Appalachian Corridor Appalachiien) à sensibiliser les propriétaires à l'importance de préserver l'habitat de cette espèce et, par le fait même, de celui d'autres espèces à statut précaire.

1.3 Biologie d'*Eurybia divaricata*

Dans la nomenclature, l'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*) a longtemps été classé sous le genre *Aster* et était connu sous le nom d'*Aster divaricatus* L. basionym. Nesom (1994) a révisé la taxonomie de la famille des Astéracées et classe dorénavant cette espèce sous le genre *Eurybia*. En effet, les analyses montrent qu'il y a plusieurs divergences morphologiques et qu'il existe peu de liens génétiques entre les espèces du genre *Eurybia* et celles du genre eurasien *Aster* (Nesom, 1994). Nesom a divisé le genre *Eurybia* en cinq sections, l'aster à rameaux étalés se retrouve dans la section *Eurybia (Biota)* en raison de ses feuilles basilaires cordées, un caractère distinctif à cette section (Semple *et al.*, 1996).

L'aster à rameaux étalés est une espèce clonale à floraison automnale. Elle se propage, entre autre, par la production de rhizomes formant souvent des colonies

denses, mais fragmentées. D'une hauteur de 28 à 90 cm (parfois 120cm) (Brouillet, 2006), cet aster est surtout reconnaissable en raison de ses deux types de feuilles, soient des feuilles cordées et profondément dentées, situées au bas de la tige, et des feuilles lancéolées et dentées situées dans la partie supérieure de la plante (Sharp *et al.*, 1995). L'inflorescence est un capitule (20 à 25mm de largeur; Newcomb, 1983) de fleurs jaunes, entourées de cinq à dix rayons blancs (Brouillet, 2006). Les fleurs sont jaunes en début de saison tournent au pourpre lorsqu'elles sont pollinisées (Britton et Brown, 1970). Les capitules sont regroupés en corymbes, d'où l'espèce tire son nom (rameaux étalés) (Sharp *et al.*, 1995). L'éclosion des bourgeons floraux débute en août, la pleine floraison se produit entre la première et la troisième semaine de septembre, et la fructification débute à la mi-septembre (Sharp *et al.*, 1995). Les fleurs sont pollinisées par plusieurs insectes (abeilles, bourdons, papillons et certaines mouches). Chaque capitule produit en moyenne une trentaine d'akènes (Genevieve Boisjoli, observation personnelle). Ces akènes sont munis d'aigrettes et sont dispersés par le vent. Les colonies se propagent par reproduction sexuée (graines) et asexuée (rhizomes) (Brouillet, 2006).

On trouve cette espèce dans la région éoclimatique tempérée froide du Tempéré froid moyen humide où les étés sont chauds et les hivers froids. À ces endroits, les températures moyennes d'avril à novembre sont supérieures à 0°C et les précipitations mensuelles dépassent 75mm (Groupe de travail sur les écorégions, 1989). L'espèce pousse dans les forêts décidues sèches à humides, à sols bien drainés ou sur des coteaux rocheux. Au Québec, elle se trouve généralement dans les forêts dominées par l'érable à sucre (*Acer saccharum*) et le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*), associés au caryer cordiforme (*Carya cordiformis*), à l'ostryer de Virginie (*Ostrya virginiana*), à la pruche du Canada (*Tsuga canadensis*) et au bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) (Sharp *et al.*, 1995; CDPNQ, 2007). L'espèce affectionne particulièrement les couverts forestiers clairsemés, c'est pourquoi l'on retrouve souvent des colonies sur des sites ayant subi des perturbations mineures,

telles que des chablis, des coupes partielles, l'ouverture d'un sentier pédestre ou d'une route (Sharp *et al.* 1995; Brouillet, 2006).

1.4 Dynamique des populations de plantes de sous-bois

1.4.1 Biologie

Pour les espèces rares ou à statut précaire, la biologie de l'espèce nous informe sur quelques aspects pouvant expliquer cette rareté. Premièrement, l'aster à rameaux étalés est un membre de la famille des Astéracées. Cette famille est reconnue pour avoir des mécanismes génétiques d'auto-incompatibilité qui mènent au rejet du pollen par le stigmate si le génotype des deux parents partage n'importe quel allèle d'auto-incompatibilité (S) (Les *et al.* 1991). Ce mécanisme a évolué afin d'augmenter la variabilité génétique au sein des populations, mais cela peut être dramatique pour une espèce rare qui se propage par des rhizomes. Il existe quand même quelques populations connues (environ six au Québec) qui semblent compter un nombre assez grand d'individus issus de plants mères différents pour que la production de graines soit possible. Par contre, dû à la nature des mécanismes génétiques d'auto-incompatibilité, même des individus possédant des génotypes différents peuvent partager des allèles d'incompatibilité menant au rejet du pollen et à une faible production de graines viables par population (Giblin et Hamilton, 1999). Deuxièmement, l'aster à rameaux étalés se retrouve au Québec à la limite nord de son aire de répartition. Cet aspect influence probablement sa rareté car les conditions climatiques nécessaires à sa survie sont contraignantes (Sharp *et al.*, 1995; Lennon *et al.*, 1997). Les populations se trouvant en marge de leur aire de répartition sont aussi plus vulnérables à l'extinction car elles font l'objet d'une plus grande variabilité de leurs paramètres démographiques (Nantel et Gagnon, 1999). Troisièmement, cette espèce est souvent associée à l'ouverture de la canopée (Sharp *et al.*, 1995; Jolicoeur, sous presse). Une telle exigence en matière de disponibilité d'une ressource (ici la

lumière) vient limiter l'établissement d'une population, son expansion dans l'espace et dans le temps, ainsi que le succès reproducteur des individus qui la composent (Sharp *et al.*, 1995). Tous ces éléments reliés à la biologie de l'espèce influencent la croissance et la reproduction de l'aster à rameaux étalés.

1.4.2 Étude démographique des plantes de sous-bois

La rareté des espèces est également le reflet de la démographie de ses différentes populations (Charron et Gagnon, 1991). Une étude démographique permet de dresser un portrait de la structure de la population et de déterminer les stades de croissance qui limitent et ceux qui contribuent à la croissance de celle-ci (Nault et Gagnon, 1993; Silvertown *et al.*, 1996; Ohara *et al.*, 2006). Les phénomènes démographiques assurent le renouvellement d'une population; il s'agit du recrutement, de la mortalité, de l'émigration et de l'immigration. Le recrutement et l'immigration augmentent l'effectif de la population, tandis que la mortalité et l'émigration le diminuent (Harper, 1977; Ricklefs et Miller, 2000; Henry, 2001). Les paramètres démographiques d'émigration et d'immigration sont très peu utilisés dans les études démographiques pratiquées sur les populations végétales car il est difficile de les évaluer correctement, alors on présume généralement qu'ils s'équivalent (Henry, 2001). Le recrutement et la mortalité sont donc les paramètres démographiques mesurables importants à considérer. Ces paramètres sont calculés en taux, soit les taux de recrutement et de mortalité et font partie des taux vitaux d'une espèce avec les taux de reproduction, de croissance et de développement (Caswell, 2001). Ces taux décrivent le développement des individus tout au long de leur cycle de vie et sont utilisés pour procéder au suivi d'une population. La réponse de ces taux à l'environnement détermine la dynamique d'une population dans le temps (Caswell, 2001; Lehtilä *et al.*, 2006).

Dans une population, tous les individus ne sont pas identiques au point de vue démographique, c'est-à-dire que les taux de recrutement, de mortalité, de reproduction et de croissance diffèrent selon l'âge, la taille ou le stade de croissance (Harper, 1977; Manly, 1990; Caswell, 2001; Henry, 2001). C'est pourquoi il est intéressant de dresser le portrait de la structure d'une population. Pour les populations végétales, tous les individus de la population (ou un sous-échantillon d'individus) sont identifiés et les plants peuvent ensuite être classés en différentes catégories d'âge, de taille ou de stade de croissance (Henry, 2001). Le choix de classification des individus dépend grandement du type d'organisme étudié. Pour les populations végétales, il est possible de classer les individus selon l'âge pour les espèces qui montrent des traces anatomiques ou morphologiques de leur croissance annuelle. Par exemple, en comptant les cernes des espèces ligneuses ou les cicatrices formées sur les rhizomes de certaines herbacées (Henry, 2001; Charron et Gagnon, 1991). Parfois, il est difficile ou même impossible de déterminer l'âge d'un individu (Fiedler, 1987; Manly, 1990; Caswell, 2001; Brigham et Schwartz, 2003) ou la méthode pour y arriver compromet la survie de l'individu (ex. déterrer le rhizome, prélever l'individu). Ces méthodes de nature plutôt destructrice sont à proscrire dans le cas d'une étude sur des plantes rares ou menacées (Charron et Gagnon, 1991).

Le cycle de vie des individus d'une population consiste souvent en une série de stades morphologiques reconnaissables qui se suivent jusqu'à la mort. Il est possible de modéliser la dynamique d'une population en termes de distribution des stades de croissance et d'y intégrer les différents taux vitaux (Manly, 1990; Brigham et Schwartz, 2003). En effet, plusieurs études sur les herbacées forestières vivaces classent plutôt les individus par taille ou stades de croissance. D'autant plus que pour la plupart d'entre elles, la survie (ou mortalité), la croissance et la fécondité sont fortement associées à la taille et au stade de croissance plutôt qu'à l'âge de l'individu (Harper, 1977; Werner et Caswell, 1977; Pitelka, *et al.*, 1985; Fiedler, 1987; Van Groenendael *et al.* 1988; Menges, 1990; Charron et Gagnon, 1991; Nault et Gagnon,

1993 ; Brigham et Schwartz, 2003). Dans la plupart des cas, les stades choisis pour la classification sont *grosso modo* 1- Semis, 2- Juvéniles 3- Végétatifs (grandeur minimale pour floraison, mais ne produit pas de fleurs), 4- Matures (floraison), mais peuvent aussi être déterminés selon la taille, le nombre de feuilles ou encore la surface foliaire (Menges, 1990 ; Charron et Gagnon, 1991 ; Nault et Gagnon, 1993 ; Valverde et Silvertown, 1998 ; Bierzychudek, 1999 ; Ohara *et al.*, 2006). Ces classes peuvent parfois être sous divisées ou comporter plusieurs stades de croissance, de taille ou la combinaison des deux, tout dépend de la biologie de l'espèce (Valverde et Silvertown, 1998). Il est important de bien choisir l'étendue des classes de taille car ceci peut potentiellement affecter les prédictions du modèle.

Pour les herbacées pérennes forestières en général, les premiers stades de croissance sont critiques; la mortalité juvénile est élevée et la faible croissance annuelle mène à une longue période pré-reproductive. Par contre, quand le stade mature est atteint, le taux de survie est normalement élevé et la reproduction dure plusieurs années (Meagher et Antonovics, 1982 ; Kawano, 1985 ; Angevine et Handel, 1986 ; Inghe et Tamm, 1985 ; Charron et Gagnon, 1991 ; Nault et Gagnon, 1993). Valverde et Silvertown (1998) ont comparé la structure de plusieurs populations établies sous différentes conditions de luminosité pour l'herbacée forestière *Primula vulgaris*, une plante qui nécessite l'ouverture de la canopée pour s'établir. Ils ont découvert que dans les habitats ouverts les stades semis et juvéniles contribuent le plus à la croissance de la population, tandis que plus la canopée se referme la survie des individus matures contribue de plus en plus à la persistance de la population. Des comportements démographiques similaires ont été retrouvés aussi pour les herbacées forestières *Calathea ovandensis* (Horvitz et Schemske, 1986) et *Cynoglossum virginianum* (Cipollini *et al.*, 1993). Dans le même sens, Hughes *et al.* (1988) ont découvert que l'*Aster acuminatus* a le même comportement sous une canopée ouverte, c'est-à-dire que la reproduction sexuée est très importante (production de graines et recrutement de semis), mais que plus la canopée se referme, plus la

reproduction asexuée (rhizome) prend de l'importance et permet la persistance de la population. Plusieurs autres études ont montré que la reproduction asexuée ou végétative assure l'expansion et la persistance des populations locales lorsque le recrutement des semis est faible (Abrahamson, 1980 ; Barkham, 1980 ; Bierzychudek, 1982 ; Morley, 1982 ; Inghé et Tamm, 1985 ; Pitelka *et al.*, 1985 ; Angevin et Handel, 1986 ; Kawano *et al.*, 1987 ; Nault et Gagnon ; 1993). Les faits rapportés par ces différentes études sont importants pour l'étude entreprise sur l'aster à rameaux étalés car de telles informations sont manquantes. Elle semble être une espèce de dynamique de trouée et qui se propage également par rhizome. Cette étude pourra établir quelles sont les structures des populations et quels stades contribuent le plus à la croissance et à la persistance des populations d'aster à rameaux étalés selon les différentes conditions environnementales dans lesquelles les populations se retrouvent.

1.4.3 Banque de graines

Un autre stade de croissance qui influence grandement la dynamique des populations est la formation d'une banque de graines (Kalisz et McPeck, 1992). Une banque de graines est une réserve de graines viables non germées dans le sol. Les graines sont considérées viables si elles ont le potentiel de germer sous des conditions favorables (Baskin et Baskin, 1988). Il y a deux catégories de banque de graines, soit transitoire ou persistante. La banque de graines transitoire fait référence à l'entreposage des graines pour une courte durée, c'est-à-dire que celles-ci seront viables jusqu'à la prochaine saison de germination. La banque de graines persistante contient des graines en dormance, c'est-à-dire que celles-ci restent viables pour au moins deux périodes de germination. Elles forment ainsi une réserve de longue durée pour l'espèce (Kemp et Lacroix, 2004). Pour comprendre les effets potentiels d'une banque de graines persistante sur la démographie et la dynamique d'une population, il faut considérer l'impact de la reproduction reportée. Les graines qui entrent dans la

banque de graines persistante peuvent être considérées comme analogues à une période prolongée du stade juvénile. Les deux provoquent une reproduction reportée et affectent significativement le taux intrinsèque de croissance d'une population (Cole, 1954). Donc, ne pas considérer la dynamique de la banque de graines persistante, lorsqu'il y en a une, mène souvent à des estimations erronées du taux de croissance d'une population (Harper, 1977; Charlesworth, 1980; Kalisz et McPeck, 1992). Par exemple, en présence d'une banque de graine, le taux de croissance de la population peut augmenter, même si la survie et la production de semences par les plants adultes a été faible l'année précédente (Kalisz et McPeck, 1992). La banque de graines contribue alors beaucoup à la croissance de la population. Il n'y a aucune information dans la littérature qui indique si l'aster à rameaux étalé produit ou non une banque de graines persistante. Il est pourtant important de détenir ce genre d'information pour ne pas biaiser l'étude de la dynamique des populations.

Plusieurs études ont montré que la composition en espèces de la banque de graines diffère à un certain degré de la végétation en place (Olmstead et Curtis, 1947 ; Numata *et al.*, 1964 ; Brown et Oosterhuis, 1981 ; Fenner, 1985). Les espèces les plus souvent retrouvées dans les banques de graines en forêt tempérée sont les espèces qui occupent des sites ouverts, ou espèces colonisatrices (Petrov et Belyaeva, 1981). De plus, la majorité des graines dans les banques persistantes sont petites (< 32mg ; Piroznikow, 1983), car elles peuvent facilement pénétrer la litière ou être enterrées par les vers de terre (Thompson, 1987), ce qui les protège du froid hivernal. Malgré ceci, il est peu probable que l'aster à rameaux étalés produise réellement une banque de graines persistante. Premièrement, la structure physique des graines fait en sorte que celles-ci se déposent dans un angle favorable à la germination à la surface du sol. Il est également probable que les graines de *Eurybia divaricata* doivent se retrouver dans la litière pour germer, tel que l'*Aster acuminatus* dont les graines germent de façon significativement plus élevée après être ramenées à la surface du sol par les petits rongeurs (Collins et Pickett, 1987). Pourtant, il a déjà été observé que des

populations d'aster à rameux étalés aient fait leur apparition rapidement sur les lieux d'une perturbation. Est-ce causé par la présence d'une banque de graine ? Une autre explication serait que cet endroit a eu une explosion démographique générée par quelques tiges végétatives déjà présentes, ou peut-être qu'une population source à proximité a produit des graines qui germent à l'automne ou l'année suivante dans ce nouvel habitat favorable. Une étude sur la composition de la banque de graines de ces milieux, ainsi que l'observation du comportement de l'aster à rameux étalés dans différentes conditions environnementales pourraient répondre à cette question.

1.4.4 Prédation

Certains facteurs extrinsèques, comme la prédation, viennent également jouer un rôle dans la dynamique des populations. En effet, la prédation peut affecter le taux de mortalité des individus de tous les stades (Rooney et Gross, 2003), le taux de reproduction (prédation des graines) (Fröberg et Eriksson, 2003), le taux de recrutement (prédation des semis) et la transition des individus dans le cycle de vie (Rooney et Gross, 2003). Certaines études suggèrent même que la prédation pourrait mener à l'extinction d'une population, si elle est soit d'une grande intensité (Rooney et Dress, 1997 ; Rooney, 2001) ou soit produite sur une population dont l'effectif est sous le seuil de viabilité (McGraw et Furedi 2005). Connaître les impacts de la prédation est important afin d'inclure, s'il y a lieu, des mesures d'aménagement appropriées pour diminuer la pression de prédation sur les populations (Grumbine, 1994). Une des menaces qui limite la croissance des populations d'aster à rameux étalés aux États-Unis et en Ontario est la prédation préférentielle par le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) sur les tiges (Sharp *et al.*, 1995 ; Williams *et al.*, 2000) et le charançon *Barypeithes pellucidus* sur les graines (Galford, 1987 ; Sharp *et al.*, 1995). Aucune documentation n'est disponible quant à l'intensité de broutage observée au Québec, mais tout laisse croire que ces facteurs ont également un impact puisque ces animaux, ainsi que d'autres herbivores potentiels, se retrouvent dans nos

régions (Sharp *et al.*, 1995). En effet, des traces de broutage ont été observées aux niveaux des feuilles (larves de lépidoptères), sur les plants (cerf de Virginie) et sur les graines encore accrochées aux capitules (charançon).

1.4.5 Matrices de transition

Les études démographiques ont été fortement stimulées par le développement des modèles de matrices de projection ou transition (Caswell, 2001). Ces matrices, introduites aux biologistes par Leslie (1945) et Lefkovitch (1965), sont des outils puissants pour analyser la dynamique des populations (Bierzychudek, 1999). Ces modèles sont très intéressants car ils intègrent toutes les informations démographiques et révèlent les tendances sur la croissance des populations. Ils donnent aussi une mesure relative de la contribution de différents traits d'histoire de vie à la croissance des populations et permettent d'évaluer les effets des fluctuations dans les paramètres démographiques (recrutement, mortalité, reproduction) sur la croissance des populations (Nault et Gagnon, 1993 ; Bierzychudek, 1999 ; Heppell *et al.*, 2000 ; Caswell, 2001). Ces taux vitaux sont utilisés pour calculer les probabilités de transitions résumées dans les matrices décrivant de quelle manière les individus de chaque classe changent d'une année à l'autre (Caswell, 2001). Ces matrices de transition ont été fréquemment utilisées pour analyser le statut des espèces rares ou à statut précaire et, par leurs résultats, contribuent à l'élaboration de plans d'aménagement et de stratégies de conservation (Menges, 1986 ; Manders, 1987 ; Charron et Gagnon, 1991 ; Silvertown *et al.*, 1996 ; Brigham et Schwartz, 2003 ; Lehtilä, *et al.*, 2006 ; Ohara *et al.*, 2006). Les détails des analyses sont discutés dans la section méthodologie.

1.5 Microhabitat

L'habitat d'une espèce se définit comme étant un milieu où celle-ci retrouve les ressources nécessaires afin de répondre aux besoins essentiels à sa survie (Ricklefs et Miller, 2000). Une forêt représente l'habitat de plusieurs espèces car elle est une mosaïque hétérogène de différents milieux. Cette hétérogénéité provient de différents aspects de la structure du paysage (étangs, rochers, dénivellation, bois mort...) et de la dynamique des perturbations (feu, coupes, chablis...) (Ricklefs et Miller, 2000). L'habitat peut être évalué à une échelle nationale, régionale ou locale. L'habitat de l'aster à rameaux étalés a été décrit ci-haut dans la section biologie de l'espèce et il est connu de façon générale.

Les différentes structures de l'habitat ainsi que les perturbations forment donc des endroits où les conditions environnementales diffèrent de l'ensemble de la forêt. Ces endroits forment des microhabitats spéciaux qui offrent un milieu favorable à l'établissement des espèces qui requièrent ces conditions particulières (Ricklefs et Miller, 2000). Le microhabitat d'une espèce est donc l'habitat à l'échelle de l'individu, c'est-à-dire à quels éléments biotiques et abiotiques la présence de l'individu est associée. Des études ont montré que lorsqu'il y a ouverture de la canopée, la radiation solaire, la température pendant les jours ensoleillés et les vents augmentent, alors que l'humidité relative diminue. Ces effets varient selon la topographie (influence du drainage), la structure de la canopée environnante et la distance de l'ouverture (Ashton, 1992; Chen *et al.*, 1993). La composition et la structure de la canopée peuvent également venir changer l'humidité du sol selon la quantité de précipitation interceptée par les feuilles et venir changer l'apport en nutriments au sol qui ruissellent le long des branches et troncs d'arbres. Ceci fait varier les ressources à proximité des arbres et a un impact sur la composition des herbacées forestières (Crozier et Boerner, 1984). D'autres études ont également montré que les variations dans la composition des espèces en milieux forestiers sont

associées à des patrons de facteurs environnementaux complexes, tels que la présence de bois mort (Thompson, 1980), la densité de la canopée, le type de litière, le pH du sol et la dénivellation (Mann et Shugart, 1983). La composition des herbacées varie en raison de leurs besoins. Par exemple Crozier et Boerner (1984) ont montré que l'abondance de *Geranium maculatum* est associée positivement à la concentration de calcium, tandis que l'abondance de *Claytonia virginica* est associée positivement à la concentration de magnésium et négativement à la concentration de potassium. Également, Daws *et al.* (2002) ont montré que lorsque la d'une espèce est associée à certaines structures environnementales particulières, telle que l'ouverture de la canopée, souvent les caractéristiques de germination des graines sont adaptées à cet environnement. Cette ouverture, en plus d'augmenter la température du sol, ce qui augmente le taux de décomposition et par le fait même augmente l'apport en azote (Denslow *et al.* 1998), change la qualité de la lumière en diminuant le rapport de longueurs d'ondes rouges sur infrarouges (Vasquez-Yanes *et al.*, 1990). Ces facteurs stimulent la germination pour une grande variété d'espèces de milieux tempérés.

