

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

IMPACT À MOYEN TERME DES TRAITEMENTS DE  
RÉGÉNÉRATION SUR LA DIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS DE  
PLANTES DE SOUS-BOIS EN FORÊT TEMPÉRÉE

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE  
EXTENSIONNÉE DE L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR  
ROMAIN JAEGER

DÉCEMBRE 2020

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.10-2015). 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

La réalisation de cette maîtrise a été possible grâce au concours de plusieurs personnes qui, durant ces deux dernières années, ont pu m'aider, me guider, m'inspirer et me partager leurs idées. Elles ont su me remettre en question pour finalement me permettre de grandir personnellement et professionnellement en tant qu'humain et biologiste. Ainsi, je voudrais tout d'abord témoigner toute ma gratitude à mon directeur et à mon co-directeur qui ont su me faire confiance et m'ont apporté tout le soutien nécessaire à la bonne réalisation de mon premier « vrai » projet de recherche. David, merci pour ta générosité, ton ouverture d'esprit, ta convivialité, le partage de tes connaissances en écologie des sols et pour ton sens du détail. Sylvain, merci pour ta confiance, ta gentillesse, le temps accordé, tes réflexions et la liberté que tu m'as laissé pour explorer les différents aspects que ce projet pouvait présenter. Je remercie également les membres de mon comité d'encadrement. Dr Philippe Nolet, merci de m'avoir permis de mieux assimiler les pratiques sylvicoles au Québec. Dr Isabelle Aubin, merci pour l'expertise et les conseils pratiques en lien avec l'écologie fonctionnelle.

Je tiens à dire un grand merci à mon aide de terrain Ève-Marie Hébert pour toute l'aide apportée, son implication exemplaire et son soutien lors de la réalisation d'un long été d'inventaires forestiers, pas toujours évident et par moment très intense physiquement et psychologiquement. Je suis reconnaissant envers Dr Angélique Dupuch pour son soutien en statistiques. Je tiens aussi à remercier Hélène Lalande de l'Université McGill pour m'avoir chaleureusement accueilli dans son laboratoire et formé aux analyses chimiques des sols. Merci au Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy pour la mise à disposition de leurs dispositifs expérimentaux, et plus particulièrement à Gilles Joannis qui fût mon contact direct.

Un petit clin d'œil à mes collègues de bureau, Rebeca, Martin et Audrey-Anne et de façon générale à la communauté estudiantine de l'ISFORT pour leur bonne humeur et les moments de partage. Je remercie Benoît Gendreau-Berthiaume de m'avoir accueilli et accompagné durant plusieurs nuits dans sa tente prospecteur au cours du dernier hiver, me permettant de garder un lien avec la nature et avec la communauté de l'ISFORT de façon hebdomadaire, alors que je venais de m'installer à Montréal.

Je tiens finalement à remercier ma famille qui, malgré les presque 6000 km qui nous séparent, a toujours été présente d'une façon ou d'une autre, par des FaceTime ou l'envoi de colis plein de petits biscuits de la mamie. Je remercie mes amis et acolytes de pas mal d'aventures outre atlantique, qui ont su me redonner le sourire pendant les coups de moins bien et qui savent que c'est ici, au Québec, que je m'épanouie pleinement. Mes derniers remerciements vont à ma copine, source de bonheur, d'amour, d'énergie mais aussi de déconcentration et qui continue de me faire vivre au quotidien l'expérience québécoise qui me fait tant vibrer. Merci à sa famille qui a su m'accueillir comme un nouveau membre à part entière de la tribu Cassidy-Castonguay et qui nous a accueilli et soutenu pendant cette période plus que particulière de la Covid-19 pour une période de notre vie qu'on pourrait définir comme « confinée mais soudée ».

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ii
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES .....	ix
RÉSUMÉ.....	x
CHAPITRE I INTRODUCTION.....	1
1.1. Problématique.....	1
1.2. État des connaissances .....	4
1.2.1. Diversité des communautés végétales de sous-bois en forêt tempérée. 4	
1.2.2. Facteurs influençant la diversité des communautés de plantes de sous-bois .....	5
1.2.3. Études de la dynamique des communautés végétales : les indices de diversité .....	16
1.3. Objectifs et hypothèses de recherche .....	19
CHAPITRE II MATÉRIELS ET MÉTHODES .....	21
2.1. Sites d'étude et dispositifs expérimentaux.....	21
2.2. Inventaires botaniques.....	22
2.3. Échantillonnage du sol et analyses en laboratoire .....	24
2.4. Analyses des données.....	27
CHAPITRE III RÉSULTATS.....	33
3.1. Effets des traitements de régénération sur les propriétés du sol .....	33
3.2. Effets des traitements de régénération sur la diversité alpha des communautés de plantes de sous-bois.....	36
3.3. Effets des traitements de régénération sur la richesse spécifique et la fréquence d'occurrence des classifications fonctionnelles des communautés de plantes de sous-bois.....	37
3.4. Effets des traitements sur la diversité bêta des communautés de plantes de sous-bois entre les traitements de régénération ( $B_{\text{between\_Trait}}$ ) .....	37
3.5. Effets des propriétés du sol sur la variation des communautés de plantes de sous-bois et des types biologiques .....	38
3.6. Effet des traitements sur la diversité bêta entre les sites ( $B_{\text{between\_Sites}}$ ) .....	42
CHAPITRE IV DISCUSSION .....	45