Dans le contexte de conservation et d'aménagement d'espèces rares, il est primordial de comprendre leur écologie. Il est donc important d'être capable de prédire les paramètres d'habitat qui sont les plus susceptibles de permettre la croissance de l'espèce (Wiser *et al.*, 1998; Wolken *et al.*, 2001; Grand et Mello, 2004). Plusieurs méthodes sont utilisées pour prédire les occurrences de ces espèces selon les conditions de l'habitat, par exemple les régressions linéaires généralisées, les régressions additives généralisées, les régressions logistiques multiples... Ces différentes approches peuvent être très utiles pour l'aménagement d'espèces rares car elles servent de 1) guide pour trouver de nouvelles populations, 2) indiquent quels sites sont favorables pour une réintroduction ou une restauration, 3) prédisent les impacts de la dégradation de l'habitat et 4) procurent une base pour des études sur les besoins physiologiques spécifiques (Wiser *et al.*, 1998).

L'étude du microhabitat de l'aster à rameaux étalés permettra d'isoler les facteurs environnementaux qui sont associés à la présence de l'espèce. Soit les facteurs abiotiques tels que la luminosité, la teneur en éléments nutritifs du sol, le pH du sol, la dénivellation, l'épaisseur et la composition de la litière, la présence de bois mort, ainsi que les éléments biotiques tels que la composition et l'abondance des espèces de la canopée, des strates arbustive et herbacée qui cohabitent avec l'aster à rameaux étalés. On présume en général que la probabilité d'occurrence d'une espèce est en corrélation avec la qualité de l'habitat; plus l'habitat est favorable, plus la présence de l'espèce est vraisemblable (Davey, 1989). De plus, on présume que l'habitat le plus favorable aura des populations avec de hauts taux de fécondité et de survie (Breininger *et al.*, 1995). Par contre, cette relation n'est pas toujours si simple, car plusieurs facteurs peuvent venir la compliquer. Par exemple, un habitat non favorable à proximité d'un bon habitat a plus de chance d'être occupé qu'un habitat favorable très éloigné (Hanski, 1994; Tyre *et al.*, 2002); une espèce peut ne pas coloniser certains habitats favorables en raison de son comportement, de l'exclusion compétitive interspécifique, de la dynamique de dispersion (Van Horne, 1983) ou de sa capacité de colonisation (Wild et Gagnon, 2005). Malgré tout, ces modèles de distribution sont généralement les meilleurs pour décrire l'habitat d'une espèce et sont fréquemment utilisés (Brigham et Schwartz, 2003). Il est donc important de bien élaborer le plan d'échantillonnage afin de minimiser ces complications à la base et ensuite de choisir le modèle le plus adéquat.

1.6 Objectifs de l'étude

Cette étude tente de répondre à des questions reliées à la biologie, à la démographie et aux préférences d'habitat de l'aster à rameaux étalés, ce qui pourrait mettre en lumière les causes de la rareté de l'espèce. Dans un premier temps, la biologie de l'espèce est connue de façon générale, mais des informations sont manquantes en ce qui a trait à la quantité de graines produites et à la banque de graines. Ce sont

pourtant des connaissances importantes à avoir afin de calculer avec une plus grande précision l'importance de la reproduction sexuée dans le cycle de vie de l'aster à rameaux étalés. L'étude tentera de mesurer les quantités de graines viables produites par capitule dans les différentes populations à l'étude, ainsi que le taux de germination *in situ* de ces graines. Ces taux devraient représenter l'abondance des semis que l'on s'attend à retrouver dans les populations ne produisant pas de banque de graines persistante. Les taux de germination devraient être en lien avec les conditions environnementales des sites, c'est-à-dire que plus le taux de luminosité est élevé, plus la germination devrait être importante. Finalement, la littérature ne dit pas si l'espèce forme des banques de graines persistantes ou non; l'étude tentera de répondre à cette question. Même si quelques espèces d'Astéracées sont connues pour produire une banque de graines (*Anaphalis margaritacea*, *Eupatorium rugosum*, *Symphotrichum laurentianum*), Landerberger et McGraw (2004) ont évalué la banque de graines dans des ouvertures de la canopée dans la forêt mixte en Virginie Occidentale et n'ont détecté aucune graine d'*Eurybia divaricata*, même si cette espèce est très abondante à cet endroit. Il est donc peu probable que cette dernière produise une banque de graines persistante, par contre il est important de le confirmer. Ces questions serviront également à répondre aux questions suivantes qui portent sur la démographie des populations.

Par un suivi détaillé des populations à l'étude sur une période de trois ans, cette étude va déterminer les taux de croissance de ces populations. Il sera également possible de faire ressortir les stades dans le cycle de vie de l'espèce qui limitent la croissance des populations et ceux qui contribuent le plus à celle-ci. Selon les différents milieux dans lesquels les populations croissent, il est très probable que ces éléments différeront aussi. Par exemple, les populations où la canopée est presque totalement refermée devraient avoir un taux de croissance de 1 (se maintiennent) ou plus petit que 1 (décroissance), avec très peu ou pas de recrutement par semis, dans lesquelles le stade mature contribue le plus à la persistance de la population par propagation

végétative. Tandis que celles où la canopée est plus ouverte, devraient avoir un taux de croissance près de 1, ou supérieur, reflétant une contribution des stades semis et juvéniles, ainsi qu'une production plus importante de graines viables par les stades matures.

L'étude du microhabitat tentera de déterminer les préférences d'habitat de l'espèce en isolant les facteurs abiotiques ou biotiques qui sont associés à la présence de celle-ci et de développer une méthode (modèle) qui pourra être utilisée pour différencier les habitats favorables des non-favorables. Il est possible de penser que la rareté de l'espèce est peut-être due à la faible disponibilité d'un microhabitat spécifique.

Finalement, l'évaluation des données et des résultats permettra de cerner les facteurs qui contribuent à la rareté de l'espèce (conditions environnementales, prédation...), ainsi que ses besoins en habitat et ses facteurs limitants. Ceci aidera à élaborer une stratégie de conservation et un plan d'aménagement adéquats à la sauvegarde de l'espèce au Canada. Cette étude servira aussi, conjointement aux programmes de conservation d'organisations non-gouvernementales (ONG), à sensibiliser les propriétaires privés à l'importance de préserver l'habitat de cette espèce et par le fait même, l'habitat d'autres espèces à statut précaire.

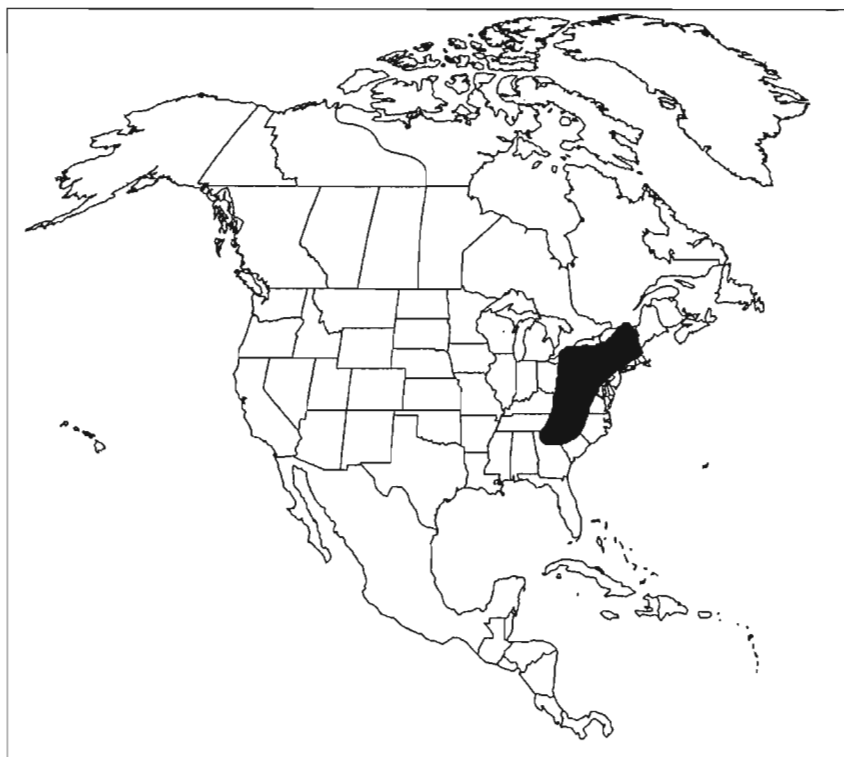


Figure 1.1: Répartition de l'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*) en Amérique du Nord. Tiré de Gouvernement du Québec 2005.

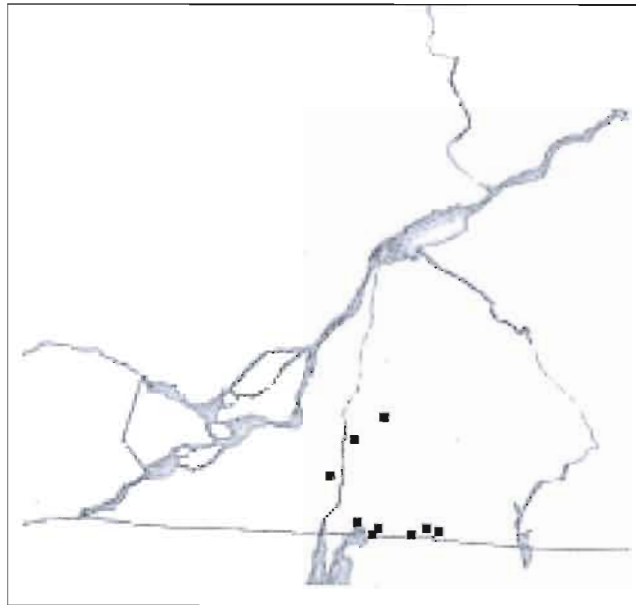


Figure 1.2 : Occurrences de l'aster à rameaux étalés au Québec. Illustre les 11 populations connues au Québec, réparties dans le sud du Québec en Montérégie. Tiré de Gouvernement du Québec 2005.

CHAPITRE II

POPULATION DYNAMICS OF THE ENDANGERED WHITE WOOD ASTER
(*EURYBIA DIVARICATA*) IN OPTIMAL AND SUB-OPTIMAL
UNDERSTORY HABITAT

Genevieve Boisjoli and Daniel Gagnon

ABSTRACT

In Quebec, half of the plant species at risk are located in the southern part of the province and are at the northern limit of their distribution range. This is the case of the white wood aster (*Eurybia divaricata* Linné Nesom), that is also listed as endangered in Canada. There is little known about the demography of its populations in Canada, as well as about the environmental factors that influence population dynamics. The objectives of this study are 1) to determine population growth rate and probabilities of quasi-extinction of four populations of white wood aster; 2) to quantify trade-offs between life history components and how they influence population growth rate; 3) to identify the environmental factors that most affect population growth; 4) to increase our understanding of the causes of the rarity of the species and understand their implications for conservation. Two populations of white wood aster at St-Armand and two others at Pinnacle Mountain were monitored for three years. Population dynamics were assessed using projection matrix models for two transitions (2007-2008 and 2008-2009). Quasi-extinction probabilities were calculated with growth rates for each site. Elasticities for transition probabilities were calculated and summed according to the life history components they represent. These summed elasticities were used to illustrate the trade-offs between each component for each population, and correlations between demographic behaviours and population growth rate were made. Environmental factors for each site and each population were analysed using means comparisons, and relationships with life history components were described using linear regressions. The results show that the status of studied populations do not appear to be critical; in fact they are similar to other forest herb species. However, populations growing in less favourable conditions have negative or fluctuating lambdas, leading to increased probabilities of extinction. Light and canopy openness are the environmental factors that influence population dynamics the most. The higher level of light stimulates individual growth and fertility, and has a positive influence on population growth rate. As canopy closure proceeds, there is a trade-off from growth to survival. The most important survival behaviour observed in populations under unfavourable light conditions is stasis. This mechanism of persistence enables populations to survive until improved light availability re-occurs, as when a canopy gap occurs by tree fall. Rarity of the white wood aster in southern Quebec could be explained by a disturbance regime that has become less frequent, modified by the young age of the forest or its fragmentation, and which no longer allows sufficiently frequent re-colonization by the species in the landscape.

Key words: *Eurybia divaricata*, population dynamics, transition matrix model, extinction probabilities, life history components, habitat

2.1 Introduction

In Quebec, 59 (60%) of the 97 species listed as threatened or vulnerable are plants. More than half are located in the southern part of the province and are at the northern limit of their distribution range (Government of Quebec, 2005). Species at the periphery of their range are often rare, present in small and dispersed populations and occur in ecologically marginal conditions (Thompson *et al.*, 2010). There is growing interest for the conservation of these peripheral populations because of their contribution to biodiversity, their scientific and educational value, and their potential evolutionary implications (Lesica and Allendorf, 1995; Reinartz, 1995). These populations may also be important in adaptation responses to a changing climate because of their potential genetic differences with the populations at the center of the species' range (Wright, 1977; Safriel *et al.*, 1994; Lönn and Prentice, 2002).

Conservation recommendations or management goals for rare and endangered species need to be based upon scientific information (Efroymson *et al.*, 2009). The steps towards good management are first to evaluate the status of the species, second to evaluate the life history stages that have an impact on population growth rates and persistence, and third, to understand what are the ecological factors that cause variations in demographic behaviour (Schemske *et al.*, 1994).

First, to properly evaluate the status of the species, demographic analysis is required. This type of analysis investigates population dynamics, which include the size, the growth, the survival and the reproduction of individuals within populations (Caswell, 2001). The demographic parameters that characterise a population can be summarized in a projection matrix model (Leslie, 1945) based on life history stages (Lefkovich, 1965; Harper, 1977). The individuals of a population are monitored each year, classified by stages that are biologically relevant, and their reproduction output is recorded. It is then possible to summarize in the matrix the transitions within and

between each stage, representing the probability that individuals at a given stage will grow (increase in size), survive (remain in the same stage as of the previous year) or regress (decrease in size) over a time period t to $t + 1$. The population matrix model provides a quantitative assessment of biological status which is the rate of population growth λ , represented by the dominant eigenvalue of the matrix (Caswell, 2001). Matrix projections models reflect the state of a population at a given time, they do not include environmental stochasticity, therefore they can be used to make projections into the future, but not formal predictions (Bierzychudek, 1999). But with rare and endangered species, the question is: will the populations persist in time? To offset the difficulty of making predictions on population fate, population viability analysis (PVA) was developed (Gilpin and Soulé, 1986). PVA attempts to assess the odds of future events based on currently available data. It is essentially a risk analysis, and in the case of a rare species, it is used to assess the probability of population extinction (Shaffer, 1990). The model can be more general and useful by calculating the time until quasi-extinction, representing the time until the population declines below a predetermined minimal viable number of individuals in the population (Ginzburg *et al.*, 1982). This is useful because it is often hard to predict the behaviour of a population reaching very low abundance, and which is responding to complex demographic or genetic factors (Akçakaya, 2000).

Secondly, it is important to identify the critical life history stages that most strongly influence the population growth rate (Schemske *et al.*, 1994). A commonly used tool in conservation biology is elasticity analysis, most recently called prospective analysis (Horvitz *et al.*, 1997; Caswell, 2000). Elasticities are calculated from the same population matrix model and quantify the relative impact on growth rate λ of small changes to matrix elements, which are transitions in the life cycle (de Kroon *et al.* 1986; Caswell, 2001). It is generally accepted and recommended that management should focus on those demographic parameters with the highest elasticity, but de Kroon *et al.*, (2000) showed that this is not always the best way to interpret these

results. For example, a declining population with a high elasticity value for the stasis of adult individuals, which mostly contributes to the negative growth rate, would rather profit from a recovery effort invested in the recruitment and reproduction, instead of in the survival of these adults (Saether and Bakke, 2000). For this reason, it is unlikely that elasticities alone can be a completely reliable guide for conservation measures (Silvertown *et al.* 1996). It is important to understand the biological implications of these elasticity values. In order to do so, Silvertown *et al.*, (1996), compared the elasticities attributed to growth, stasis and fertility of populations of *Pedicularis furbishiae* and *Cirsium vulgare* that had different growth rates. They found a negative correlation between the elasticities representing stasis and λ , and positive correlations between λ and elasticities for growth and fertility. Because comparisons between populations is possible for these demographic behaviours, it is easier to point out the particular transition that is the most important to focus on for conservation or recovery.

Finally, the environment clearly has an impact on population dynamics, as shown by the correlation between differences in environment and species distributions, densities and population sizes (Oostermeijer *et al.*, 1998; Guisan and Zimmermann, 2000). Any environmental factor that has an effect on population dynamics must be acting through its effect on survival, fertility and growth, which determine the population growth rate (Caswell, 2001). For example, canopy closure can reduce or potentially permanently suppress sexual recruitment for the rare species *Gentiana pneumonanthe* (Kudoh *et al.*, 1999), whereas soil richness in phosphorus may by contrast promote sexual reproduction by increasing seedling survival for *Cirsium dissectum* (De Vere *et al.*, 2009). From a conservation point of view, it is crucial to understand how the environment influences the vital rates or demographic transitions in plant populations in order to improve the accuracy of population viability analyses (Morris and Doak, 2002), and to plan appropriate management actions (Ehrlén *et al.*, 2005).

This study aims to use this approach to assess the population dynamics of the white wood aster (*Eurybia divaricata* Linné Nesom), and to explore the demographic behaviour of different populations in relation to environmental factors. White wood aster is a rare understory herb in Canada (Argus and Pryer, 1990). It is actually the Asteraceae species that is the least abundant in Canada (Sharp *et al.*, 1995). The species is only found in southern Quebec and Ontario, where it reaches its northern limit of distribution (Argus and Pryer, 1990; CDPNQ, 2008; Government of Quebec, 2005). COSEWIC recommended the status of endangered species for the white wood aster in 1995, and the species was officially listed as endangered in 2003 by the “Species at Risk Act” of Canada (Sharp *et al.*, 1995; Thompson, 2002), and since 2005 it is officially listed as threatened in Quebec (Government of Quebec, 2005).

Only 11 occurrences of white wood aster are known for Quebec, and several consist of only a few individuals. The total number of individuals is estimated at 1000 in the province and they are distributed in dispersed populations (Jolicoeur, in press; Government of Quebec, 2005). The species is threatened by different factors, such as urban and agricultural development, forest harvesting, inappropriate forest management practices, canopy closure, deer browsing and trampling (Jolicoeur in press; Sharp *et al.*, 1995). The COSEWIC assessment and update status report on the white wood aster in Canada (Thompson, 2002) mentions that many populations in Quebec have not been monitored or reconfirmed for years, even though the number of viable populations is low and that they may be declining. Despite the lack of information about population demography, a conservation plan is under development by the Quebec Ministry of Sustainable Development, Environment and Parks (Jolicoeur, in press).

In order to provide sound scientific information for the Quebec conservation plan for the white wood aster, populations of this species must be investigated to obtain information about population dynamics, demographic behaviour and habitat features

influencing population growth. The objectives of this study are 1) to determine the population growth rates and probabilities of quasi-extinction of four populations of white wood aster; 2) to quantify trade-offs between life history components and how they influence population growth rate; 3) to identify the environmental factors that most affect population growth; 4) to increase our understanding of the causes of the rarity of the species, of the persistence of populations throughout the local and regional landscape, and understand their implications for conservation.

Because peripheral populations usually occur under less favourable conditions than core populations, and because they are smaller, more dispersed and isolated, they usually have lower growth rates (λ) and more variation in their vital rates (Nantel and Gagnon, 1999). Logically, population extinction probability increases as the growth rate decreases and as the variance of this rate increases (Lande, 1993; Foley, 1994). We can predict that the growth rates will be different between populations and years, and that the populations with more variable and/or decreasing λ will have a higher probability of quasi-extinction. Silvertown *et al.*, (1996) have shown for 18 iteroparous herbs of forest habitat that the elasticities attributed to “fertility” are usually very low, and that there is a certain trade-off between “growth” and “survival”. Furthermore, they show for *Pedicularis furbishiae* that the value attributed to “growth” in the elasticity matrix tends to increase in response to more favourable environmental factors. Thus, we expect low “fertility” for all white wood aster populations, and that “growth” will be higher for the populations with the most favourable environmental conditions. One of the environmental factors that we expect to have a large positive impact is light, because the white wood aster is known to be associated to canopy gap disturbances (Sharp *et al.* 1995; Brouillet, 2006). This study should also provide a better understanding of the causes of the rarity of the species in Quebec and of the persistence of its populations in the landscape.

2.2 Methods

2.2.1 Study species

The white wood aster (*Eurybia divaricata*) is a rhizomatous understory herb that is very rare in Canada (Argus and Pryer, 1990), but common in the eastern United States from New Hampshire to Alabama. In southern Quebec, it is found in a few small populations in a fragmented forest landscape. It reproduces by seed at a low rate, but can also form stolons for clonal propagation. The stolons are often found just beneath the forest litter. The plant can reach a height of 28 to 90cm, sometimes up to 120cm (Brouillet, 2006), and has two types of leaves; basal leaves are cordate and stem leaves are ovate to lanceolate, and both have sharply toothed margins (Sharp *et al.*, 1995). The flowers are born in flat-topped corymbiform arrays. The disc florets are yellow and are surrounded by five to ten white ray florets (Brouillet, 2006). When pollinated, the disc florets turn purplish (Britton & Brown, 1970). The white wood aster flowers in late summer-early fall, and produces achenes with pappi that are dispersed by the wind (Brouillet, 2006).

The species is essentially Appalachian and grows in dry to mesic deciduous and mixed-deciduous forests of eastern North America. It is often found under open canopies on sites that undergo minor disturbances such as windthrow, partial logging, pedestrian trails or natural tree mortality (Sharp *et al.*, 1995).

2.2.2 Site descriptions

The four populations studied are located at two sites. Populations 1 and 2 are located at St-Armand, near Lake Champlain (45° 02' 24" N; 73° 03' 16" W); populations 3 and 4 are located at the Petit Pinnacle mountain near Frelighsburg (45° 04' 09" N; 72° 44' 36" W) (CDPNQ, 2007b). These two sites differ in several ways. St-Armand is at

a lower elevation (100 m) and the bedrock is dolomite. The topography is generally flat or slightly sloping, soils are moderately well-drained to imperfectly drained, and soil texture is heavy (silt, clay) (CDPNQ, 2007a). The forest canopy is mainly closed, but with frequent openings or areas of sparse trees. The forest canopy is composed of *Acer saccharum*, *Tsuga canadensis*, *Ostrya virginiana*, *Thuja occidentalis*, *Carya cordiformis* and *Fraxinus americana*. The understory herbaceous cover is very sparse, but many species are present, such as *Athyrium filix-femina*, *Galium triflorum*, *Geranium robertianum*, *Asarum canadense*, and *Cystopteris bulbifera*. The two last species are known calcareous. The second site, Petit Pinnacle, has an elevation of 250m and is part of the Appalachian Mountains. The topography is gently sloping (5 to 15°), the soil texture is light (sand and silt), and soils are moderately well-drained (CDPNQ, 2007a). The forest canopy is composed of *Acer saccharum*, *Acer rubrum*, *Betula alleghaniensis*, *Tsuga canadensis*, *Ostrya virginiana* and *Prunus serotina*. The forest floor has an almost continuous cover of herbs, consisting mostly of *Onoclea sensibilis*, *Rubus pubescens*, *Maianthemum canadensis*, *Trientalis borealis*, *Mitchella repens*, *Prenanthes altissima* and *Aster acuminatus*.

2.2.3 Sampling methods

The population dynamics study was conducted from 2007 to 2009, in order to obtain two transition matrices for each population. It was conducted in four populations; initial numbers of individuals/ramets for population 1 (P1) was 320, 151 in population 2 (P2), 308 in population 3 (P3) and 171 in population 4 (P4). In the first year, each individual, or ramet, of the four populations was tagged, mapped and measured (plant height, number of leaves, number of flower heads) in September. For the following years, the new seedlings and new ramets that appeared were tagged and mapped, and all size and flowering parameters were re-measured each year in September. The size measurements were used to construct seven size classes. The number of leaves was taken as the primary factor for determining size class

boundaries because of its high correlations with all other size measurements. Each year, the individuals/ramets were distributed in the following seven size classes: 1 = seedlings; 2 = leaf rosettes; 3 = juvenile plants (individuals with 1 to 4 leaves); 4 = small mature plants (individuals with 5 to 10 leaves); 5 = mature plants (individuals with 11 to 18 leaves); 6 = large mature plants (individuals with 19 leaves or more); 7 = plants in dormancy.

With the objective of comparing the ecological factors of the four aster populations, we sampled 14 to 28 microsites within each population. At each of these microsites, four samples of soil were collected (at 0 to 10 cm depth) and combined into one sample for soil analyses. The pH was measured on fresh samples (glass electrode pH meter, using 1:2 soil:water ratio (Conyers and Davey, 1988)). The samples were then left to air-dry, before preparation and extractions for determining phosphorus, nitrogen (NO_3 and NH_4) and major cations (Ca, K, Mg, Mn) content. Cations were extracted with BaCl_2 and determined using absorption spectrophotometry (Mehlich, 1948). Available phosphorus was extracted using the Bray II method (Bray and Kurtz, 1945) and determined using a spectrophotometer (John, 1970). The nitrogen forms were extracted with KCl and determination made using a Tecator Fiastar spectrophotometer (Bremner, 1965). Other factors were also recorded at each microsite: soil depth, degree of slope, litter thickness, and percent cover of dead wood and rock. Finally, 15 hemispheric digital photographs of the canopy were taken in each population, and were analysed using the "Gap Light Analyser" computer software for total light transmitted (Jarcuska, 2008). All of these factors were analysed with non parametric Wilcoxon, Kruskal-Wallis, and Chi square tests of means between sites and between populations. Non-parametric tests were used because most of the environmental data did not satisfy the application conditions for ANOVA, even after transformations.

2.2.4 Transition matrices

Two transition matrices (2007-2008 and 2008-2009), representing the transitions among size classes, were constructed for each population for a total of eight matrices. For each matrix, the transition probabilities were calculated for individuals/ramets (the size class at time 0 and the size class at time 1), but also for the clonal propagation, considering the size class of the individual/ramet that produced the ramet for time 0 and the size class of the new ramet for time 1. These two transition matrices (regular and clonal growth) were added to create one overall matrix for each population for each transition (t_0 to t_1) (Wepler *et al.*, 2006). For every transition matrix, the growth rate (or lambda) and elasticities were calculated using the “Popbio package” in the R program software (Stubben and Milligan, 2007).

2.2.5 Quasi-extinction probabilities

For estimating the extinction probabilities of the populations over time, we used quasi-extinction probabilities analysis. Quasi-extinction time is defined as the number of years required to reduce the population to a critical number of individuals/ramets. The analysis estimates the quasi-extinction probability by simulation for a structured population in an independently and identically distributed stochastic environment (Morris and Doak, 2002). In order to have a sufficient set of data, and to represent the demographic stochasticity, the matrices were pooled by site. The simulations for each of the two sites were run with four matrices per site. The critical minimum number of individuals/ramets, or quasi-extinction threshold was set at 20 individuals. This threshold was chosen because of problems that can occur in small populations, such as the potential reproductive incompatibility between individuals of the same genome in the Asteraceae (Les *et al.* 1991), the high probability of having no flowering individuals and the limitations of clonal propagation in low density populations. The simulations were run with 5000 repetitions and calculated for 100 years. For the

simulations at each site, the initial number of individuals for each size class was the one recorded in the largest population during the first year of the study.

2.2.6 Elasticity and life history components

The elasticity analyses indicate the relative effect on the population growth rate of small changes to matrix elements (Caswell, 2001; Brigham and Shwartz, 2003). It is also a measure of an element's contribution to fitness (de Kroon *et al.*, 1986). The elasticity matrices were used to produce a triangle ordination that illustrates the trade-offs within each population between three life history components of "fertility", "survival" and "growth" (Silvertown *et al.*, 1996). Each transition represents one or two of these three life history components, as shown in Table 2.1. These components comprise different elements of the life cycle as follows: "Fertility" represents the *Recruitment* of seedlings from the current seed production; "Survival" represents *Retgression*, defined as individuals that decrease in size from one year to another or become dormant, and *Stasis* which is defined as plants that remain in the same size class from one year to the next; "Growth" represents *Progression* of plants to higher size classes and *Clonal growth*. Because the production of ramets can occur in individuals of size classes 2 to 6, these transitions were divided into two parts. They are divided between "Growth" (clonal propagation) and "Survival" (Table 2.1). The part of the elasticity representing clonal growth for each transition was calculated from the percentage of the transition probability attributed to ramet production. Because the elasticity of each transition is summed to 1, it is easy to determine the relative importance of the different life history components. The relative importance of the life history components were calculated for each transition matrix, two matrices per population. Means were calculated for all populations, in order to have one datum point for each population. The data from the four populations were plotted (LCD package in R software) in a demographic triangle to illustrate the trade-offs between the three different life history components (Silvertown *et al.*, 1996). In order

to identify which of the life history components are the most important to growth rate, each component of demographic behaviours was analysed separately. Pairwise correlations were calculated between λ and elasticities for individual growth, clonal propagation, fertility, stasis and retrogression. Finally, relationships between environmental factors and the different demographic behaviours of the four populations were described using simple linear regression.

2.3 Results

2.3.1 Population dynamics

The finite rates of increase (λ) of the four study populations of *Eurybia divaricata* are shown in Table 2.2. P1 and P2 (St-Armand) were increasing, with finite rates of increase of 1.39 and 1.06 respectively for 2007-2008, and 1.13 and 1.04 for 2008-2009. P3 (Pinacle) was decreasing for both transitions, with a lambda of 0.96. P4 (Pinacle) had a lambda higher than one during the first transition (1.05) and a lambda lower than one for the second transition (0.82), for an overall finite rate of increase of 0.93. The mean transition matrices of the four populations are shown in Table 2.3. In the table, P1 and P2 have overall positive lambdas (1.26 and 1.05), whereas P3 and P4 have mean lambdas near population stasis (0.96 and 0.93). The differences between populations are quite clear. First, populations show quite different population structures. The individuals/ramets in P1 and P2 are distributed more evenly between size classes. Size class III has the highest number of plants in all populations, but the proportions are higher in P3 and P4 (53% for both) compared to P1 and P2 (33% and 42% respectively). P1 and P2 have individuals/ramets in all size classes, whereas P3 and P4 do not have any individual/ramet in size classes II and VI. Also, there are five time more seedlings in P1 (24) than in P2, P3 and P4 (5 each). P1 and P2 have the smallest proportion of dormant individuals/ramets (3% and 2.8%), compared to P3 and P4 (5% and 5.3%). In Table 2.3, the second value (after the +) in transition probability cells represents clonal propagation. Clonal propagation is much more important in P1 and P2 than in P3 and P4 in two ways. First, there are more individuals in different size classes that produce clonal growth; second, the transition probabilities are higher.

2.3.2 Quasi-Extinction probabilities

The extinction probabilities as a function of time were calculated for both sites and results are shown in Figure 2.1. For each site, the finite rates of increase of the two populations for both transitions were run randomly for 5000 repetitions for the models. The lambdas of the St-Armand matrices are all over one (Table. 2.2) and consequently the results show a probability of extinction equal to zero for 100 years. For Pinnacle Mountain, three out of four matrices have lambdas that are negative (Table. 2.2) and the probability of extinction increases with time (Fig. 2.2). For the first 30 years, the probability of extinction at Pinnacle is null, but reaches 50% at 50-55 years, and finally attains 100% probability of quasi-extinction at 75 years.

2.3.3 Elasticity and life history components

Elasticity matrices were constructed from the transition matrices for each population (Appendix 4, Tables A4). With these matrices, the importance attributed to life history components was calculated for each population for the two transitions. The results were plotted in a triangle ordination (Fig. 2.2) illustrating the trade-offs between fertility, survival and growth. All of the populations have very low fertility elasticities, and results range between 0.0472 and 0.00002 (Fig. 2.2). In the triangle ordination, there is a gradient of trade-offs between growth and survival among the two sites. Populations at St-Armand (P1 and P2) have the higher growth elasticities in general (Fig. 2.2). P1 had a growth elasticity of 0.597 during the first transition and of 0.434 during the second. All of the other populations have survival elasticities that are higher than their growth elasticities. Table 2.4 show correlation coefficients between λ and all life history components. Growth rates are positively and significantly correlated with elasticities of fertility ($r = 0.74$), progression, clonal propagation and growth ($r = 0.89$; 0.88 and 0.98). Survival in general and its component "stasis" are negatively and significantly correlated with λ ($r = -0.97$ and -

0.9). Finally, retrogression tends to be positively correlated to λ , while dormancy is negatively correlated.

2.3.4 Site characteristics

Differences between site and soil factors at the St-Armand and the Pinnacle Mountain sites were tested with the non parametric Wilcoxon test. The results show that the two sites differ for many variables (Table 2.5). The light availability variables differ significantly between sites with a mean of 9.3 % of canopy openness and total light of $5.56 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ for St-Armand, and 7.7 % and $4.50 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ for Pinnacle. Several site factors also differ between the two sites. Soil depth and slope are less at St-Armand, with means of 50.4 % and 11.5 degrees, than at Pinnacle, with means of 70.6 % and 21.9 degrees. St-Armand also generally has a thinner litter layer (1.0 cm) compared to Pinnacle (1.3 cm). The soil factors all significantly differ between sites, except for phosphorus and nitrate. The pH, calcium, potassium and magnesium concentrations are higher at St-Armand (Table 2.5). The mean pH at St-Armand is 5.8 versus 4.4 at Pinnacle. Pinnacle has a higher concentration of ammonium and manganese than St-Armand (Table 2.5).

2.3.5 *Eurybia divaricata* habitat in the four populations

Non parametric Kruskal-Wallis and Tukey-Kramer tests were used to determine if differences in site and soil variables were present between the four populations (Fig. 2.3). P1 and P2 are found at St-Armand and P3 and P4 at Pinnacle Mountain. Canopy openness (10.2 %) and total light ($6.3 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) are significantly higher in P1. The soil pH is highest in P1 (6.3), followed by P2 (5.5), then P4 (4.6), and P3 has the lowest soil pH of all (4.2). P1 has the lowest concentration of phosphorus ($10.7 \mu\text{g/g}$) and manganese (0.012 cmol/g); all other populations have higher concentrations and are in the same statistical group. P1 has the lowest concentration of total nitrogen

(NO₃ and NH₄ combined; 127.42µg/g). It differs from P2 and P4, but it is not significantly different from P3. P1 and P2 have significantly higher concentrations of major cations Ca and K.

2.3.6 Relationship between life history components and environmental factors

The regression results between the most relevant environmental factors and growth rate, and life history components are presented in Table 2.6. Lambdas, progression and fertility are positively and significantly related to total light ($p=0.01$, $R^2=0.68$; $p=0.0005$, $R^2=0.89$; $p>0.02$, $R^2=0.58$ respectively), while the relationship with stasis is negative ($p=0.005$, $R^2=0.76$). Soil pH and soil potassium show similar positive relationships with lambdas ($p=0.03$, $R^2=0.55$; $p=0.03$, $R^2=0.56$), progression ($p=0.0025$, $R^2=0.81$; $p=0.002$, $R^2=0.81$) and retrogression ($p=0.007$, $R^2=0.73$; $p=0.005$, $R^2=0.75$), while the relationships with stasis are negative ($p=0.0003$, $R^2=0.9$; $p=0.0002$, $R^2=0.91$). Weak or non significant relationships were found with clonal propagation, dormancy and other environmental factors (results not shown).

2.4 Discussion

The results show that the status of studied populations does not appear to be critical; in fact they are similar to that obtain with other forest herb species. However, populations 3 and 4, under less favourable site and soil conditions have negative or fluctuating finite rate of increase, and this may lead to increased probabilities of extinction if the environment remains unchanged. In general the demographic behaviours of all studied populations are similar, but some differences are detected and are in part explained by habitat quality.

2.4.1 Population dynamics and quasi-extinction probabilities

White wood aster at the studied site showed population structures (Table 2.3) and finite rates of increase (Table 2.2) similar to other perennial forest herbs. Population structure showed small proportions of seedlings (1.3 to 4%), relatively high proportions of intermediate stages (juveniles and small mature plants) and low proportions of mature and large mature plants (ranging between 3-19% and 0-11%). For perennial forest herbs, in general, the first size stage is critical, the pre-reproductive period is long, and mature stages are more stable and contribute to sexual reproduction (Meagher and Antonovics, 1982 ; Kawano, 1985 ; Angevine and Handel, 1986 ; Inghe and Tamm, 1985 ; Charron and Gagnon, 1991 ; Nault and Gagnon, 1993). However differences were found between populations and it certainly contributed to differences in the mean growth rates. P3 had the lowest proportion of mature plants and no large mature plants; it is also the population with the smallest proportion of seedlings (Table 2.3). P3 and P4 showed higher proportions of plants in the juvenile and small mature plant size classes (III and IV), which represent together 87% and 77% of plants, and were also the two populations with the highest proportion of dormant plants (6.4 and 4.5%) (Table 2.3). P1 and P2 showed the highest clonal propagation and had plants in every size class. These differences in

demographic parameters contribute to mean lambdas over one for P1 and P2, and mean negative finite rate of increase for P3 and P4.

Population finite rates of increase are similar to populations of stable habitat with lambdas ranging from 0.82 to 1.39 (Table 2.2). Many stable forest habitat species, such as *Panax quinquefolium* ($\lambda = 0.88 - 1.19$; Charron and Gagnon, 1991), *Arisaema triphyllum* ($\lambda = 0.85 - 1.32$; Bierzychudek, 1982) and *Allium tricoccum* ($\lambda = 1.00 - 1.11$; Nault and Gagnon, 1993), have population growth rates close to equilibrium and show small fluctuations between years and populations. P2 and P3 have stable lambdas for the two transitions surveyed and both are very close to 1, but P2 is increasing (λ 1.04 and 1.05) and P3 is declining (λ 0.96). P1 and P4 show fluctuations between years; P1 has lambdas higher than 1 in both transitions (λ 1.39 and 1.13), while lambdas of P4 are higher and lower than 1, but overall declining (λ 1.05 and 0.82). There is no certainty that these growth rates represent the real trends for the four populations in the long term, because of the limited period covered by the data, but it is certain that populations with declining and/or fluctuating growth rates face much greater chances of extinction (Nantel and Gagnon, 1999).

To assess the risk of extinction of white wood aster populations, projections for each of the two sites were done using the four transition matrices available for each site. For populations at St-Armand, probabilities of reaching the quasi-extinction threshold of 20 individuals are null (Fig. 2.1), because the mean growth rate is higher than 1. St-Armand populations are not at risk of extinction, even if P1 has fluctuating growth rate. For populations at Petit Pinnacle, quasi-extinction probabilities increase with time, reaching 50% after 50 years and 100% after 75 years (Fig. 2.1). This assessment will hold true if environmental conditions remain unchanged through time, but this is unlikely. St-Armand populations seem to be growing under more favourable conditions, with higher soil pH and better light conditions (Table 2.5). These populations will eventually face changes in the light factor, as the canopy closes, and

this will surely have an impact on population dynamics, as it does for many forest herbs (Valverde and Silvertown, 1998; Damman and Cain, 1998; Levine and Feller, 2004; Mayberry and Elle, 2009).

2.4.2 Elasticities and Life history components

Elasticities attributed to growth, survival and fertility are illustrated in the demographic triangle (Fig. 2.2) and some differences are found between populations and years. As expected for a perennial forest herb, elasticities for fertility are low for all populations (Sarukhan, 1974; Thomas and Dale, 1975; Hughes *et al.* 1988; Damman and Cain, 1998) and there is a gradient of trade-offs between growth and survival (Silvertown *et al.*, 1993), depending on populations and year. P1 has the greatest elasticity for fertility and is the only one that has growth elasticities greater than survival. P2, P3 and P4 are similar, but growth elasticity for P2 is higher than in the two others. Because population structure and demography are different for each population and year, it is easier to compare them in terms of demographic behaviours or components.

In order to assess which and how much demographic components affect the population growth rate in general, the different demographic behaviours, which comprise the components of growth (individual growth and clonal propagation), of survival (stasis, retrogression and dormancy) and of fertility (fertility), were correlated with λ (Table 2.4). A strong negative correlation was found between stasis and λ . Other studies have also reported negative correlations between stasis and growth rate (Silvertown *et al.*, 1993; Oostermeijer *et al.*, 1996; Valverde and Silvertown, 1998; Berg, 2002). For the white wood aster, stasis occurs mostly in the juvenile and small mature plant size classes (Table 2.3), and stasis is negatively correlated with growth rate because the contribution of these size classes to sexual reproduction and clonal propagation is minute, compared to larger size classes.

Retrogression is not significantly correlated with λ ; but there is a positive trend (Table 2.4). Although it seems obvious that retrogression contributes negatively to growth, it is not clear in this case. For the white wood aster, retrogression is likely to be associated with large populations with positive growth rates. The possibility of retrogression is greater when there are a larger number of individuals/ramets in the largest size classes. Also, when the largest plants produce new ramets through clonal propagation, they also retrogress to a smaller size class. Dormancy is not significantly correlated with growth rate, but there is a negative trend, because it is more frequent in the populations with negative growth rates, but also occurs, although less frequently, in the populations with positive lambdas.

A positive correlation was found between fertility and λ (Table 2.4). The correlation is higher than what Silvertown *et al.* (1993) found for herbs, and higher than what Berg (2002) found for *Oxalis acetosella*. A strong positive correlation was found between λ and individual/ramet growth, as for many species (Silvertown *et al.*, 1993; Oostermeijer *et al.*, 1996; Valverde and Silvertown, 1998; Berg, 2002). However, the positive correlation between λ and clonal propagation is in contrast with negative correlations found by Berg (2002) and Silvertown *et al.* (1993). For white wood aster, the relationship is positive because, as for retrogression, clonal propagation is more frequent in populations with a large number of mature and large mature plants, and these populations have a higher growth rate. P1 and P2 have overall positive growth rates, they have individuals in every size classes and also show the greatest proportion of clonal propagation, in contrast with P3 and P4 (Table 2.3). Also, when the transition matrices are calculated without clonal propagation, λ is always smaller, and can shift below 1, showing the importance of clonal propagation in population maintenance (Nault and Gagnon, 1993).

2.4.3 Relationship between life history components and environmental factors

Habitat quality, level of soil nutrients, canopy cover, etc., are factors that influence the vital rates of populations, such as flowering (Horvitz and Schemske, 1986; Damman and Cain, 1998; Levine and Feller, 2004; Endels *et al.*, 2005; Lehtilä *et al.*, 2006; Mayberry and Elle, 2009), individual growth (Menges, 1990; Silvertown *et al.*, 1996; Valverde and Silvertown, 1998; Dahlgren and Ehrlén, 2009) or clonal growth (Damman and Cain, 1998; Kudoh *et al.*, 1999). Therefore, it is necessary to understand which environmental factors affect vital rates, and how, in order to improve the precision of population viability analyses (Morris and Doak, 2002), and make more accurate recommendations for conservation (Ehrlén *et al.*, 2005).

Significant differences in habitat conditions were found between populations (Fig. 2.4). P1 has the highest level of light reaching the forest floor and there is a gradient of understory light level decreasing from P2 to P4. P1 and P2 have higher soil pH, Ca and K than P3 and P4, but P3 and P4 have slightly higher levels of P, and higher levels of NH₄ and Mn, than P1 and P2. When relationships between these environmental factors and demographic behaviours are investigated, light factors, soil pH, K and Mn are the ones that appear to affect the most the growth rate and life history components (Table 2.6). Populations under higher level of light have higher growth rates, and elasticities attributed to individual/ramet growth and fertility are also higher, while elasticities for stasis are higher in populations with less light reaching the forest floor. Soil pH and potassium concentrations tend to have the same positive impact on growth rate, individual/ramet growth and retrogression, and a negative influence on stasis. These three environmental factors tend to act similarly on growth rate and demographic behaviour, but the mechanism is different. Light gives energy to the plant and it enhances the contribution to tissue growth, flowering and other behaviours (Valverde and Silvertown, 1998; Mayberry and Elle, 2009). It also modifies the microclimatic factors of the site, such as increasing soil

temperature, changing the ratio of red-infrared wavelengths (which can have an effect on germination), decomposition rate, humidity level, and more (Vasquez-Yanes *et al.*, 1990; Denslow *et al.*, 1998; Jennings *et al.*, 1999). Soils with pHs around 5 or 6 tend to have higher microbial activity than soils with pHs of 3 or 4, and this difference tends to be greatest near the top of the soil profile (Brady, 1974; Killham *et al.*, 1983). Through decomposition, microbial activity facilitates the uptake and availability of nutrients, and mostly nitrogen (Denslow *et al.*, 1998; Ste-Marie and Paré, 1999). Potassium has been recorded to have a positive effect on population growth rate and individual growth (Salomonson *et al.*, 1992; Dahlgren and Ehrlén, 2009). Jarvis *et al.* (1990) found a relationship between the uptake of nitrate and that of potassium, and there is a threshold of internal potassium levels below which growth rapidly declines (Hommels *et al.*, 1989). Manganese is negatively associated to population growth, individual/ramet growth and fertility, and positively associated to stasis (Table 2.6). Manganese is an essential micronutrient for plants, but it is rarely deficient. However, in high concentrations it can alter magnesium absorption and have a negative impact on tissue growth (Heenan and Campbell, 1981). P1 has lower concentrations of manganese and shows high growth rates; manganese concentrations are higher in the other populations, that all have lower growth rates.

Although none of the study populations are found in sites where nutrient deficiencies would be limiting growth, the interaction between pH and nutrients may limit overall soil nutrient availability in populations located at Pinnacle Mountain (P3 and P4). A soil pH between 6 and 7 is optimal for the availability of nutrients to plant roots (Brady, 1974). This is why P1 and P2 have positive population growth even though concentrations of some macronutrients (phosphorus, nitrogen) are slightly lower than in P3 and P4. However, calcium and potassium are two macronutrients found in greater concentration in the soils of P1 and P2. It is safe to assume that white wood aster will not occur in habitats with nutrient-poor and acidic soils. Therefore, in suitable habitats, environmental factors that have a strong impact on growth rate,

elasticity values for growth, fertility and survival, are likely to occur more at the level of direct and diffuse light reaching the forest floor because of canopy openness.