4.1. Effet à moyen terme des traitements de régénération sur les propriétés du sol .....	45
4.2. Effet à moyen terme des traitements de régénération sur la diversité des communautés de plantes de sous-bois.....	47
4.2.1. La diversité alpha des communautés végétales de sous-bois augmente avec le niveau d'intensité de perturbation.....	47
4.2.2. L'assemblage des communautés végétales de sous-bois est le plus affecté dans les coupes de jardinage par grandes trouées avec scarifiage ....	50
4.2.3. Les propriétés du sol contribuent grandement à la composition et la répartition des communautés végétales de sous-bois.....	52
4.3. Modifications à long terme des communautés de plantes de sous-bois et possible homogénéisation des forêts aménagées .....	53
CHAPITRE V CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	56
ANNEXE A .....	59
ANNEXE B.....	64
LISTE DES RÉFÉRENCES .....	68

## LISTE DES FIGURES

Figures	Page
1.1. Cadre conceptuel de l'étude montrant les effets des perturbations anthropiques en lien avec les traitements de coupe et les traitements de préparation du sol, sur les composantes environnementales biotiques (composition en espèces) et abiotiques (microclimat, sol) et la dynamique de la succession écologique, le tout en fonction du temps depuis la dernière perturbation et de la localisation géographique du site. ....	18
2.1. Schéma du protocole d'inventaire de la végétation et de l'échantillonnage des sols au sein d'une parcelle expérimentale.....	24
2.2. Différentes échelles spatiales impliquées dans les calculs de la diversité bêta. La diversité bêta a été calculée à l'intérieur de chaque site pour un même traitement ( $B_{\text{within\_Trait}}$ ), à l'intérieur de chaque site entre les différents traitements ( $B_{\text{between\_Trait}}$ ) et entre les sites pour un même traitement ( $B_{\text{between\_Site}}$ ), adapté de Royer-Tardif et al. (2017).....	32
3.1. Richesse spécifique (S), vraie diversité (1D), indice d'équitabilité (E) des communautés de plantes de sous-bois du sud du Québec, en fonction des traitements de régénération.....	36
3.2. Analyse multivariée de la variance pour la diversité bêta (a) entre les traitements de régénération ( $B_{\text{between\_Trait}}$ ) et distances au centroïde (b) en fonction des traitements de régénération.....	38
3.3. Triplot des analyses canoniques de redondance (RDA) des relations existantes entre les propriétés du sol et les communautés de plantes de sous-bois. Les panneaux a et b représentent l'ordination des parcelles respectivement pour les données des espèces et des types biologiques. Les panneaux c et d représentent respectivement les espèces situées en-dehors du cercle de contribution relative et les types biologiques en fonction des propriétés du sol contribuant de manière significative aux modèles	41
3.4. Analyse multivariée de la variance pour la diversité beta entre les sites ( $B_{\text{between\_Site}}$ ) en fonction des traitements de régénération	

étudiés (T : témoin, CJ : coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT : coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS : coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage).....	42
3.5. Contribution relative des trois principales composantes de la diversité bêta en fonction des traitements de régénération : la similarité de la composition en espèces, la différence de richesse spécifique et le remplacement des espèces.....	43

## LISTE DES TABLEAUX

Tableaux	Page
2.1. Principales caractéristiques géographiques, météorologiques, écologiques et édaphiques des six sites d'étude situés dans le sud du Québec, Canada.....	26
3.1. Partition de la variance multivariée (PERMANOVA) des propriétés du sol, de l'assemblage des espèces et de l'assemblage des types biologiques en fonction des traitements de régénération, des sites et de leur interaction.....	34
3.2. Comparaison deux-à-deux (test Tukey HSD) des traitements de régénération en fonction de la variation des propriétés du sol, de l'assemblage des espèces et des types biologiques.....	34
3.3. Propriétés du sol dans les horizons organique et minéral en fonction des traitements de régénération.....	35
3.4. Richesse spécifique (S) et fréquence d'occurrence (F) (i.e. proportion de parcelles pour un traitement donné où le niveau de la classification fonctionnelle est présent) au sein de chaque niveau des classifications fonctionnelles en fonction des traitements de régénération (T : témoin, CJ : coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT : coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS : coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage)....	40
3.5. Analyse des espèces indicatrices de plantes de sous-bois pour chaque type de traitement de régénération à partir de la fonction IndVal. Valeur de l'indicateur et probabilité entre parenthèses au seuil de significativité de 5%.....	44
2.2. Liste des espèces de plantes de sous-bois identifiées lors de la campagne d'inventaires floristiques en forêt tempérée (code à 4 lettres, nom latin, nom commun).....	59
2.3. Fréquence d'occurrence moyenne des espèces en fonction des traitements sylvicoles (code à 4 lettres, nom latin, T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage).....	64