2.4.4 Understanding rarity and implications for conservation

Treefalls are the most common form of disturbance in eastern North American deciduous forests (Goldblum, 1997). Small-scale canopy gaps are formed most often by the death/fall of an individual tree, and less frequently multiple trees, mainly caused by natural senescence, disease, lightning, and windstorm (Runkle, 1982; McCune *et al.*, 1988). These canopy openings introduce environmental heterogeneity in space and time in forest habitats (Valverde and Silvertown, 1998) by creating light availability dynamics along the forest floor (Jennings *et al.*, 1999). White wood aster population growth is associated with canopy openness and light availability. Favourable levels of light stimulate individual growth (progression) and fertility, and have a positive influence on population growth rate. As canopy closure proceeds, there is a trade-off from growth to survival. The most important survival component observed in populations under unfavourable light conditions is stasis. In contrast to many clonal forest herbs (Silvertown *et al.*, 1993; Damman and Cain, 1998; Berg, 2002; Levine and Feller, 2004), the persistence of white wood aster is less associated with clonal propagation than with survival of existing individuals. Clonal propagation is still present in populations under less favourable conditions, but it is mostly associated with populations with positive growth rate, growing under good light conditions. Therefore, populations rely for their maintenance on the survival of established individuals, and this “waiting stage” enables populations to persist in the landscape until improved light availability re-occurs. The average gap formation in the canopy of the temperate deciduous forests in eastern North America is estimated at 1% (ranging from 0.5 to 2%) of total area per year (Runkle, 1982). Thus, the rarity of white wood aster in southern Quebec could be explained by a disturbance regime that has become less frequent, because young forests do not possess trees that are

large enough to create sufficient gaps for white wood aster when they fall (Brisson and Bouchard, 2003), or because it has been modified by forest fragmentation which no longer allows sufficiently frequent re-colonization by the species. However, canopy openness contributes to the persistence of peripheral and disjoint populations of white wood aster in the landscape, as in other species (Meilleur *et al.*, 1997).

White wood aster is undoubtedly rare in southern Quebec. However, the results show that populations are generally stable. This means that management practices are probably not necessary for the persistence of populations. Actions would be needed only if conservation managers would like to have growing and flowering populations, which is a worthy goal in itself. White wood aster is not threatened because of inherent population dynamics problems, but rather by the destruction of its habitat, its fragmentation, and the alteration of the forest disturbance regime to which it is adapted. The majority of the forests of the region where suitable habitat for white wood aster is found are in private ownership. However, more and more of these forests are being purchased for conservation by private conservation NGOs, such as the provincial branch of Nature Conservancy Canada, and the local Appalachian Corridor.

2.5 References

- AKÇAKAYA, R. 2000. Population viability analyses with demographically and spatially structured models. *Ecological Bulletins*, 48: 23-38.
- ANGEVIN, M.W. and 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.
- ARGUS, G.W and K.M. PRYER. 1990. Les plantes vasculaires rares du Canada : notre patrimoine naturel. Musée canadien de la nature. Ottawa. 192p.
- BERG, H. 2002. Population dynamics in *Oxalis acetosella*: the significance of sexual reproduction in a clonal, cleistogamous forest herb. *Ecography*, 25: 233-243.
- BIERZYCHUDEK, P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*, 52: 335-351.
- BIERZYCHUDEK, P. 1999. Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological Applications*, 9: 1278-1287.
- BRADY, N.C. 1974. The nature and properties of soils. 8th edition. MacMillan Publishing C., Inc. New York. 639pp.
- BRAY, R.H. and KURTZ, L.T. 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soils Science*: 59: 39-45.
- BREMNER, J. M. 1965. Inorganic forms of nitrogen. *In: Methods of soil analysis: Part 2*, C. A. Black (Editor), Agronomy Monograph, 9: 1179-1237. Madison, WI: American Society of Agronomy.
- BRIGHAM, C.A. and M.W. SHWARTZ. 2003. Population viability in plants: conservation, management, and modeling of rare plants. *Ecological Studies* vol. 165. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York. 362p.
- BRITTON, N.L. and A. BROWN. 1970. An Illustrated Flora of the Northern United States and Canada. Volume III: Gentianaceae to Compositae. Second edition. Dover Publications Inc. New York. 637p.
- BROUILLET, L. 2006. *Eurybia*. *Flora of North America*, 20: 365

- CASWELL, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology*, 81: 619-627.
- CASWELL, H. 2001. Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation. Second Edition. Sinauer Associates Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts. 328p.
- CENTRE DE DONNÉES DU PATRIMOINE NATUREL DU QUÉBEC (CDPNQ). 2007a. Habitat de l'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*). Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs. 2p.
- CENTRE DE DONNÉES DU PATRIMOINE NATUREL DU QUÉBEC (CDPNQ). 2007b. Occurrence de *Eurybia divaricata* au Québec. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs. 2p.
- CENTRE DE DONNÉES SUR LE PATRIMOINE NATUREL DU QUÉBEC (CDPNQ). 2008. Les plantes vasculaires menacées ou vulnérables du Québec. 3e édition. Québec, gouvernement du Québec, ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs, 180 p.
- CHARRON, D. and D. GAGNON. 1991. The demography of northern populations of *Panax quinquefolium* (American ginseng). *Journal of Ecology*, 79: 431-445.
- CONYERS, M.K. and B.G. DAVEY. 1988. Observations on some routine methods for soils pH determination. *Soil Science*, 145: 29-36.
- DAHLGREN, J.P. and J. EHRLÉN. 2009. Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology*, 97: 666-674.
- DAMMAN, H. and M.L. CAIN. 1998. Population growth and viability analyses of the clonal woodland herb, *Asarum canadense*. *Journal of Ecology*, 86: 13-26.
- De KROON, H., A. PLAISIER, J. Van GROENENDAEL and H. CASWELL. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67: 1427-1431.
- De KROON, H., J. Van GROENENDAEL and J. EHRLÉN. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, 81: 607-618.

- DENSLOW, J.S., A.M. ELLISON and R.E. SANFORD. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 86: 597-609.
- De VERE, N., E. JONGEJANS, A. PLOWMAN and E. WILLIAMS. 2009. Population size and habitat quality affect genetic diversity and fitness in the clonal herb *Cirsium dissectum*. *Oecologia*, 159: 59-68.
- EFROYMSON, R., H. JAGER, V. DALE and J. WESTERVELT. 2009. A framework for developing management goals for species at risk with examples from military installations in the United States. *Environmental Management*, 44: 1163-1179.
- EHRLÉN, J., K.SYRJÄNEN, R.LEIMU, M.B. GARCIA and K. LEHTILA. 2005. Land use and population growth of *Primula veris*: an experimental demographic approach. *Journal of Applied Ecology*, 42: 317-326.
- ENDELS, P., H. JACQUEMYN, R. BRYSS, and M. HERMY. 2005. Rapid response to habitat restoration by the perennial *Primula veris* as revealed by demographic monitoring. *Plant Ecology* 176, 143–156.
- FOLEY, P. 1994. Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying capacity. *Conservation Biology*, 8: 124-137.
- GILPIN M.E. and M.E. SOULÉ. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. Pages 19-34 *In* : M.E. Soulé, (Editor). *Conservation biology : the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GINZBURG, L., L.B. SLOBODKIN, K. JOHNSON and A.G. BINDMAN. 1982. Quasiextinction probabilities as a measure of impact on population growth. *Risk Analysis*, 2: 171-181.
- GOLDBLUM, D. 1997. The effect of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *Journal of Vegetation Science* 8: 125-132.
- GOUVERNEMENT DU QUÉBEC. 2005. Aster à rameaux étalés. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs et le ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Site creation : 2002. Last update : March 2010. <http://www.mddep.gouv.qc.ca/biodiversite/especes/aster-rameaux/index.htm>. Visited April 2010

- GUIBAN, A. and N.E. ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- HARPER, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press Inc. London. 892p.
- HEENAN D.P. and L.C. CAMPBELL. 1981. Influence of potassium and manganese on growth and uptake of magnesium by soybeans (*Glycine max* (L.) Merr. CV. Bragg). *Plant and Soil*, 61: 447-456.
- HOMMELS, C.H., P. J. C. KUIPER and A. de HAAN. 1989. Response to internal potassium ion concentrations of two *Taraxacum* microspecies of contrasting mineral ecology: The role of inorganic ions in growth. *Physiologia Plantarum*, 77: 562-568.
- HORVITZ, C.C. and D.W. SCHEMSKE. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb : a model of population and patch dynamics. Pages 169-186. *In: Frugivores and seed dispersal*. A. Estrada and T. Flemming (Editors), Junk Publishers, The Hague.
- HORVITZ, C. C., D. W. SCHEMSKE, and H. CASWELL. 1997. The relative "importance" of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. Pages 247-271 *In: Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. S. Tuljapurkar and H. Caswell, (Editors), Chapman and Hall, New York, USA.
- HUGHES, J.W., T.J. FAHEY and F.H. BORMANN. 1988. Population persistence and reproductive ecology of a forest herb: *Aster acuminatus*. *American Journal of Botany*, 75: 1057-1064.
- INGHE, O. and C.O. TAMM, 1985. Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943-1981. *Oikos*, 45: 400-420.
- JARCUSKA, B. 2008. Methodological overview to hemispherical photography, demonstrated on an example of the software GLA. *Folia Oecologia*, 35(1): 66-69.
- JARVIS, S. C., J.H. MacDUFF, J. WEBB, and A. MOSQUERA. 1990. Effects of nitrate supply and deprivation and/or defoliation on potassium absorption and distribution in ryegrass. *Journal of Experimental Botany*, 41: 1-10.

- JENNINGS, S.B., N.D. BROWN and D. SHEIL. 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: Canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72: 59-73.
- JOLICOEUR, G. (in press). Plan de conservation de l'Aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*). Espèce menacée au Québec. Gouvernement du Québec, Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs. Québec. x p.
- JOHN, M.K. 1970. Colorimetric determination of phosphorus in soil and plant materials with ascorbic acid. *Soil Science*, 109: 214-220.
- KAWANO, S. 1985. Life history characteristics of temperate woodland plants in Japan. Pages 515-549, *In: The Population Structure of Vegetation*. J. White (Editor), Dr. W. Junk, Dordrecht, Netherlands.
- KILLHAM, K. M.K. FIRESTONE and J.G. McCOLL. 1983. Acid rain and soil microbial activity: Effects and their mechanisms. *Journal of Environmental Quality*, 12: 133-137.
- KUDOH, H., H. SHIBAIKE, H. TAKASU, D.F. WHIGHAM and S. KAWANO. 1999. Genet structure and determinants of clonal structure in a temperate deciduous woodland herb, *Uvularia perfoliata*. *Journal of Ecology*, 87: 244-257.
- LANDE, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, 142 : 911-927.
- LEFKOVITCH, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21: 1-18.
- LEHTILÄ , K., K. SYRJÄNEN, R. LEIMU, M.B. GARCIA et J. EHRLÉN. 2006. Habitat change and demography of *Primula veris*: Identification of management targets. *Conservation Biology*, 20: 833-843.
- LES, D.H., J.A. REINARTZ et E.J. ESSELMAN. 1991. Genetic consequences of rarity in *Aster furcatus* (Asteraceae), a threatened, self-incompatible plant. *Evolution*, 45: 1641-1650.
- LESICA, P. and ALLENDORF, F.W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 9: 753-760.

- LESLIE, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33: 183-212.
- LEVINE, M.T. and I.C. FELLER. 2004. Effects of forest age and disturbance on population persistence in the understory herb, *Arisaema triphyllum* (Araceae). *Plant Ecology*, 172: 73-82.
- LÖNN, M., and H. C. PRENTICE. 2002. Gene diversity and demographic turnover in central and peripheral populations of the perennial herb *Gypsophila fastigiata*. *Oikos*, 99: 489-498.
- MAYBERRY, R.J. and E. ELLE. 2009. Effects of forest structure and microhabitat on the distribution and flowering of rare understory plant, *Actea elata*. *Forest Ecology and Management*, 258: 1102-1109.
- MCCUNE B., C.L. CLOONAN and T.V. ARMENTANO. 1988. Tree mortality and vegetation dynamics in Hemmer Woods, Indiana. *American Midland Naturalist*, 120: 416-431.
- MEAGHER T.R. and J. ANTONOVICS, 1982. The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family: life history studies. *Ecology*, 63: 1690-1700.
- MEILLEUR, A., J. BRISSON, and A. BOUCHARD. 1997. Ecological analyses of the northernmost population of pitch pine (*Pinus rigida*). *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1342-1350.
- MEHLICH, A. 1948. Determination of cation and anion-exchange properties of soils. *Soil Science*. 66: 429-445.
- MENGES, E.S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology*, 4: 52-62.
- MORRIS, W.F. and D.F. DOAK. 2002. *Quantitative Conservation Biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- NANTEL, P. and D. GAGNON. 1999. Variability in the dynamics of northern peripheral versus southern populations of two clonal species, *Helianthus divaricatus* and *Rhus aromatica*. *Journal of Ecology*, 87: 748-760.
- NAULT, A. and D. GAGNON. 1993. Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. *Journal of Ecology*, 81:101-119.

- OOSTERMEIJER, J.G.B., M.L. BRUGMAN, E.R. De BOER, and H.C.M. DENNIJS. 1996. Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. *Journal of Ecology*, 84: 153-166.
- OOSTERMEIJER, J.G.B., S.H. LUIJTEN, Z.V. KRENOVA and H.C.M. DEN NIJS. 1998. Relationships between population and habitat characteristics and reproduction of the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology*, 12: 1042-1053.
- REINARTZ, J.A. 1995. Planting state-listed endangered and threatened plants. *Conservation Biology*, 9: 771-781.
- RUNKLE, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some Old-growth mesic forests of Eastern North America. *Ecology*, 63: 1533-1546.
- SAETHER, B.E., and O. BAKKE. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81: 642-653.
- SAFRIEL, U.N., VOLIS, S. and KARK, S. 1994. Core and peripheral populations and global climate change. *Israel Journal of Plant Sciences*, 42: 331-45.
- SALOMONSON, A., M. OHLSON and E. LARS. 1992. The effect of potassium on growth and nutrient uptake in two forest herbs with different chemical defence systems. *Oikos*, 65: 493-501.
- SARUKHAN, J. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. 2. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology*, 62: 151-177.
- SCHEMSKE, D.W., B.C. HUSBAND, M.H. RUCKLESHAUS, C. GOODWILLIE, I.M. PARKER and J.G. BISHOP. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75: 584-606.
- SHARP, M.J., C.J. MANDERSON and W.J. CRINS. 1995. COSEWIC status report on the white wood aster *Eurybia divaricata* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 33 pp.
- SILVERTOWN, J., M. FRANCO, I. PISANTY and A. MENDOZA. 1993. Comparative plant demography—Relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81: 465-476.

- SILVERTOWN, J., M. FRANCO and E. MENGES. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, 10: 591-597.
- STE-MARIE, C. and D. PARÉ. 1999. Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 1579-1589.
- STUBBEN, C.J. and B.G. MILLIGAN. 2007. Estimating and analysing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*, 22: 11.
- THOMAS A.G. and H.M. DALE. 1975. The role of seed reproduction in the dynamics of established populations of *Hieracium floribundum* and a comparison with that of vegetative reproduction. *Canadian Journal of Botany*, 53: 3022-3031.
- THOMPSON, M. 2002. COSEWIC assessment and update status report on the white wood aster *Eurybia divaricata* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. vi + 23 pp.
- THOMPSON, J.D., M. GAUDEUL and M. DEBUSSCHE. 2010. Conservation value of sites of hybridization in peripheral populations of rare plant species. *Conservation Biology*, 24: 236-245
- VALVERDE, T. et J. SILVERTOWN. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology*, 86: 545-562.
- VASQUEZ-YANES, C., A. OROZCO-SEGOVIA, E. RINCON, M.E. SANCHEZ-CORONADO, P. HUANTE, J.R. TOLEDO et V.L. BARRADAS. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71: 1952-1958.
- WEPLER, T., P. STROLL and J. STÖCKLIN. 2006. The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant *Geum reptans*. *Journal of Ecology*, 94: 869-879.

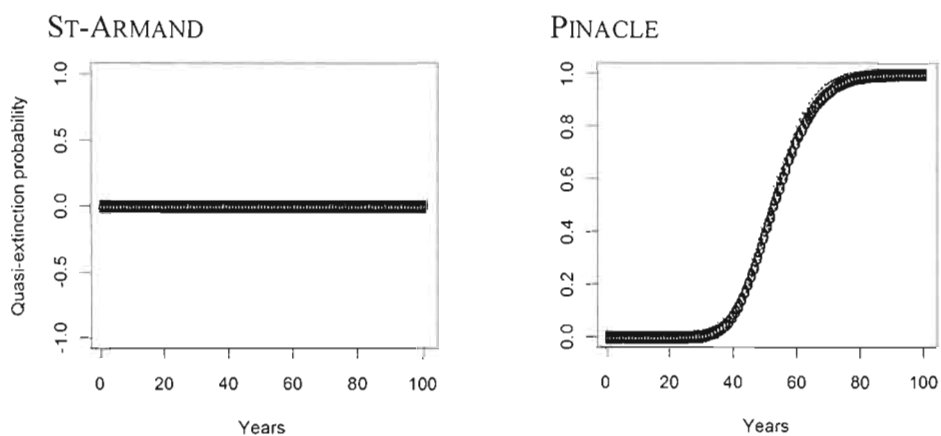


Figure 2.1: Quasi-extinction probabilities for the populations of *Eurybia divaricata* at St-Armand (P1 and P2 combined) and at Pinacle (P3 and P4 combined). Extinction threshold used is 20 individuals/ramets. Simulations (5000 repetitions) were run using the growth rates of the four transition matrices for each site (2 populations and 2 transitions per site).

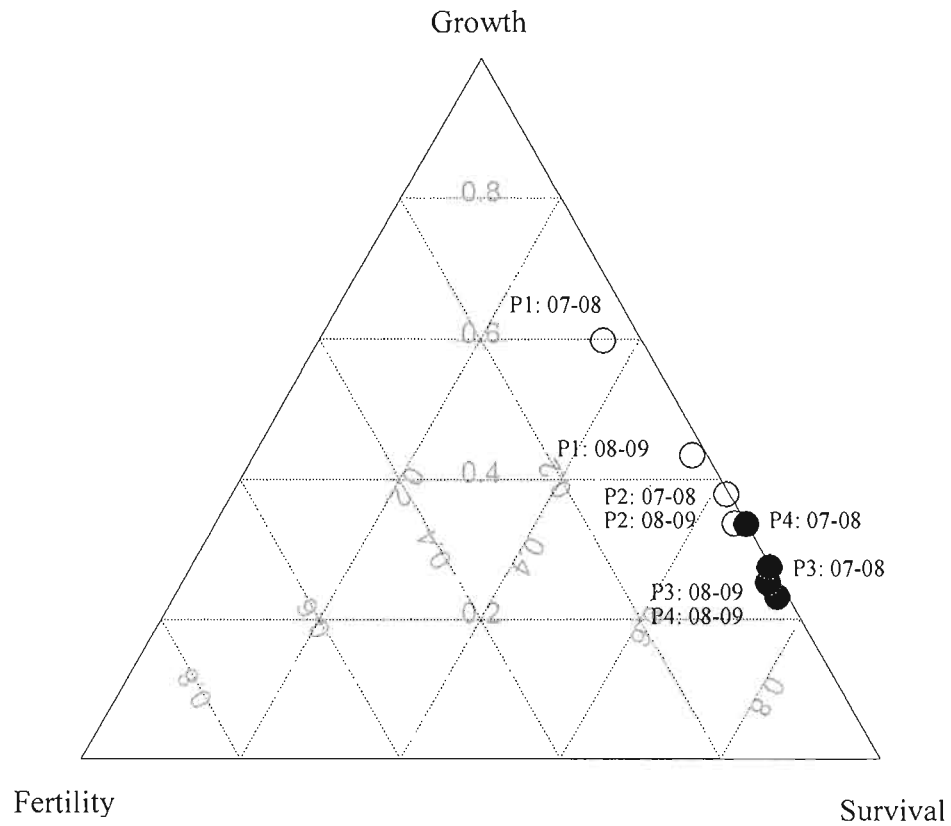


Figure 2.2: Trade-offs between life history components in four populations of *Eurybia divaricata* for two transitions (2007-08 and 2008-09). The empty circles represent P1 and P2, at St-Armand, and the full circles represent P3 and P4 at Pinnacle Mountain.

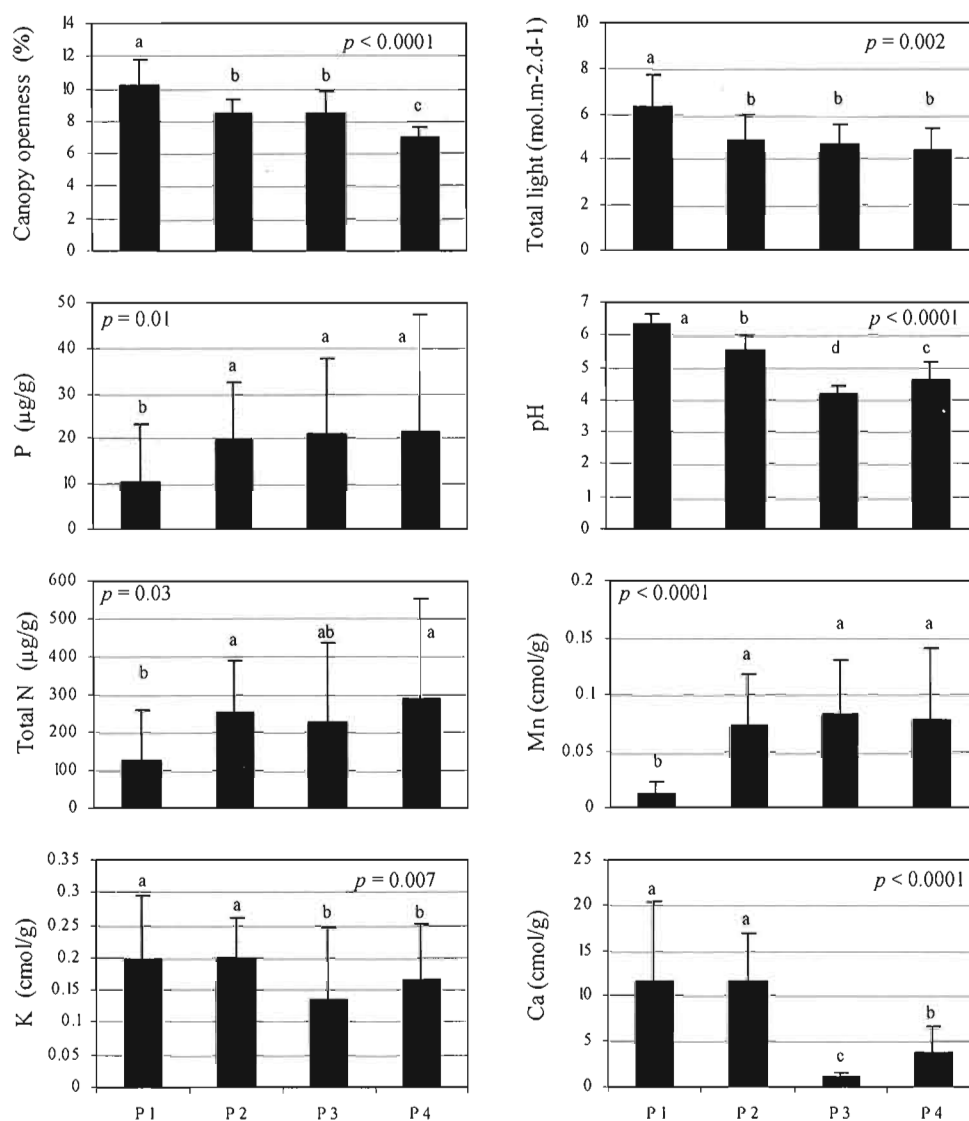


Figure 2.3: Microhabitat differences in canopy openness, total light, soil pH, phosphorus, total nitrogen, manganese, potassium and calcium for four populations of *Eurybia divaricata* at two different sites, St-Armand (P1 and P2) and Pinnacle (P3 and P4). Error bars represents \pm SD of the mean. The letters represents the differences between groups according to the Tukey-Kramer test (probabilities are the results of the Kruskal-Wallis test). Population 1, $n = 14$; Pop 2, $n = 18$; Pop 3, $n = 16$; Pop 4, $n = 28$; for canopy openness and total light, $n = 15$ for all populations.

Table 2.1: Life history components attributed to the different transitions of the matrix. F represents fertility and is present in the transitions where individuals produce flowers; G represents progression and G_2 clonal propagation; S is survival, S_3 represents retrogression and S_4 stasis.

Size classes		Year t						
		Seedlings	rosettes	juveniles	small matures	matures	large matures	dormant
Year t + 1	seedlings				F	F	F	
	rosettes	G	$S_4 + G_2$	$S_3 + G_2$	$S_3 + G_2$	$S_3 + G_2$	$S_3 + G_2$	G
	juveniles	G	$G + G_2$	$S_4 + G_2$	$S_3 + G_2$	$S_3 + G_2$	$S_3 + G_2$	G
	small matures	G	$G + G_2$	$G + G_2$	$S_4 + G_2$	$S_3 + G_2$	$S_3 + G_2$	G
	matures	G	G	$G + G_2$	$G + G_2$	$S_4 + G_2$	$S_3 + G_2$	G
	large matures	G	G	G	G	G	$S_4 + G_2$	G
	dormant		S_3	S_3	S_3	S_3	S_3	

Table 2.2: Finite rate of increase (λ) of two transition matrices (2007-2008 and 2008-2009) for four populations of *Eurybia divaricata* at two sites (St-Armand and Pinnacle).

Sites	St-Armand		Pinnacle	
	P1	P2	P3	P4
Population	λ	λ	λ	λ
2007-2008	1.389	1.059	0.960	1.046
2008-2009	1.132	1.039	0.962	0.820

Table 2.3: Mean transition matrices for St-Armand (P1 and P2) and Pinnacle (P3 and P4) populations. Size classes are: I, seedling; II, leaf rosette; III, juvenile; IV, small mature; V, mature; VI, large mature; VII, in dormancy. Mean number of individuals/ramets (n) and proportion of individuals/ramets (%) in each size class are shown. Numbers in italics represent Fertility. Second transition values (after the +) are the probabilities for clonal propagation and represent a Growth component.

Mean transition matrices							
	I	II	III	IV	V	VI	VII
St-Armand, P1 (mean $\lambda = 1.259$)							
n (%)	24(5.4%)	60 (13%)	148 (33%)	92 (21%)	66 (15%)	41 (9.2%)	14 (3%)
I	-	-	-	<i>0.04</i>	<i>0.16</i>	<i>0.34</i>	-
II	0.48	0.11 + 0.08	0.18 + 0.04	0.12 + 0.06	0.05 + 0.05	0.06 + 0.12	0.34
III	0.42	0.25 + 0.20	0.36 + 0.07	0.35 + 0.09	0.37 + 0.17	0.30 + 0.11	0.46
IV	0.07	0.23 + 0.10	0.18 + 0.01	0.26 + 0.07	0.25 + 0.05	0.20 + 0.12	-
V	-	0.27 + 0.05	0.12	0.17 + 0.17	0.20 + 0.03	0.21 + 0.07	-
VI	-	0.13	0.03	0.05	0.10	0.20 + 0.03	0.04
VII	-	-	0.11	0.03	0.02	0.03	-
St-Armand, P2 (mean $\lambda = 1.05$)							
n (%)	5 (2.8%)	7 (4%)	75 (42%)	54 (30%)	22 (12%)	10 (5.6%)	5 (2.8%)
I	-	-	-	<i>0.01</i>	<i>0.10</i>	0.27	-
II	0.50	0.22	0.25 + 0.02	0.08 + 0.05	0.14 + 0.04	0.06	0.25
III	0.33	0.11	0.43 + 0.05	0.53 + 0.08	0.22 + 0.02	0.11 + 0.18	0.20
IV	-	0.06	0.18 + 0.01	0.23 + 0.04	0.37 + 0.11	0.21 + 0.05	0.37
V	-	-	0.04	0.11	0.26	0.42 + 0.06	-
VI	-	-	0.04	0.03	-	0.20	-
VII	0.08	0.11	0.04	0.02	0	-	0.08

Table 2.3 (continued):

Mean transition matrices							
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Pinacle, P3 (mean $\lambda = 0.96$)							
<i>n</i> (%)	5 (1.5%)	9 (1.6%)	170 (53%)	108 (34%)	11 (3.4%)	0 (0%)	17 (5.3%)
I	-	-	-	0.01	0.32	-	-
II	0.33	0.13	0.04 + 0.01	0.01	-	-	0.01
III	0.36	0.21	0.62 + 0.03	0.34 + 0.04	0.05 + 0.10	-	0.52
IV	-	0.08	0.18	0.49	0.58 + 0.05	-	0.10
V	-	-	-	0.08	0.26	-	0.01
VI	-	-	-	-	0.11	-	-
VII	-	0.04	0.10	0.07	-	-	-
Pinacle, P4 (mean $\lambda = 0.93$)							
<i>n</i> (%)	5 (2.7%)	0 (0%)	98 (53%)	54 (29%)	17 (9%)	0 (0%)	9 (5%)
I	-	-	-	0.05	0.2	-	-
II	0.33	-	0.08 + 0.01	0.05 + 0.008	-	-	-
III	0.52	-	0.61 + 0.05	0.04 + 0.09	0.33 + 0.05	-	0.47
IV	-	-	0.16	0.45 + 0.01	0.51 + 0.05	-	0.11
V	-	-	0.03	0.36	0.15	-	-
VI	-	-	-	0.09	-	-	-
VII	-	-	0.08	-	0.17	-	-

Table 2.4: Pairwise correlation coefficients between λ and the elasticities of the life history components (LHC) Fertility, Survival and Growth for four populations of *Eurybia divaricata*. Growth and Survival are decomposed into the different demographic behaviours observed in the populations.

General LHC	Decomposed LHC	Correlation with λ (r)	p-value
Fertility	Fertility	0.738	0.04
	Progression	0.885	0.004
Growth	Clonal propagation	0.880	0.004
	Growth (total)	0.977	> 0.0001
	Stasis	-0.901	0.002
Survival	Retrogression	0.476	0.23
	Dormancy	-0.456	0.25
	Survival (total)	-0.973	> 0.0001

Table 2.5: Mean values of site and soil factors for the two study sites, St-Armand and Pinnacle. Differences between the two sites were determined using the Wilcoxon test.

Factors	Sites		Wilcoxon test	
	St-Armand	Pinnacle	Z	Prob > Z
Canopy openness (%)	9.3 ± 1.6	7.7 ± 1.3	3.8589	0.0001
Total light (mol·m ⁻² ·d ⁻¹)	5.56 ± 1.45	4.50 ± 0.94	2.70563	0.0068
Soil depth ^a	50.4 ± 24.8	70.6 ± 18.7	-3.35109	0.0008
Litter thickness (cm)	1.0 ± 0.6	1.3 ± 0.5	-2.14138	0.0322
Slope (degrees)	11.5 ± 6.5	21.9 ± 10.2	-4.94513	0.0001
pH	5.8 ± 0.5	4.4 ± 0.5	6.84960	0.0001
P (µg/g)	17.8 ± 16.9	21.2 ± 22.8	-1.41482	0.1571
NH ₄ (µg/g)	11.6 ± 11.1	84.3 ± 137.3	-5.24507	0.0001
NO ₃ (µg/g)	227 ± 263	182 ± 22	0.29588	0.7673
Ca (cmol/g)	11.6 ± 6.93	2.71 ± 2.7	6.10726	0.0001
K (cmol/g)	0.197 ± 0.08	0.155 ± 0.09	2.87741	0.0040
Mg (cmol/g)	0.381 ± 0.19	0.196 ± 0.19	4.11885	0.0001
Mn (cmol/g)	0.045 ± 0.05	0.078 ± 0.06	-2.7722	0.0055

^a soil depth is a percentage of the maximum depth (20cm) sampled.

St-Armand, *n* = 32; Pinnacle, *n* = 44; for total light and canopy openness, *n* = 30 for both sites

Table 2.6: Relationships between environmental factors and population growth rate, and life history components. The values of progression, fertility, stasis and retrogression represent the sum of the elasticities obtained for each life history component (for details see methods and Fig 2.2). Levels of statistical significance of regressions are indicated by * , $p < 0.05$; ** , $p < 0.01$; *** , $p < 0.001$; NS, not significant; Lambdas: $n = 8$)

Environmental factors	Life history components (direction of relationship / R^2)				
	Lambda	Progression	Fertility	Stasis	Retrogression
Total light (cmol/m ² .d)	+ / 0.68 **	+ / 0.89 ***	+ / 0.58 *	- / 0.76 **	NS
pH	+ / 0.59 *	+ / 0.85 **	NS	- / 0.91 ***	+ / 0.68 **
N (µg/g)	- / 0.58 *	- / 0.78 **	NS	+ / 0.72 **	NS
Ca (cmol/g)	NS	+ / 0.62 **	NS	- / 0.80 **	+ / 0.84 ***
K (cmol/g)	+ / 0.56 *	+ / 0.81 **	NS	- / 0.91 ***	+ / 0.75 **
Mn (cmol/g)	- / 0.68 **	- / 0.92 ***	- / 0.54 *	+ / 0.87 ***	NS

CHAPITRE III

MICROHABITAT DE L'ASTER À RAMEAUX ÉTALÉS (*EURYBIA DIVARICATA*)

Genevieve Boisjoli et Daniel Gagnon

RÉSUMÉ

L'aster à rameaux étalé (*Eurybia divaricata*) est une herbacée rare au Canada. Malgré son statut d'espèce menacée, il existe peu d'informations précises quant aux préférences d'habitat de l'espèce sur le parterre forestier. Cette étude tente, par le biais de modèles prédictifs, de faire ressortir les facteurs écologiques de microhabitat qui influencent la présence de l'espèce. Les résultats du modèle montrent que l'épaisseur de la litière et la lumière transmise totale influencent positivement et de façon significative la présence de l'espèce. Ces deux facteurs contribuent conjointement à former sur le parterre forestier un microhabitat qui est favorable à la présence de l'espèce. Les résultats montrent également qu'il y a un effet d'interaction entre ces deux principaux facteurs et les éléments nutritifs du sol. Ces résultats contribuent à approfondir les connaissances sur les préférences d'habitat de l'aster à rameaux étalé, ainsi qu'à valider scientifiquement des aspects déjà connus de ceux-ci. Cette connaissance des exigences de l'espèce en matière d'habitat sera fort utile pour déterminer quels milieux sont à considérer pour la conservation, la restauration et la réintroduction de l'espèce, ainsi que d'aider à élaborer des plans d'aménagement adéquat afin de la protéger.

Mots clés : Habitat, facteurs écologiques, espèce rare, conservation

3.1 Introduction

L'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata* L. Nesom) est une espèce herbacée rare des forêts mixtes du sud du Québec et de l'Ontario. En effet, elle est l'espèce de la famille des Astéracées la moins abondante au Canada. Au Québec, 11 occurrences sont répertoriées, dont seulement six d'entre elles comptent des effectifs susceptibles d'assurer la pérennité de l'espèce. Le statut d'espèce en voie de disparition a été attribué à l'aster à rameaux étalés en 1995, suite au rapport de situation fait par le COSEPAC (Sharp *et al.*, 1995). Il fait l'objet d'évaluations et de rapports de situation par le COSEPAC depuis ce temps (COSEPAC, 2002). Au Québec, l'aster à rameaux étalés a été désigné « espèce menacée » en 2005. (Jolicoeur, sous presse).

L'aster à rameaux étalés pousse dans les forêts décidues sèches à humides, à sols bien drainés ou sur des coteaux rocheux. Au Québec, on le trouve généralement dans les forêts dominées par l'érable à sucre (*Acer saccharum*) et le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*), associés au caryer cordiforme (*Carya cordiformis*), à l'ostryer de Virginie (*Ostrya virginiana*), à la pruche du Canada (*Tsuga canadensis*) et au bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) (Sharp *et al.*, 1995; CDPNQ, 2007). L'espèce croit généralement sous couvert forestier clairsemé et l'on trouve souvent des colonies sur des sites ayant subi des perturbations mineures, telles que des chablis, des coupes partielles, l'ouverture d'un sentier pédestre ou d'une route (Sharp *et al.* 1995; Brouillet, 2006).

L'habitat d'une espèce se définit comme étant un milieu où celle-ci trouve les ressources nécessaires afin de répondre aux besoins essentiels à sa survie (Rickleffs et Miller, 2000). Une forêt représente l'habitat de plusieurs espèces car elle est une mosaïque hétérogène de différents milieux (Barkham, 1992; Valverde and Silvertown, 1998). Cette hétérogénéité provient de différents aspects de la structure de la canopée (Crozier et Boerner, 1984; Ashton, 1992; Chen *et al.*, 1993), des

patrons de facteurs environnementaux complexes, tels que la présence de bois mort (Thompson, 1980), le type de litière, le pH du sol et la dénivellation (Mann et Shugart, 1983), la richesse du sol (Crozier et Boerner, 1984) et de la dynamique des perturbations (Valverde et Silvertown, 1998; Ricklefs et Miller, 2000)

Les différentes structures de l'habitat ainsi que les perturbations forment donc des endroits où les conditions environnementales diffèrent de l'ensemble de la forêt. Ces endroits forment des microhabitats spéciaux qui offrent un milieu favorable à l'établissement des espèces qui requièrent ces conditions particulières (Ricklefs et Miller, 2000). Dans plusieurs cas, les spécificités écologiques limitent la répartition des espèces herbacées rares (Hodgson, 1986; Maliakal-Witt *et al.*, 2005). Le microhabitat d'une espèce est l'habitat à l'échelle de l'individu, c'est-à-dire à quels éléments biotiques et abiotiques la présence de l'individu est associée.

Dans le contexte de conservation et d'aménagement d'espèces rares, il est primordial de comprendre leur écologie. Il est donc important d'être capable de prédire les paramètres d'habitat qui sont les plus susceptibles de permettre la survie, la croissance et la reproduction de l'espèce (Wiser *et al.*, 1998; Wolken *et al.*, 2001; Grand et Mello, 2004). Car dans certains cas, la rareté d'une espèce peut être expliquée par les exigences spécifiques de celle-ci pour l'habitat (Hodgson, 1986; Tyre *et al.*, 2002; Maliakla-Witt *et al.*, 2005).

L'étude du microhabitat de l'aster à rameaux étalés permettra d'isoler les facteurs environnementaux qui sont associés à la présence des individus à l'intérieur des populations de l'espèce. Soit les facteurs abiotiques tels que la luminosité, le pH du sol, la dénivellation, l'épaisseur de la litière, la profondeur du sol et ses éléments nutritifs. On présume en général que la probabilité d'occurrence d'une espèce est en corrélation avec la qualité de l'habitat; plus l'habitat est favorable, plus la présence de l'espèce est probable (Davey, 1989).

L'objectif principal de cette étude est de caractériser le microhabitat afin d'isoler les facteurs abiotiques favorables à la présence d'individus de l'espèce. Ainsi, il sera possible de prédire la présence d'individus de l'espèce selon les conditions du milieu. De plus, en associant ces paramètres de l'environnement non seulement à la présence d'individus de l'espèce, mais aussi à des sites où les individus de l'espèce sont absents, il sera possible d'augmenter l'habileté discriminatoire du modèle (Brigham et Shwartz, 2003) et ainsi mieux décrire les besoins spécifiques qui favorisent l'établissement et la croissance de l'aster à rameaux étalés. Il est possible de croire, selon les connaissances sur l'espèce, que la répartition de cette espèce à une petite échelle, sera influencée positivement par la quantité de lumière disponible. Comme *Eurybia* se trouve sur des sols mésiques riches du sud du Québec, il est possible de croire qu'elle pousse plus favorablement sur des sols à pH entre 5 et 6, car ceci change la disponibilité des éléments nutritifs (Brady, 1974). Pour le reste, l'étude tente de voir s'il n'y aurait pas d'autres facteurs qui influencent la présence de l'espèce.

3.2 Méthodologie

3.2.1 Récolte des données

Le plan d'échantillonnage comporte 63 microquadrats « présence » et 63 microquadrats « absence » d'un mètre carré. Les microquadrats « présence » ont été placés là où il y a des plants d'*Eurybia* et les microquadrats « absence » ont été placés à proximité des premiers à l'aide d'une grille aléatoire de directions et de distances. Pour les deux types de microquadrats, les données suivantes ont été récoltées : l'épaisseur de la litière (LF), le degré de la pente, la profondeur du sol, la quantité de lumière transmise (photos hémisphériques analysées avec le logiciel Gap Light Analyser), l'ouverture de la canopée, ainsi que des échantillons de sol pour la détermination du pH et des concentrations des éléments nutritifs.

Dans chaque microquadrat, quatre échantillons de sol ont été récoltés à une profondeur entre 0 et 10cm et combinés en un seul. Ceux-ci ont fait l'objet d'analyses pour mesurer le pH du sol ainsi que la teneur des éléments nutritifs essentiels, soit le phosphore, l'azote et les cations majeurs. Le pH a été mesuré sur sol frais avec un pH-mètre, en utilisant un rapport sol:eau distillée de 1:2 (Conyers et Davey, 1988). Les échantillons de sol ont ensuite été séchés à l'air pour les analyses suivantes. Les cations majeurs, soient le calcium, le potassium, le magnésium et le manganèse ont été extrais à l'aide de la méthode au $BaCl_2$ et dosés au spectrophotomètre à absorption atomique (Mehlich, 1948). Le phosphore assimilable a été extrait selon la méthode Bray II, effectuée à l'aide de fluorure de potassium et d'hydroxyde de chlore (Bray et Kurtz, 1945). Le dosage s'est effectué à l'aide d'un spectrophotomètre standard (John, 1970). Finalement, pour l'azote, les nitrates (NO_3) et l'ammonium (NH_4) ont été extrais avec du chlorure de potassium et dosés par spectrophotométrie à l'aide d'un appareil Tecator Fiastar (Bremner, 1965).

3.2.2 Méthodes statistiques : modèle de distribution

Plusieurs méthodes ou modèles sont utilisés pour décrire l'habitat favorable d'une espèce à l'étude. L'une d'entre elles qui est beaucoup utilisée aujourd'hui est l'analyse de régressions binaires multiples. Ce type d'analyse inclue les modèles généralisés linéaires (GLM). Tous les GLM ont une variable réponse (les données présence-absence), des variables prédictives (données environnementales) et une fonction de lien qui décrit la relation entre les valeurs attendues des variables réponses et les variables prédictives (Brigham et Shwartz, 2003). Les modèles de distribution sont souvent construits à partir de données de présence-absence de l'espèce, modélisées avec des régressions logistiques (Guisan *et al.*, 2002). Les GLM estiment la probabilité de la présence ou de l'abondance de l'espèce en fonction des facteurs écologiques et le modèle peut être utilisé pour trouver de nouveaux sites (Guisan *et al.*, 2002). Le modèle de régressions binaires est utilisé afin de faire ressortir les liens qui existent entre une variable réponse binaire (Présence-Absence) et des variables indépendantes numériques continues (facteurs écologiques). Le modèle mesure l'influence d'une variable indépendante une fois que l'influence des autres variables dans le modèle ait été considérée (Guisan *et al.*, 2002). Construire un modèle avec tous les facteurs écologiques mesurés permet d'analyser le microhabitat de l'espèce sous un angle plus global.

Les résultats du modèle de régressions multiples ont fait ressortir les facteurs environnementaux qui influencent la présence de l'espèce. Ceux-ci ont été mis en fonction de la proportion de présence de l'espèce afin d'illustrer le lien entre les deux. Finalement, des régressions linéaires simples ont été effectuées pour faire ressortir les relations qui existent entre les facteurs environnementaux importants pour la présence de l'espèce, de même qu'entre ces facteurs et les éléments nutritifs du sol.

3.3 Résultats

Le modèle de régressions binaires a été construit avec comme variables explicatives, les facteurs écologiques suivants : l'épaisseur de la litière, la profondeur du sol, le degré de la pente, la lumière totale transmise et les concentrations d'éléments nutritifs. Le pH n'a pas été utilisé dans le modèle car celui-ci est très fortement corrélé avec les éléments nutritifs. De même, la lumière transmise diffuse et l'ouverture de la canopée n'ont pas été utilisées dans le modèle car elles sont très fortement corrélées avec la lumière transmise totale. Les résultats du modèle sont présentés au tableau 3.1. La probabilité associée au test de χ^2 est hautement significative ($p < 0,0001$) et le R^2 associé est de 0,22. Dans ce cas-ci, on peut dire que la présence ou l'absence de l'espèce est expliquée à 22% par les facteurs écologiques évalués.

Le modèle étant significatif, cela indique donc qu'il y a au moins une variable indépendante, sous l'influence des autres, qui explique que les observations se retrouvent soit dans le groupe Présence ou le groupe Absence. Le tableau 3.1 rassemble les résultats pour chaque facteur écologique à l'intérieur du modèle. Deux facteurs sont significatifs ($p < 0,05$), l'épaisseur de la litière et la lumière transmise totale ($p = 0,0006$ et $0,004$ respectivement), ce qui indique qu'ils expliquent une partie de la variation retrouvée dans la variable réponse.

Pour chaque facteur, un rapport des cotes est calculé. Ce rapport est la probabilité qu'un événement se produise divisée par la probabilité qu'il ne se produise pas. Cette cote signifie que la chance d'avoir un $Y = 0$ plutôt qu'un $Y = 1$ augmente (ou diminue) par le facteur indiqué à chaque fois que la variable indépendante augmente d'une unité. Un rapport de 1 correspond à avoir une chance égale que l'observation se retrouve dans les deux groupes pour chaque unité de la variable explicative. Si le rapport est plus petit que 1, par exemple 0,85, ceci indique qu'à chaque fois que la

variable explicative augmente d'une unité, il y a 15% plus de chance que l'observation se retrouve dans le groupe 1 (présence) et vice versa (Duyme et Claustrioux, 2008). Les rapports de cotes (tableau 3.1) pour les facteurs Épaisseur de litière et Lumière transmise totale sont de 0,32 et 0,60, il y a donc 68% et 40% plus de chance que l'observation se retrouve dans le groupe Présence à chaque fois que la variable explicative augmente d'une unité. Tous les autres facteurs ont des cotes près de 1, ce qui indique que les observations ont autant de chances de se retrouver dans l'un ou l'autre des deux groupes.

Pour représenter les résultats de façon visuelle, la figure 3.1 illustre la proportion d'observations qui sont dans le groupe Présence en fonction des facteurs écologiques qui sont significatifs. Les proportions Présence augmentent plus l'épaisseur de la litière (a) ainsi que la lumière transmise totale (b) augmentent.

La figure 3.2 montre les relations entre les facteurs écologiques et les éléments nutritifs du sol. Les graphiques a, b et c illustrent par régression simple la variation du phosphore et de l'azote total (NO_3 et NH_4) en fonction de l'épaisseur de litière. Les différentes relations sont positives, donc plus la litière est épaisse, plus la quantité de ces éléments nutritifs augmente. Ces relations sont significatives ($p \leq 0,0028$ et $p \leq 0,0001$ respectivement), mais les R^2 sont plutôt faibles (0,07 et 0,11 respectivement). Les graphiques d et e illustrent la variation du calcium et du magnésium en fonction de la lumière transmise totale. Les deux relations sont positives et ceci de façon significative ($p \leq 0,0001$ et $p \leq 0,0005$ respectivement), mais les R^2 sont également faibles (0,13 et 0,09 respectivement).

3.4 Discussion

Le modèle de régression logistique (tableau 3.1) montre qu'il y a des facteurs qui influencent significativement la présence de l'aster à rameaux étalés sur le parterre forestier. Toutefois, la plupart des facteurs ne semblent pas l'influencer. En effet, à l'échelle du microhabitat, la profondeur du sol, le degré de la pente et les éléments nutritifs sont des facteurs écologiques qui ne peuvent pas être employés pour la prédiction d'une occurrence, tandis que l'épaisseur de la litière et la quantité de lumière totale transmise semblent être de bons facteurs prédictifs (tableau 3.1).

En ce qui concerne la profondeur du sol, il n'est finalement pas étonnant que ce ne soit pas un bon facteur prédictif car souvent l'appareil racinaire de l'espèce semble être très superficiellement ancré dans le sol. En effet, les rhizomes et mêmes les racines et poils racinaires sont retrouvés dans moins de quatre centimètres de sol et souvent directement sous la litière ou autre matière organique (observations personnelles). Pour ce qui a trait au degré de la pente, l'espèce est retrouvée sur un éventail assez large de dénivellations, soit sur des sites plats (0°) jusque sur des sites dont la pente atteint plus de 30° . Ce résultat, même non significatif, est important à connaître car cela indique que l'espèce peut se retrouver sur un site peu importe la pente; celle-ci n'est donc pas une contrainte.

Pour les éléments nutritifs, les résultats sont surprenants. Il était possible de s'attendre à ce que la présence de l'espèce soit influencée par la richesse du sol. Par contre, aucune différence n'est retrouvée dans la quantité d'éléments nutritifs en fonction du type de quadrat (Présence ou Absence) (tableau 3.2). Malgré l'hétérogénéité du sol forestier en ce qui concerne la quantité d'éléments nutritifs et du pH (Brady, 1974), ceci n'influence pas la présence de l'espèce. L'espèce a une bonne tolérance pour un éventail assez large de conditions de sol typiques des écosystèmes forestiers riches du sud du Québec.

Selon les résultats, la présence de l'aster à rameaux étalés est influencée fortement par l'épaisseur de la litière (tableau 3.2). Étant donné qu'elle est une espèce de sous-bois de forêts feuillues/mixtes, ceci n'est pas étonnant. Comme mentionné plus-haut, les racines de l'espèce se retrouvent souvent juste en dessous de la litière, donc une couche épaisse de matière organique doit aider à protéger celles-ci du gel, mais également doit être une source importante d'éléments nutritifs, notamment de l'azote (Denslow *et al.* 1998). En effet, même si les éléments nutritifs ne sont pas significatifs dans le modèle (tableau 3.2), lorsqu'ils sont analysés en fonction de l'épaisseur de la litière (figure 3.2), les résultats montrent que la litière influence les quantités de phosphore et d'azote de façon positive. La figure 3.1 montre que plus l'épaisseur de litière augmente, plus la probabilité de présence de l'aster à rameaux étalés est importante. Il est à noter que l'épaisseur la plus grande répertoriée est entre 3 et 4 cm. Par contre, l'échantillonnage n'a pas permis d'évaluer si cette quantité est un maximum ou non. Finalement, les graines de l'espèce sont très petites (2,5mm par 0,7mm) et possèdent une aigrette pour la dispersion par le vent. Cet attribut est très efficace pour la dissémination, mais empêche néanmoins la graine d'entrer profondément dans le sol (Brouillet, 2006). Ceci fait que la graine est vulnérable au gel de surface et peut avoir de la difficulté à germer et produire un semis. La quantité de litière qui se dépose après la dissémination des graines (à l'automne) doit également aider à la protection des graines et à l'établissement de semis.

La présence de l'espèce est également influencée par la quantité de lumière totale transmise (tableau 3.2). Ce résultat n'est pas étonnant, car il est connu que l'espèce se trouve souvent dans les trouées. Par contre, c'est la première fois que ceci est montré avec des mesures prises sur le terrain. Ainsi, une ouverture dans la canopée apporte des modifications dans le milieu qui semblent être favorables à l'espèce. En effet, une ouverture de la canopée augmente la température du sol, ce qui augmente le taux de décomposition et par le fait même augmente l'apport en azote (Denslow *et al.* 1998). Lorsque la quantité d'éléments nutritifs est analysée en fonction de la lumière

transmise totale (figure 3.2), les résultats montrent que celle-ci est reliée positivement avec les quantités de calcium et de potassium plutôt qu'à l'azote. Dans un cas où la quantité de la litière est importante, cet apport en lumière et en chaleur doit être d'autant plus important dans l'établissement et le maintien de l'espèce. L'ouverture de la canopée change également la qualité de la lumière en diminuant le rapport de longueurs d'ondes rouges sur infra-rouges. Ces facteurs stimulent la germination pour une grande diversité d'espèces de milieux tempérés (Vasquez-Yanes *et al.*, 1990). Les quantités de lumière transmise totale varient entre 4 et 11 mol m⁻²d⁻¹ (figure 3.1), qui représentent des quantités typiques de lumière atteignant un sous-bois parsemé de trouées. Plus la quantité de lumière transmise totale augmente, plus la probabilité de présence de l'aster à rameaux étalés est importante. La quantité la plus élevée de lumière transmise totale échantillonnée est de 11 mol m⁻²d⁻¹, et cette valeur doit représenter un maximum. Même si aucune valeur plus élevée n'a été récoltée, il est peu probable que l'on retrouve l'espèce sous des quantités de luminosité beaucoup plus élevées. Ceci dû à la nature même de l'espèce, c'est à dire une espèce de sous-bois et non pas de milieux ouverts.

Ces résultats montrent que la présence de l'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*) sur le parterre forestier est influencée surtout par la l'épaisseur de litière et la quantité de lumière, et qu'il y a une interaction entre ces deux facteurs et les éléments nutritifs du sol. En effet, il semble que mis ensembles ces deux facteurs écologiques influencent indirectement et positivement les quantités d'éléments nutritifs disponibles. Ces deux facteurs écologiques contribuent donc conjointement à créer un environnement favorable à la présence de l'espèce, en favorisant probablement sa germination, son établissement et sa croissance, ainsi qu'éventuellement sa reproduction. Les résultats qui ressortent donnent une très bonne idée des endroits potentiels à considérer dans un premier temps pour la conservation de l'espèce, et dans un deuxième temps pour sa réintroduction sur des sites appropriés, ou pour l'augmentation de la taille de populations existantes.

L'étude a servi également à produire des données précises, à la place d'observations de type anecdotique, pour aider à décrire le microhabitat de l'espèce, à prédire les sites favorables à la réintroduction et à l'augmentation de populations, ainsi qu'à fournir une base pour l'élaboration de plans d'aménagement éventuels.

3.5 Références

- ASHTON, P.M.S. 1992. Some measurements of the microclimate within a Sri Lankan tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 59: 217-235.
- BARCKHAM, J. 1992. The effect of coppicing and neglect on the performance of perennial ground flora. *Ecology and Management of coppice woodland*. G.P. Buckley (ed). Pp115-146. Chapman and Hall, London.
- BRADY, N.C. 1974. *The nature and properties of soils*. 8th edition. MacMillan Publishing C., Inc. New York. 639pp.
- BRAY, R.H. et KURTZ, L.T. 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soils Science*, 59: 39-45.
- BREMNER, J. M. 1965. Inorganic forms of nitrogen. *In: Methods of soil analysis: Part 2*, C. A. Black (éditeur), Agronomy Monograph 9, 1179–1237. Madison, WI: American Society of Agronomy.
- BRIGHAM, C.A. et M.W. SHWARTZ. 2003. Population viability in plants: conservation, management, and modeling of rare plants. *Ecological Studies* vol. 165. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York. 362p.
- BRISSON, J. and A. BOUCHARD. 2003. In the past two centuries, human activities have caused major changes in the tree species composition of southern Quebec, Canada. *Ecoscience*, 10: 236-246.
- BROUILLET, L. 2006. *Eurybia*. *Flora of North America*, 20: 365
- CENTRE DE DONNÉES DU PATRIMOINE NATUREL DU QUÉBEC (CDPNQ). 2007. Habitat de l'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*). Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs. 2p.
- CHEN, J., J.F. FRANKLIN et T.A. SPIES. 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge and interior old growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63: 219-237.
- CONYERS, M.K. et B.G. DAVEY. 1988. Observations on some routine methods for soils pH determination. *Soil Science*, 145(1): 29-36.

- COSEPAC, 2002. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur l'aster divariqué (*Eurybia divaricata*) au Canada – Mise à jour. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa. Vi + 25p.
- CROZIER, C.R. et R.E.J. BOERNER. 1984. Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia*, 62: 337-343.
- DAVEY, S.M. 1989. Thoughts towards a forest management strategy. *Australian Forestry*, 52: 56-67.
- DENSLOW, J.S., A.M. ELLISON et R.E. SANFORD. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 86: 597-609.
- DUYME, F. et J.J. CLAUSTRIAUX. 2008. La régression logistique binaire. Gembloux, faculté universitaire des sciences agronomiques, Université de Liège. Pdf disponible sur le site : http://www.fsagx.ac.be/SI/Note2006/regres06_4.pdf. Dernière modification le 4 décembre 2008, Consulté le 12 décembre 2008.
- GRAND J. et M.J. MELLO. 2004. A multi-scale analysis of a species-environment relationships: rare moths in a pitch pine-scrub oak (*Pinus rigida-Quercus ilicifolia*) community. *Biological Conservation*, 119: 495-506.
- GUISAN, A. T.C. EDWARDS et T. HASTIE. 2002. Generalized linear and generalized models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*, 157: 89-100
- HODGSON, J., 1986. Commonness and rarity in plants with special reference to the Sheffield flora. I. The identity, distribution, and habitat characteristics of the common and rare species. *Biological Conservation*, 36 : 199–252.
- JOLICOEUR, G. Sous Presse. Plan de conservation de l'Aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*). Espèce menacée au Québec. Gouvernement du Québec, Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs. Québec. x p. En cours de publication
- JOHN, M.K. 1970. Colorimetric determination of phosphorus in soil and plant materials with ascorbic acid. *Soil Science*, 109(4): 214-220.
- MALIAKAL-WITT, S., E. MENGES, et J. DENSLOW, 2005. Microhabitat distribution of two Florida scrub endemic plants in comparison to their habitat-generalist congeners. *American Journal of Botany*, 92 : 411–421.

- MANN, L.K. et H.H. SHUGART. 1983. Discriminant analysis of some east Tennessee forest herb niches. *Vegetatio*, 52 (2): 77-89.
- MEHLICH, A. 1948. Determination of cation and anion-exchange properties of soils. *Soil Science*. 66 : 429-445.
- RICKLEFS, R.E. et MILLER, G.L. 2000. *Ecology*. Fourth edition. W.H. Freeman and Company. 822p.
- SHARP, M.J., C.J. MANDERSON et W.J. CRINS. 1995. COSEWIC status report on the white wood aster *Eurybia divaricata* in Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa. 33 p.
- THOMPSON, J.N. 1980. Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs. *American Midland Naturalist*, 104: 176-184.
- TYRE A.J., H.P. POSSINGHAM et D.B. LYNDENMAYER. 2002. Matching observed pattern with ecological process : can territory occupancy provide information about life history parameters? *Ecological Applications*, 11: 1722-1738.
- VALVERDE, T. et J. SILVERTOWN. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology*, 86: 545-562.
- VASQUEZ-YANES, C., A. OROZCO-SEGOVIA, E. RINCON, M.E. SANCHEZ-CORONADO, P. HUANTE, J.R. TOLEDO et V.L. BARRADAS. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71: 1952-1958.
- WISER, S.K., R.K. PEET et P.S. WHITE. 1998. Prediction of rare-plant occurrence: a southern Appalachian example. *Ecological Applications*, 8 (4) : 909-920.
- WOLKEN, P.M., C. HULL SIEG et S.E. WILLIAMS. 2001. Quantifying suitable habitat of the threatened western prairie fringed orchid. *Journal of Range Management*, 54 (5): 611-616.

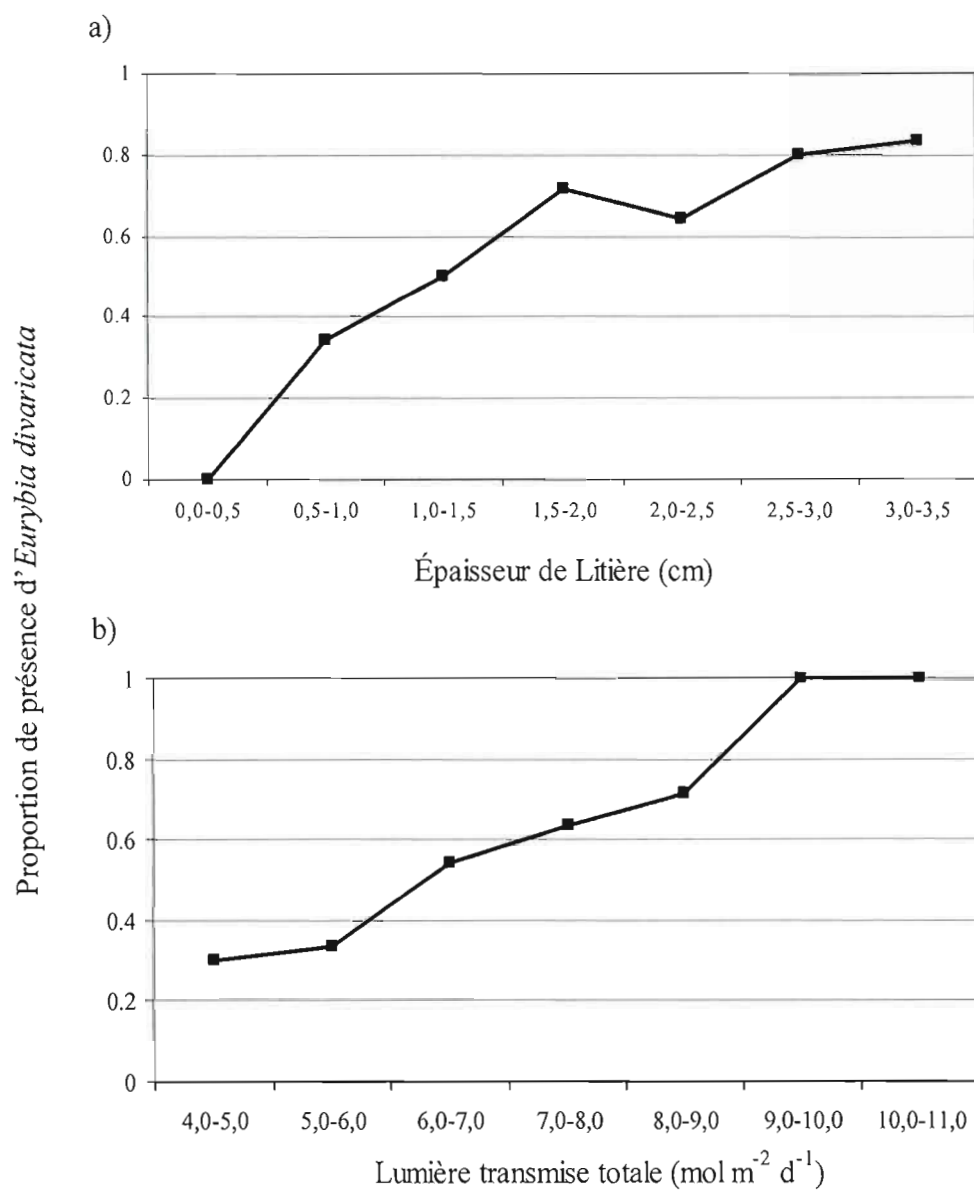


Figure 3.1: Proportion de quadrats avec présence d'*Eurybia divaricata* en fonction de a) l'épaisseur de la litière et b) la lumière transmise totale.

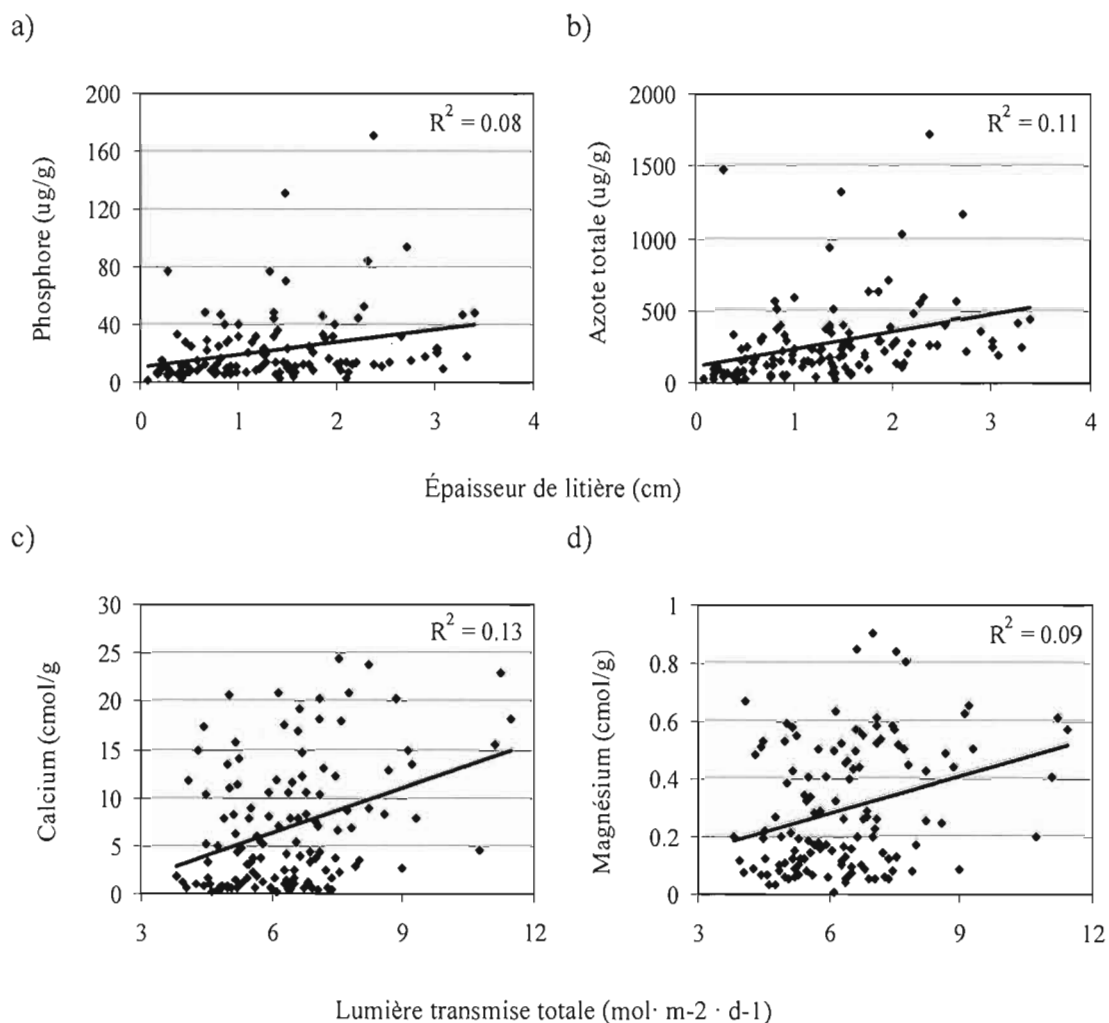


Figure 3.2 : Régressions simples illustrant les relations entre les facteurs écologiques et les éléments nutritifs. Toutes ces relations sont significatives. Les graphiques a et b montrent les relations positives du phosphore ($p \leq 0,0028$) et de l'azote total ($p \leq 0,0001$) en fonction de l'épaisseur de litière. Les graphiques d et e illustrent les relations positives du calcium ($p \leq 0,0001$) et du magnésium ($p \leq 0,0005$) en fonction de la lumière transmise totale.

Tableau 3.1: Résultats du modèle de régression logistique multiple évaluant la présence et l'absence de l'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*) en fonction des facteurs écologiques de microhabitat du parterre forestier. Ceux-ci sont l'épaisseur de la litière, la profondeur du sol, le degré de la pente, la lumière transmise totale et les éléments nutritifs (P, NO₃, NH₄, Ca, K, Mg et Mn). Les valeurs du Chi² et les probabilités associées sont présentées, ainsi que les rapports de cotes. Ceux-ci sont produits selon le log cotes de Absence/Présence.

Régression logistique	R ²	Chi ²	Prob>Chi ²
Modèle	0,2181	38,09	< 0,0001*
Facteurs	Chi ²	Prob>Chi ²	Rapport des cotes
Épaisseur de litière	11,77	0,0006 *	0,3188
Profondeur du sol	0,54	0,4633	1,0081
Degré de la pente	2,51	0,1060	0,9627
Lumière transmise totale	8,29	0,0040 *	0,5980
P	0,59	0,4419	0,9953
NO ₃	0,26	0,6097	1,0001
NH ₄	0,14	0,7112	0,9989
Ca	2,13	0,1441	1,0001
Mg	0,37	0,5457	0,9989
K	0,98	0,3214	1,0002
Mn	3,64	0,0564	1,0067

* désigne un résultat significatif

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'étude de la dynamique des populations et du microhabitat de l'aster à rameaux étalés a permis de recueillir de l'information sur la démographie de l'espèce et sur son habitat au Québec. La démographie des quatre populations étudiées à St-Armand et au Petit Pinnacle montre qu'*Eurybia divaricata* est une espèce typique des sous-bois de l'érablière du sud du Québec. Comme plusieurs autres herbacées forestières, les taux de croissance des populations varient autour de 1,0 et les comportements démographiques de l'espèce changent selon la qualité de l'habitat. En effet, l'étude a montré que les facteurs qui influencent le plus les taux de croissance et les comportements démographiques sont la lumière en sous-bois et le pH du sol. L'étude du microhabitat montre que les sols où l'aster à rameaux étalés se retrouve sont riches et les nutriments ne semblent pas être un facteur limitant pour la croissance. La lumière en sous-bois, associée à une perturbation par trouée de la canopée, est par contre est le facteur le plus déterminant. Elle joue un rôle très important dans la croissance des populations en favorisant l'établissement des semis, la croissance individuelle et la propagation végétative. Les populations qui évoluent sous un couvert forestier ouvert ont une meilleure fécondité, leur taux de croissance, ainsi que la croissance individuelle des plants et la propagation clonale sont plus élevés. Les populations évoluant sous un couvert plutôt fermé ont tendance à avoir peu ou pas de plants matures de grande taille, ce qui contribue à diminuer l'importance de la fécondité, et la survie des plants juvéniles et matures de petite taille est un comportement démographique plus important. La capacité de l'aster à rameaux étalés d'allouer plus de ressources à la survie lorsque les conditions ne sont pas favorables, lui permet de persister dans le paysage dans l'attente de la prochaine ouverture de la canopée.

L'étude du microhabitat a montré que la présence de l'espèce est également influencée par la lumière, mais aussi par l'épaisseur de litière. La litière semble être un couvert favorable à la protection des graines pendant l'hiver, ainsi qu'être un substrat propice à la germination et à l'établissement des semis, et à la propagation des rhizomes. Tous ces facteurs représentent les conditions environnementales qui permettent à l'aster à rameaux étalés de croître à la marge de son aire de répartition. La rareté de l'espèce au Québec, et possiblement en Ontario, pourrait s'expliquer par un régime de perturbation modifié, par la fragmentation ou l'âge des forêts, qui ne permet plus une recolonisation suffisamment fréquente de l'espèce dans le paysage.

L'espèce ne semble pas être en danger en raison de sa rareté, car les populations étudiées montrent une démographie plutôt normale, mais avec une recolonisation probablement peu fréquente dans le paysage. De plus, l'incidence d'occurrence de l'espèce est à mon avis plus importante que ce qui est répertorié. Ceci dû au fait que la plupart des terres de la région sont privées, donc potentiellement plusieurs endroits n'ont pas été inventoriés. Également, lorsque les conditions de lumière ne sont pas favorables, les populations consistent essentiellement de plants qui fleurissent peu ou pas, ce qui rend l'identification de l'espèce plus difficile. Finalement, ce qui menace le plus la viabilité des populations ce sont plutôt les activités humaines. La perte et la destruction d'habitat, les activités d'aménagement non appropriées et le piétinement peuvent engendrer le déclin des populations, et mener à la disparition de l'espèce au Québec. Étant donné que la grande majorité des populations se retrouvent sur des terres privées, la meilleure recommandation possible pour la conservation de l'espèce est de sensibiliser les propriétaires aux enjeux entourant l'aster à rameaux étalés, ainsi que d'encourager les organismes de conservation à promouvoir la conservation de l'habitat de cet aster, et d'autres espèces rares ou menacées, par l'acquisition de terrains ou de servitudes de conservation.

RÉFÉRENCES
(Chapitre I)

- ABRAHAMSON, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. *In* Demography and Evolution in Plant Populations. (Edition O.T. Solbrig), pp. 89-106. Blackwell Scientific publications, Oxford.
- ANGEVIN, 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.
- ARGUS, G.W et K.M. PRYER. 1990. Les plantes vasculaires rares du Canada : notre patrimoine naturel. Musée canadien de la nature. Ottawa. 192p.
- ASHTON, P.M.S. 1992. Some measurements of the microclimate within a Sri Lankan tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 59: 217-235.
- BARKHAM, J.P. 1980. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) I. Clonal growth, seed production, mortality and the effect of density. *Journal of Ecology*, 68:607-633.
- BASKIN, C.C. et J.M. BASKIN. 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany*, 75: 286-305.
- BIERZYCHUDEK, P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*, 52: 335-351.
- BIERZYCHUDEK, P. 1999. Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological Applications*, 9: 1278-1287.
- BREININGER, D.R., V.L. LARSON, B.W. DUNCAN, R.B. SMITH, D.M. ODDY et M.F. GOODCHILD. 1995. Landscape patterns of Florida scrub-jay habitat use and demographic success. *Conservation Biology*, 9: 1442-1453.
- BRIGHAM, C.A. et M.W. SHWARTZ. 2003. Population viability in plants: conservation, management, and modeling of rare plants. *Ecological Studies* vol. 165. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York. 362p.

- BRITTON, N.L. et A. BROWN. 1970. *An Illustrated Flora of the Northern United States and Canada*. Volume III: Gentianaceae to Compositae. Second edition. Dover Publications inc. New York. 637p.
- BROUILLET, L. 2006. *Eurybia*. *Flora of North America*, 20: 365
- BROWN, A.H.F. et L. OOSTERHUIS. 1981. The role of buried seed in coppicewoods. *Biological Conservation*, 21: 19-38.
- CASWELL, H. 2001. *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation*. Second Edition. Sinauer Associates Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts. 328p.
- CENTRE DE DONNÉES DU PATRIMOINE NATUREL DU QUÉBEC (CDPNQ). 2007. Habitat de l'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*). Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs. 2p.
- CENTRE DE DONNÉES SUR LE PATRIMOINE NATUREL DU QUÉBEC (CDPNQ). 2008. Les plantes vasculaires menacées ou vulnérables du Québec. 3e édition. Québec, gouvernement du Québec, ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs, 180 p.
- CHARLESWORTH, B. 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press. Cambridge, England. 306p.
- CHARRON, D. et D. GAGNON. 1991. The demography of northern populations of *Panax quinquefolium* (American ginseng). *Journal of Ecology*, 79: 431-445
- CHEN, J., J.F. FRANKLIN et T.A. SPIES. 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge and interior old growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63: 219-237.
- CIPOLLINI, M., D. WHIGHAM et J. O'NEIL. 1993. Population growth, structure, and seed dispersal in the understory herb *Cynoglossum virginianum*: a population and patch dynamics model. *Plant Species Biology*, 8: 117-129.
- COLE, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology*, 19: 103-137.

- 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.
- CROZIER, C.R. et R.E.J. BOERNER. 1984. Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia*, 62: 337-343.
- DAVEY, S.M. 1989. Thoughts towards a forest management strategy. *Australian Forestry*, 52: 56-67.
- DAWS, M.I., D.F.R.P. BURSLEM, L.M. CRABTREE, P. KIRKMAN, C.E. MULLINS et J.W. DALLING. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, 16: 258-267.
- DENSLOW, J.S., A.M. ELLISON et R.E. SANFORD. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 86: 597-609.
- FENNER, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. London. 151p.
- FIEDLER, P.L. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus* Pursh: Liliaceae). *Journal of Ecology*, 75:977-995.
- FRÖBORG, H. et O. ERIKSSON. 2003. Predispersal seed predation and population dynamics in the perennial understorey herb *Actaea spicata*. *Canadian Journal of Botany*, 81: 1058-1069.
- GALFORD, J.R. 1987. Feeding habits of the weevil *Barypeithes pellucidus* (Coleoptera : Curculionidae). *Entomological News*, 98: 163-164.
- GIBLIN, D.E. et C.W. HAMILTON. 1999. The relationship of reproductive biology to the rarity of endemic *Aster curtus* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany*, 77: 140-149.
- GOUVERNEMENT DU CANADA. 2002a. Conseil sur les espèces en péril au Canada. <http://www.cosepac.gc.ca>. Date de publication : 2002-01-21, dernière mise à jour: 2004-12-23. URL de cette page: http://www.cosepac.gc.ca/fra/sct6/sct6_1_f.cfm. Visité en Novembre 2007.
- GOUVERNEMENT DU CANADA. 2002b. Chapitre 29: Loi sur les espèces en péril. *Gazette du Canada, Partie III*. Vol. 25, n° 3. Imprimeur de la Reine pour le Canada. Ottawa, 2002. Disponible sur <http://www.registrelep.gc.ca>

- GOUVERNEMENT DU CANADA. 2003. Environnement Canada. Espèces en péril, Accord pour la protection des espèces en péril. <http://www.speciestrisk.gc.ca>. Dernière mise à jour: 2003-06-04. URL de cette page: http://www.speciestrisk.gc.ca/recovery/accord_f.cfm. Visité en Décembre 2007.
- GOUVERNEMENT DU CANADA. 2007. La loi sur les espèces en péril, registre public. <http://www.registrellep.gc.ca>. Dernière mise à jour: 2007-12-04. URL de cette page : http://www.registrellep.gc.ca/the_act/HTML/Guide_f.cfm. Visité en Décembre 2007.
- GOUVERNEMENT DU QUÉBEC. 1989. Chapitre E-12.01. Loi sur les espèces menacées ou vulnérables. Partie 2. Vol 121, n° 32. Éditeur officiel du Québec. Québec. Disponible sur <http://www2.publicationsduquebec.gouv.qc.ca> (version non officielle)
- GOUVERNEMENT DU QUÉBEC. 2005. Aster à rameaux étalés. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs et le ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Création du site : 2002. Dernière mise à jour : Mars 2010. URL de cette page : <http://www.mddep.gouv.qc.ca/biodiversite/especes/aster-rameaux/index.htm>. Visité en Avril 2010.
- GOUVERNEMENT DU QUÉBEC. 2007. Centre de Données sur le Patrimoine Naturel du Québec. <http://www.cdpnq.gouv.qc.ca>. Dernière mise à jour: 2007-06-13. URL de cette page: <http://www.cdpnq.gouv.qc.ca/mission.htm>. Visité en Novembre 2007.
- GRAND J. et M.J. MELLO. 2004. A multi-scale analysis of a species-environment relationships: rare moths in a pitch pine-scrub oak (*Pinus rigida-Quercus ilicifolia*) community. *Biological Conservation*, 119: 495-506.
- GROUPE DE TRAVAIL SUR LES ÉCORÉGIONS DU COMITÉ CANADIEN DE CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DU TERRITOIRE. 1989. Régions écoclimatiques du Canada. Série de la classification écologique du territoire, n° 23. Direction du développement durable, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Ottawa (Ontario). 118p. + carte.
- GRUMBINE, R.E. 1994. What is ecosystem management? *Conservation Biology*, 8: 27-38.
- HANSKI, I. 1994. Patch occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 131-134.

- HARPER, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press Inc. London. 892p.
- HENRY, C. 2001. Biologie des populations animales et végétales. Édition Dunod. Paris. 709p.
- HEPPELL, S., C. PFISTER et H. De KROON. 2000. Elasticity analysis in population biology: methods and applications. *Ecology*, 81: 605-606.
- HORVITZ, C.C. et D.W. SCHEMSKE. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb : a model of population and patch dynamics. *In* Frugivores and seed dispersal (eds A. Estrada and T. Flemming) pp. 169-186. Junk Publishers, The Hague.
- HUGHES, J.W., T.J. FAHEY et F.H. BORMANN. 1988. Population persistence and reproductive ecology of a forest herb: *Aster acuminatus*. *American Journal of Botany*, 75: 1057-1064.
- INGHE, O. et C.O. TAMM, 1985. Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943-1981. *Oikos*, 45: 400-420.
- JOLICOEUR, G. Sous Presse. Plan de conservation de l'Aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*). Espèce menacée au Québec. Gouvernement du Québec, Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs. Québec. x p. En cours de publication
- KALISZ, S. et M.A. McPEEK. 1992. Demography of an age-structured annual: resampled projection matrices, elasticity analyses, and seed banks effects. *Ecology*, 73: 1082-1093.
- KAWANO, S. 1985. Life history characteristics of temperate woodland plants in Japan. *In* The Population Structure of Vegetation. (Edition J. White), pp. 515-549. Dr. W. Junk, Dordrecht, Netherlands.
- KAWANO, S., T. TAKADA, S. NAKAYAMA and A. HIRATSUKA. 1987. Demographic differentiation and life-history evolution in temperate woodland plants. *In* Differentiation Patterns in Higher Plants. (Edition M. Urbanska), pp. 152-181. Academic Press, London.

- KEMP, J.F. et C.R. LACROIX. 2004. Estimation of seed bank and seed viability of the Gulf of St. Lawrence Aster, *Symphotrichum laurentianum*, (Fernald) Nesom. The Canadian Field-Naturalist, 118: 105-110.
- LANDERBERGER, R.E. et J.B. MCGRAW. 2004. Seed-bank characteristics in mixed-mesophytic forest clearcuts and edges: Does "edge effect" extend to the seed-bank? Canadian Journal of Botany, 82: 992-1000.
- LEFKOVITCH, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics, 21: 1-18.
- LEHTILÄ, K., K. SYRJÄNEN, R. LEIMU, M.B. GARCIA et J. EHRLÉN. 2006. Habitat change and demography of *Primula veris*: Identification of management targets. Conservation Biology, 20: 833-843.
- LENNON, J.J., R.G. TURNER et D. CONNELL. 1997. A metapopulation model of species boundaries. Oikos, 78: 486-502.
- LES, D.H., J.A. REINARTZ et E.J. ESSELMAN. 1991. Genetic consequences of rarity in *Aster furcatus* (Asteraceae), a threatened, self-incompatible plant. Evolution, 45: 1641-1650.
- LESLIE, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika, 33: 183-212.
- MANDERS, P.T. 1987. A transition matrix model of the population dynamics of the Clanwilliam cedar (*Widdringtonia cedarbergensis*) in natural stands subject to fire. Forest Ecology and Management, 20: 171-186.
- MANLY, B.F.J. 1990. Stage-Structured populations: Sampling, analysis and simulation. Population and Community Biology Series. Chapman and Hall Ltd. New York. 187p.
- MANN, L.K. et H.H. SHUGART. 1983. Discriminant analysis of some east Tennessee forest herb niches. Vegetatio, 52: 77-89.
- MCGRAW, J.B. et M.A. FUREDI. 2005. Deer browsing and population viability of a forest understory plant. Science, 37: 920-922.
- MEAGHER T.R. et J. ANTONOVICS, 1982. The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family: life history studies. Ecology, 63: 1690-1700.

- MENGES, E.S. 1986. Predicting the future of rare plant population: demographic monitoring and modeling. *Natural Areas Journal*, 6: 13-25.
- MENGES, E.S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology*, 4: 52-62.
- MORLEY, T. 1982. Flowering frequency and the vegetative reproduction in *Erythronium albidum* and *E. propullans*, and related observations. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 109: 169-176.
- NANTEL, P. et D. GAGNON. 1999. Variability in the dynamics of northern peripheral versus southern populations of two clonal species, *Helianthus divaricatus* and *Rhus aromatica*. *Journal of Ecology*, 87: 748-760.
- NAULT, A. et D. GAGNON. 1993. Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. *Journal of Ecology*, 81:101-119.
- NESOM, G.L. 1994. Review of the taxonomy of *Aster* sensu lato (Asteraceae: Astereae), emphasizing the New World species. *Phytologia* 77:141-297.
- NEWCOMB, L. 1983. Guide des fleurs sauvages du Québec et de l'Est de l'Amérique du Nord: système d'identification rapide des fleurs sauvages, arbrisseaux à fleurs et plantes grimpantes des régions du Nord-Est et Nord-Centre de l'Amérique du Nord. Éditions Broquet Inc. Ottawa. 495p.
- NUMATA, M., K. HAYASHI, T. KOMURA et K. OKI. 1964. Ecological studies on the buried-seed population in the soil as related to plant succession. 1. *Japanese Journal of Ecology*, 14: 207-215.
- OHARA, M., H. TOMIMATSU, T. TAKADA et S. KAWANO. 2006. Importance of life history studies for conservation of fragmented populations: A case of the understory herb, *Trillium camschatcense*. *Plant Species Biology*, 21: 1-12.
- OLMSTEAD, N.W., et J.D. CURTIS. 1947. Seeds of the forest floor. *Ecology*, 28: 49-52.
- PETROV, V.V. et Y.E. BELYAEVA. 1981. Store of plant seeds in soil under forest canopy. *Lesovedenie*, pp. 19-38.
- PITELKA, L.F., S.B. HANSEN et J.W. ASHMUN. 1985. Population biology of *Clintonia borealis*. I. Ramet and patch dynamics. *Journal of Ecology*, 73: 169-183.

- PIROZNIKOW, E. 1983. Seed bank in the soil of stabilized ecosystem of a deciduous forest (*Tilio-Carpinetum*) in the Bialowieza National Park. *Ecologia Polska*, 31: 145-172.
- RICKLEFS, R.E. et G.L. MILLER, 2000. *Ecology*. Fourth edition. W.H. Freeman and Company. 822p.
- ROONEY, T.P. et W.J. DRESS. 1997. Species loss over sixty-six years in the ground layer vegetation of Hearth's Content, an old-growth forest in Pennsylvania, USA. *Natural Areas Journal*, 17: 297-305.
- ROONEY, T.P. 2001. Impacts of white-tailed deer to forest ecosystems: A North American perspective. *Forestry*, 74: 201-208.
- ROONEY, T.P. et K. GROSS. 2003. A demographic study of deer browsing impacts on *Trillium grandiflorum*. *Plant Ecology*, 168:267-277.
- SEMPLE, J.C., S.B. HEARD et C.S. XIANG. 1996. The Asters of Ontario (Compositae: Astereae). University of Waterloo, Biology Series No. 38: 1-94.
- SHARP, M.J., C.J. MANDERSON et W.J. CRINS. 1995. COSEWIC status report on the white wood aster *Eurybia divaricata* in Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa. 33 p.
- SILVERTOWN, J., M. FRANCO et E. MENGES. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, 10: 591-597.
- TARDIF, B., G. LAVOIE et Y. LACHANCE. 2005. *Atlas de la biodiversité du Québec*. Les espèces menacées ou vulnérables. Gouvernement du Québec, ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du développement durable, du patrimoine écologique et des parcs. Québec. 60p.
- THOMPSON, J.N. 1980. Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs. *American Midland Naturalist*, 104: 176-184.
- THOMPSON, K. 1987. Seeds and seed banks. *New Phytologist*, 106 Supplement: 23-34.
- THOMPSON, M. J. 2002. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur l'aster divariqué (*Eurybia divaricata*) au Canada – Mise à jour. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa. Vi + 25 p.

- TYRE A.J., H.P. POSSINGHAM et D.B. LYNDENMAYER. 2002. Matching observed pattern with ecological process: can territory occupancy provide information about life history parameters? *Ecological Applications*, 11: 1722-1738.
- VALVERDE, T. et J. SILVERTOWN. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology*, 86: 545-562.
- VANDERMEER, J. 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia*, 32: 79-84.
- Van GROENENDAEL, J., H. DE KROON et H. CASWELL. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 264-269.
- Van HORNE, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, 47: 893-901.
- VASQUEZ-YANES, C., A. OROZCO-SEGOVIA, E. RINCON, M.E. SANCHEZ-CORONADO, P. HUANTE, J.R. TOLEDO et V.L. BARRADAS. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71: 1952-1958.
- WERNER, P.A. et H. CASWELL. 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology*, 58: 1103-1111.
- WILD, M. et D. GAGNON. 2005. Does lack of available suitable habitat explain the patchy distribution of rare calcicole fern species? *Ecography*, 28: 191-196.
- WILLIAMS, C.E., E.V. MOSBACHER et W.J. MORIARTY. 2000. Use of turtlehead (*Chelone glabra* L.) and other herbaceous plants to assess intensity of white-tailed deer browsing on Allegheny Plateau riparian forests, USA. *Biological Conservation*, 92: 207-215.
- WISER, S.K., R.K. PEET et P.S. WHITE. 1998. Prediction of rare-plant occurrence: a southern Appalachian example. *Ecological Applications*, 8: 909-920.
- WOLKEN, P.M., C. HULL SIEG et S.E. WILLIAMS. 2001. Quantifying suitable habitat of the threatened western prairie fringed orchid. *Journal of Range Management*, 54: 611-616.

ANNEXE 1

PRODUCTION DE GRAINES

Afin de calculer la fertilité des classes d'individus, il est important de connaître le nombre moyen de graines produit par capitule. Ensuite, il est possible de calculer le nombre de graines produites par classe de taille, selon le nombre de capitules par plant. Finalement, pour intégrer la fertilité de chaque classe de taille dans les matrices de transition, les semis retrouvés dans la population à l'année suivante sont distribués au prorata du nombre de graines produites par classe de taille de l'année précédente.

Pour estimer la production de graines par capitule, 50 capitules ont été évalués. Les capitules ont été récoltés sur le terrain de façon aléatoire dans les populations dont la production de fleurs est importante. Ceci afin d'affecter le moins possible le potentiel de reproduction naturelle des populations. Un permis scientifique a été demandé pour la récolte de ces capitules en raison des règlements assujettis à la *Loi sur les espèces en péril* interdisant la récolte ou la destruction de la plante entière ou en partie. Le nombre de graines de tous les capitules a été dénombré à la loupe binoculaire. Elles ont été classées selon leur état, soient matures-viables, avortées ou prédatées. Une partie des graines matures-viables a été utilisée pour les tests de germination *in situ* (voir annexe 2).

Le nombre total moyen de graines par capitule est de 33,3 graines, comprenant les trois états différents. Le capitule le plus gros contenait 46 graines et le plus petit 21. De cette quantité totale moyenne, 74,9% sont des graines matures-viables, 16,8% sont avortées, et 8,3% sont prédatées par des insectes. Ceci représente donc, 24,94 graines viables produites par capitule, 5,58 graines avortées et 2,78 prédatées.

ANNEXE 2

TEST DE GERMINATION *IN SITU*

Les tests de germination *in situ* ont été effectués afin de connaître le potentiel de germination des graines dans l'habitat essentiel de l'espèce. Premièrement, afin de s'assurer qu'aucune graine en dormance ne soit présente à l'endroit destiné au test, un volume approximatif de sol 2000 cm³ a été récolté (400 cm² x 5 cm de profondeur) pour chacun des quatre sites de populations étudiées. Ces volumes de sol recueillis ont été placés dans une autoclave à 100°C pour une période de 2 heures et remis sur place. Deux cent graines matures ont été semées, soit cinquante par site (population), à environ un centimètre de profondeur sous un dispositif anti-prédation (cage à mailles de 1 cm). Cette expérience a été effectuée à la fin de l'automne afin de s'assurer que la dissémination naturelle des graines d'aster à rameaux étalés soit terminée. L'expérience a été répétée aux années 2007 et 2008.

Aux printemps de 2008 et 2009, les semis ont été dénombrés. En 2008, quatre semis ont été repérés sous les dispositifs, tandis qu'en 2009, un total de deux semis ont été dénombrés. Ces résultats indiquent que le taux de germination des graines d'aster à rameaux étalés est d'environ 1,5%.

ANNEXE 3

BANQUE DE GRAINES

Dans le but de produire une description de la dynamique des populations de l'aster à rameaux étalés qui soit la plus réelle possible, il est nécessaire de connaître les différents stades de croissance de l'espèce. Ce volet expérimental a été effectué pour savoir si l'aster à rameaux étalés forme une banque de graines persistante dans le sol.

La récolte des échantillons de sol a été pratiquée avant la dissémination des graines de l'année en cours (juin 2007), afin de vérifier s'il y avait présence de graines viables n'ayant pas germées au printemps de cette année (banque de graines persistante). Cinq échantillons de sol d'environ 500 cm³ ont été récoltés dans chaque population étudiée pour un total de 20 échantillons. L'emplacement de la récolte de ces échantillons a été choisi de façon aléatoire à l'intérieur des populations. Tous les échantillons de sol ont ensuite été placés au réfrigérateur à 4°C pour une période d'environ quatre mois. Ceux-ci ont été mis en culture dans des pots à l'extérieur en conditions ombragées au printemps suivant (mai 2008). Afin d'assurer une croissance optimale des semis qui sont apparus, les pots ont été arrosés au besoin.

Les dispositifs ont été visités tous les jours pendant la saison de croissance (mai à septembre 2008) et les semis émergeant ont tous été identifiés. Différentes espèces ont été retrouvées. Par contre aucun semis d'aster à rameaux étalé n'a été produit (voir liste des espèces, tableau A3.1). Ceci semble indiquer que l'aster à rameaux étalés ne forme pas de banque de graines persistante. Pour l'analyse de la dynamique des populations, il n'a donc pas été nécessaire d'ajouter une classe pour les graines de la banque de graines.

Tableau A.3.1: Liste des espèces dans la banque de graines retrouvées dans le sol à proximité des quatre populations d'aster à rameaux étalés en Montérégie (St-Armand et Frelishburg). Les semis ont été identifiés à l'espèce lorsque possible, sinon au genre. La liste comprend tous les échantillons de sol confondus.

<i>Betula</i> sp	<i>Panicum</i> sp
<i>Carex plantaginea</i>	<i>Pilea pumila</i>
<i>Chenopodium album</i>	<i>Plantago major</i>
<i>Dalibarda repens</i>	<i>Poa</i> sp
<i>Epilobium glandulosum</i>	<i>Rubus idaeus</i>
<i>Fragaria virginiana</i>	<i>Silene cucubalus</i>
<i>Galium</i> sp	<i>Solidago graminifolia</i>
<i>Geranium robertianum</i>	<i>Tilia americana</i>
<i>Juncus</i> sp	<i>Urtica dioica</i>
<i>Lobelia inflata</i>	<i>Verbascum thapsus</i>
<i>Oxalis stricta</i>	<i>Viola</i> sp

ANNEXE 4

DYNAMIQUE DES POPULATIONS

A.4.1 : Structure des populations

Les structures des populations sont présentées à la figure A4,1. Le nombre d'individus au début de l'étude était de 327, 154, 314 et 175 pour chaque population et le nombre d'individus lors du dernier relevé était de 521, 195, 318 et 202. Il y a une importante augmentation du nombre de l'effectif pour la population 1 (38%). Les populations 2 et 4 augmentent légèrement (21% et 13%), tandis que la population 3 est plutôt stable (baisse de l'effectif de 2%). En général, les populations montrent une tendance semblable de la distribution des individus dans les classes de tailles. Soit un nombre faible d'individus dans les classes semis et rosette (1 et 2), ainsi que dans les classes 5, 6 et 7, et un nombre plus importants d'individus dans les classes intermédiaires 3 et 4. Ce type de structure est fidèle à la structure habituelle d'une herbacée forestière.

La population 1 diffère des autres quand à la structure de la population et à l'augmentation de son effectif. Les individus sont répartis plus uniformément dans à travers les classes de taille. Ceci indique qu'il y a un nombre non négligeable d'individus matures et matures de grande taille (classes 5 et 6). Ces individus ont un impact favorable sur la fécondité de la population. Celle-ci a un nombre important de semis par année (entre 18, 39 et 23 semis). Cette population montre aussi une augmentation marquée dans le nombre d'individus de classe 3 à l'année 2009 et une certaine diminution des individus de classes 4, 5 et 6. Ceci est dû à l'importance du broutage par le cerf de Virginie qui est en augmentation (voir

annexe 5, tableau A5.1 pour plus de détails). La population 2 montre la même tendance structurelle que la population 1, par contre elle possède beaucoup moins d'individus. Les populations 3 et 4 ont des structures semblables, cependant, les tendances sont plus prononcées dans la population 3. Elles ont un grand nombre d'individus dans les classes de taille juvéniles et matures de petite taille (classes 3 et 4). Elles n'ont aucun individu mature de grande taille (classe 6) et très peu de matures (classe 5), de rosettes (classe 2) et de semis. Ces populations, et surtout la population 3, ont une plus grande proportion d'individus en dormance.

A.4.2 : Matrices de transition et d'élasticité

Les matrices de transition et d'élasticité pour chaque population sont présentées aux tableaux A4. Pour la population 1 (tableau A4.1), dans les matrices d'élasticité, on remarque que la majorité des transitions ont une importance très semblable, sauf la transition classe 3 – classe 3 dans la matrice 2008-2009. Cette valeur (0,173) représente la grande augmentation d'individus de classe 3 dans la structure de population à l'année 2009 (figure A4.1). Les contributions des classes de tailles 5 et 6 à la reproduction (première ligne) diminuent également entre les années 2007-2008 et 2008-2009. Ces deux phénomènes contribuent à faire diminuer le taux de croissance de la deuxième transition à 1,13 en comparaison à la première transition (1,39) (tableau A4.1). Pour la population 2 (tableau A4.2), les transitions les plus importantes à l'année de transition 2007-2008 sont les transitions classe 3 – classe 3 et classe 4 – classe 3 (0,25 et 0,17). À l'année de transition 2008-2009, celle qui a le plus d'importance est la transition classe 2 – classe 2 (0,15). On remarque également que les classes 4 et 5 contribuent à la reproduction seulement à la deuxième année de transition. Pour la population 3 (tableau A4.3), les transitions qui ont le plus d'importance sont les transitions

classe 3 – classe 3 suivi de la transition classe 4 – classe 4 et ce pour les deux années (0,39 et 0,16 en 2007-08; 0,34 et 0,19 en 2008-09). Pour ce qui est de la population 4 (tableau A4.4), la transition la plus importante est classe 3 – classe 3 pour les deux années avec des valeurs de 0,43 et 0,42 respectivement. Pour ces deux dernières populations, ces transitions ont environ deux fois plus de poids dans le calcul du taux de croissance que pour les populations 1 et 2 et cela contribue à ce que leurs taux de croissance soient inférieurs à 1.

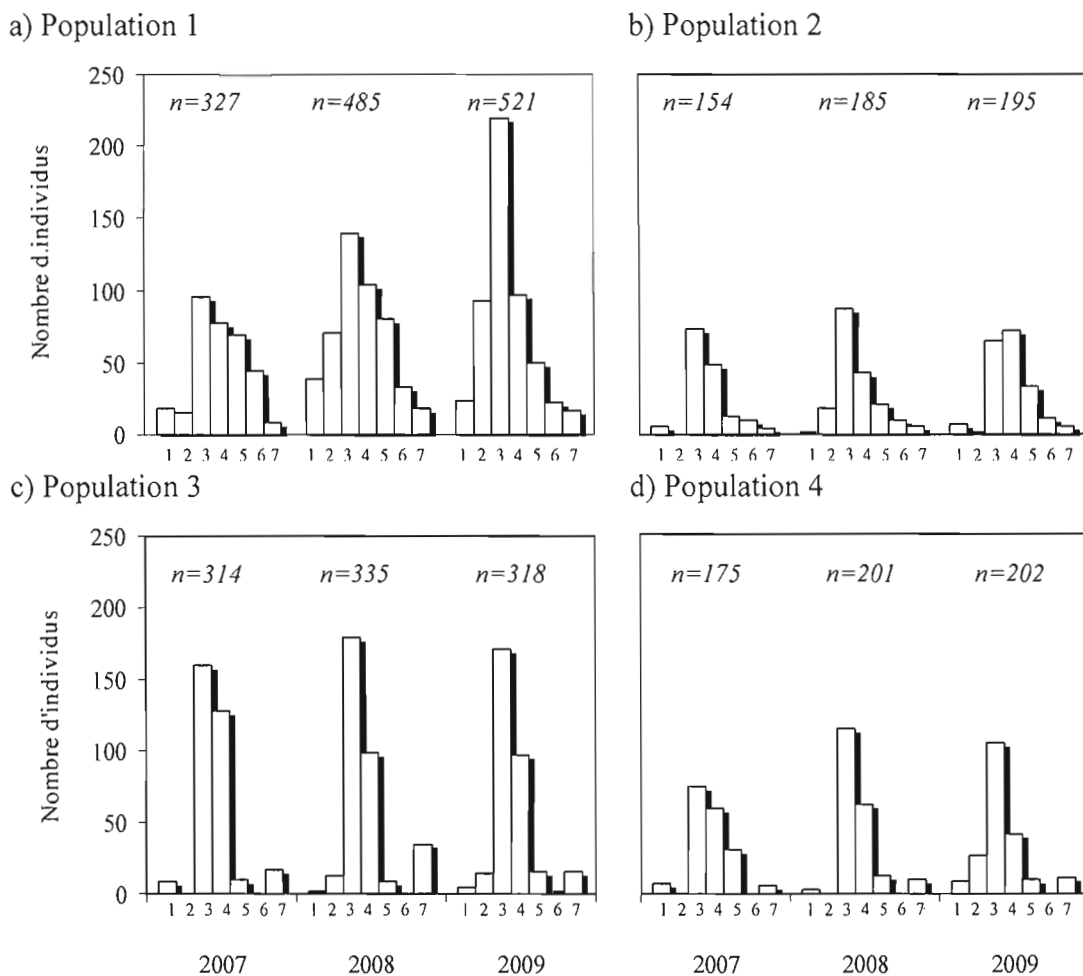


Figure A.4.1 : Structure des quatre populations d'*Eurybia divaricata* échantillonnées de 2007 à 2009, à St-Armand (Populations 1 et 2) et au Petit Pinnacle (Populations 3 et 4). Les graphiques montrent le nombre d'individus dans chacune des classes de taille pour les trois années. Les classes de taille sont 1 : Semis; 2 : Rosettes; 3 : Juvéniles; 4 : Petits matures; 5 : matures; 6 : matures de très grande taille; et 7 : plants en dormance.

Tableau A.4.1: Matrices de transition et d'élasticité pour la population 1 d'*Eurybia divaricata*, localisée à St-Armand. Matrices des deux transitions échantillonnées (2007-08 et 2008-09), les taux de croissance (λ) et le nombre d'individus/ramets retrouvés dans chaque classe de taille en 2007 et en 2008; le deuxième chiffre (après le +) dans les cases des matrices de transition représente la probabilité associée à la propagation végétative. Les classes de taille sont I : Semis; II : Rosettes; III : Juvéniles; IV : Matures de petite taille; V : Matures; VI : Matures de grande taille et VII : Plants en dormance.

		Matrice de transition							Matrice d'élasticité							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	I	II	III	IV	V	VI	VII	
P1, 2007-2008, ($\lambda = 1.389$)																
<i>n</i>	18	15	95	78	69	44	8		-	-	-	0,005	0,020	0,016	-	
I	-	-	-	0,04	0,19	0,41	-		-	-	-	0,042	0,016	0,015	0,007	
II	0,65	0 + 0,13	0,16 + 0,05	0,12 + 0,08	0,03 + 0,06	0,09 + 0,13	0,25		0,033	0,017	0,058	0,042	0,016	0,015	0,007	
III	0,29	0,07 + 0,34	0,26 + 0,10	0,23 + 0,12	0,32 + 0,23	0,36 + 0,16	0,42		0,008	0,032	0,059	0,042	0,057	0,020	0,007	
IV	-	0,27 + 0,17	0,22 + 0,02	0,31 + 0,09	0,26 + 0,06	0,14 + 0,20	-		-	0,045	0,050	0,064	0,044	0,017	-	
V	-	0,47 + 0,10	0,13	0,23 + 0,07	0,25 + 0,05	0,20 + 0,10	-		-	0,064	0,029	0,052	0,044	0,017	-	
VI	-	0,2	0,05	0,06	0,12	0,18 + 0,07	-		-	0,031	0,017	0,015	0,024	0,019	-	
VII	-	-	0,15	0,03	0,01	0,02	-		-	-	0,011	0,001	0,001	0,001	-	
P1, 2008-2009 ($\lambda = 1,130$)																
<i>n</i>	39	71	140	104	80	33	18		-	-	-	0,004	0,007	0,006	-	
I	-	-	-	0,04	0,13	0,27	-		-	-	-	0,026	0,010	0,005	0,015	
II	0,32	0,22 + 0,04	0,21 + 0,04	0,13 + 0,04	0,08 + 0,04	0,03 + 0,12	0,43		0,007	0,048	0,096	0,026	0,010	0,005	0,015	
III	0,55	0,44 + 0,06	0,45 + 0,03	0,46 + 0,07	0,43 + 0,11	0,24 + 0,06	0,50		0,007	0,084	0,173	0,077	0,041	0,010	0,016	
IV	0,14	0,20 + 0,03	0,14 + 0,01	0,22 + 0,04	0,24 + 0,04	0,27 + 0,03	-		0,002	0,043	0,060	0,042	0,023	0,010	-	
V	-	0,08	0,11	0,11	0,15	0,21 + 0,03	-		-	0,016	0,046	0,020	0,014	0,009	-	
VI	-	0,06	0,02	0,03	0,08	0,21	0,07		-	0,015	0,008	0,006	0,009	0,009	0,003	
VII	-	-	0,08	0,04	0,03	0,03	-		-	-	0,026	0,005	0,002	0,001	-	

Tableau A.4.2: Matrices de transition et d'élasticité pour la population 2 d'*Eurybia divaricata*, localisée à St-Armand. Matrices des deux transitions échantillonnées (2007-08 et 2008-09), les taux de croissance (λ) et le nombre d'individus/ramets retrouvés dans chaque classe de taille en 2007 et en 2008; le deuxième chiffre (après le +) dans les cases des matrices de transition représente la probabilité associée à la propagation végétative. Les classes de taille sont I : Semis; II : Rosettes; III : Juvéniles; IV : Matures de petite taille; V : Matures; VI : Matures de grande taille et VII : Plants en dormance.

		Matrice de transition							Matrice d'élasticité							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	I	II	III	IV	V	VI	VII	
P2, 2007-2008, ($\lambda = 1,059$)																
<i>n</i>	6	0		73	48	13	10	4								
I	-	-	-	-	-	-	0,10	-	-	-	-	-	-	0,003	-	-
II	-	-	0,10 + 0,04	0,02 + 0,11	0 + 0,08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
III	0,67	-	0,48 + 0,10	0,56 + 0,14	0,15	0 + 0,14	-	0,40	0,003	-	0,249	0,171	0,019	0,006	0,011	
IV	-	-	0,25 + 0,01	0,21 + 0,02	0,46 + 0,08	0,20 + 0,10	0,40	-	-	-	0,131	0,064	0,076	0,014	0,013	
V	-	-	0,08	0,13	0,38	0,40	-	-	-	-	0,041	0,035	0,054	0,019	-	
VI	-	-	0,03	0,06	-	0,40	-	-	-	-	0,018	0,023	-	0,025	-	
VII	0,17	-	0,05	0,02	-	-	-	-	0,001	-	0,019	0,004	-	-	-	
P2, 2008-2009 ($\lambda = 1,039$)																
<i>n</i>	1	18		87	43	21	9	6								
I	-	-	-	0,02	0,19	0,44	-	-	-	-	-	0,003	0,005	0,006	-	-
II	1,00	0,44	0,40	0,14	0,29	0,11	0,50	-	0,014	0,146	0,103	0,021	0,007	0,002	0,049	-
III	-	0,22	0,38 + 0,01	0,49 + 0,02	0,29 + 0,05	0,22 + 0,22	-	-	-	0,077	0,105	0,082	0,009	0,007	-	-
IV	-	0,11	0,10	0,26 + 0,07	0,29 + 0,14	0,22	0,33	-	-	0,044	0,032	0,060	0,013	0,004	0,039	-
V	-	-	-	0,09	0,14	0,44 + 0,11	-	-	-	-	-	0,021	0,005	0,012	-	-
VI	-	-	0,06	-	-	-	-	-	-	-	0,030	-	-	-	-	-
VII	-	0,22	0,03	0,02	-	-	-	0,17	-	0,076	0,009	0,004	-	-	-	0,017

Tableau A.4.3: Matrices de transition et d'élasticité pour la population 3 d'*Eurybia divaricata*, localisée au Petit Pinacle à Freighsburg. Matrices des deux transitions échantillonnées (2007-08 et 2008-09), les taux de croissance (λ) et le nombre d'individus/ramets retrouvés dans chaque classe de taille en 2007 et en 2008; le deuxième chiffre (après le +) dans les cases des matrices de transition représente la probabilité associée à la propagation végétative. Les classes de taille sont I : Semis; II : Rosettes; III : Juvéniles; IV ; Matures de petite taille; V : Matures; VI : Matures de grande taille et VII : Plants en dormance.

		Matrice de transition							Matrice d'élasticité							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	I	II	III	IV	V	VI	VII	
P3, 2007-2008, ($\lambda = 0,960$)																
<i>n</i>	9	0		160	128	10	0	16	-	-	-	-	0,001	-	-	
I	-	-	-	-	0,01	0,20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
II	0,67	-	0,03 + 0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
III	0,22	-	0,61 + 0,04	0,38 + 0,06	0,10 + 0,20	-	-	0,52	0,001	-	0,388	0,119	0,006	-	0,059	
IV	-	-	0,18	0,47 + 0,01	0,50 + 0,10	-	-	0,12	-	-	0,128	0,156	0,014	-	0,017	
V	-	-	-	0,04	0,40	-	-	-	-	-	-	0,020	0,014	-	-	
VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
VII	-	-	0,14	0,10	-	-	-	-	-	-	0,057	0,019	-	-	-	
P3, 2008-2009 ($\lambda = 0,962$)																
<i>n</i>	2	12		179	98	9	0	35	-	-	-	0,002	0,012	-	-	
I	-	-	-	-	0,01	0,44	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
II	0,25	-	0,04 + 0,01	0,01	-	-	-	0,03	-	0,010	0,024	0,003	-	-	0,001	
III	0,50	0,42	0,63 + 0,02	0,31 + 0,01	-	-	-	0,51	0,014	0,018	0,335	0,106	-	-	0,024	
IV	-	0,17	0,19 + 0,01	0,52	0,67	-	-	0,09	-	0,008	0,113	0,194	0,040	-	0,005	
V	-	-	0,01	0,12	0,11	-	-	0,03	-	-	0,003	0,047	0,007	-	0,002	
VI	-	-	-	-	0,22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
VII	-	0,08	0,06	0,03	-	-	-	-	-	0,003	0,022	0,007	-	-	-	

Tableau A.4.4: Matrices de transition et d'élasticité pour la population 4 d'*Eurybia divaricata*, localisée au Petit Pinnacle à Freleighsburg. Matrices des deux transitions échantillonnées (2007-08 et 2008-09), les taux de croissance (λ) et le nombre d'individus/ramets retrouvés dans chaque classe de taille en 2007 et en 2008; le deuxième chiffre (après le +) dans les cases des matrices de transition représente la probabilité associée à la propagation végétative. Les classes de taille sont I : Semis; II : Rosettes; III : Juvéniles; IV ; Matures de petite taille; V : Matures; VI : Matures de grande taille et VII : Plants en dormance.

		Matrice de transition							Matrice d'élasticité							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	I	II	III	IV	V	VI	VII	
P4, 2007-2008, ($\lambda = 1,046$)																
<i>n</i>	7	0		74	59	30	0	5	-	-	-	-	-	-	-	
I	-	-	-	-	0,03	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
II	-	-	0,01 + 0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
III	0,71	-	0,64 + 0,09	0,51 + 0,18	0,23 + 0,10	-	-	0,44	-	-	0,430	0,168	0,017	-	0,008	
IV	-	-	0,22	0,34 + 0,03	0,60 + 0,10	-	-	0,11	-	-	0,152	0,105	0,041	-	0,002	
V	-	-	0,04	0,08	0,13	-	-	-	-	-	0,031	0,026	0,008	-	-	
VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
VII	-	-	0,08	0,05	0,03	-	-	-	-	-	0,010	0,001	-	-	-	
P4, 2008-2009 ($\lambda = 0,820$)																
<i>n</i>	3	5	114	62	12	0	10		-	-	-	0,006	0,007	-	-	
I	-	-	-	0,06	0,33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
II	0,67	-	0,15	0,08 + 0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
III	0,33	-	0,58 + 0,01	0,40	0,42	-	0,50	0,013	-	-	0,421	0,092	0,022	-	0,039	
IV	-	-	0,10	0,39	0,42	-	0,10	-	-	-	0,100	0,128	0,032	-	0,011	
V	-	-	0,02	0,10	0,17	-	-	-	-	-	0,022	0,039	0,016	-	-	
VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
VII	-	-	0,08	0,03	-	-	-	-	-	-	0,044	0,006	-	-	-	

ANNEXE 5

PRÉDATION

Le tableau A5.1 présente les pourcentages de broutage par le cerf observés dans chaque population au cours des trois années de suivi. L'incidence de broutage augmente d'année en année pour la population 1 passant de 18% en 2007, à 27% en 2008 et 42% en 2009. Pour la population 2, les traces de broutage étaient plus importantes en 2007 qu'en 2008 et 2009 avec un taux de 29%, 11% et 12%. Les populations 3 et 4 ont des incidences de broutage beaucoup plus faibles que les populations 1 et 2. Ces pourcentages se retrouvent entre 1% et 5%.

Tableau A.5.1: Pourcentage de plants broutés par le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) par année pour quatre populations d'aster à rameaux étalés (*Eurybia divaricata*) du sud du Québec.

Population	2007	2008	2009
1	17,9	27,2	41,7
2	28,7	10,8	12,1
3	4,9	3,2	0,9
4	1,8	0,9	2,2