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

Al	Aluminium
Ca	Calcium
C	Carbone
CJ	Coupe de jardinage par pied d'arbres
CJT	Coupe de jardinage par grandes trouées
CJTS	Coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage
E	Équitabilité
F	Fréquence d'occurrence
FH	Fibro-humique
H'	Indice de Shannon
K	Potassium
Mg	Magnésium
N	Azote
P	Phosphore
S	Richesse spécifique
T	Témoin
1D	Vraie diversité

## RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude était d'évaluer les effets à moyen terme des traitements de régénération naturelle sur les propriétés du sol et la diversité de la végétation du sous-bois en forêt tempérée. Nous avons testé l'hypothèse que la différence de composition, de structure et d'abondance des communautés de plantes de sous-bois 20 ans après les traitements est proportionnelle au niveau d'intensité des perturbations du couvert forestier et du sol. Les propriétés du sol dans les horizons organique et minéral (pH, C et N totaux, cations basiques échangeables, épaisseur de l'horizon FH) et des indices de diversité des communautés végétales du sous-bois ont été mesurés dans des traitements contrastés de régénération (i.e. forêt témoin non coupée depuis au moins 80 ans, coupe de jardinage par pied d'arbres, coupe de jardinage par grandes trouées et coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage). Des analyses de la composition en espèces et des classifications fonctionnelles (type biologique, mode de reproduction, affinité pour la lumière) ont été effectuées afin de compléter l'étude de la dynamique des communautés végétales. L'étude a été réalisée dans six sites expérimentaux répartis dans le sud du Québec le long d'un gradient longitudinal d'est en ouest, dans des peuplements de feuillus dominés par l'érable à sucre et le bouleau jaune. Les sites ont expliqué une part beaucoup plus substantielle de la variation des propriétés du sol que les traitements. Les sites sont aussi à l'origine d'une proportion importante de la variation de la composition des communautés végétales (i.e. assemblage des espèces et des types biologiques). La richesse spécifique des plantes de sous-bois dans la coupe de jardinage par grandes trouées et la coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage était significativement et légèrement supérieure à celle dans la forêt témoin. Les coupes de jardinage par grandes trouées, avec et sans scarifiage, ont entraîné une augmentation des fréquences d'occurrences des plantes héliophiles, principalement à reproduction végétative, caractéristiques fonctionnelles reconnues dans l'adaptation aux environnements perturbés. L'équitabilité des plantes de sous-bois et la diversité bêta entre les sites dans les grandes trouées étaient inférieures aux forêts les moins perturbées (i.e. témoin et coupe de jardinage par pied d'arbres). Notre étude confirme aussi que la combinaison de grandes trouées et du scarifiage entraîne la persistance à moyen terme d'espèces déjà reconnues interférentes à court terme (e.g. *Rubus idaeus*, *Prunus pensylvanica*, *Acer spicatum*), ce qui peut entraîner le ralentissement du processus de succession écologique et donc le rétablissement des espèces à intérêt commercial, tout en étant préjudiciable aux espèces plus rares et aux communautés spécifiques des habitats forestiers fermés.

Mots-clés : succession forestière ; propriétés physico-chimiques du sol ; homogénéisation biotique ; diversité bêta.

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION

#### 1.1. Problématique

Notre planète abrite une importante diversité d'organismes vivants évoluant dans des environnements pouvant présenter une importante variabilité de conditions abiotiques. Ces conditions sont à l'origine de la présence de différents habitats écologiques (e.g. écosystèmes forestiers, prairies, écosystèmes désertiques, zones humides, écosystèmes côtiers et marins). À l'échelle de la planète, 31% de la surface terrestre émergée est recouverte par les écosystèmes forestiers (MEA, 2005). Ces derniers abritent la plus grande partie de la biodiversité terrestre dont les plantes représentent une partie substantielle. De récents estimés rendent compte de la présence d'environ 500 000 espèces de plantes terrestres, dont une grande majorité se trouve dans les zones tropicales humides (Corlette, 2016). Une autre part importante de la diversité végétale se retrouve en dans le biome de la forêt tempérée (FAO, 2020).

En Amérique du Nord, les forêts tempérées se composent majoritairement de plantes de sous-bois telles que des lichens, des bryophytes et des plantes herbacées (Roberts, 2004; Gracia et al. 2007). Ces communautés possèdent une vaste gamme de traits physiologiques, morphologiques et phénologiques, à l'origine de leur performance individuelle au sein de la forêt tempérée (Violle et al., 2007). Ces traits fonctionnels sont également responsables de la façon dont une espèce va répondre aux conditions environnementales (traits de réponses) ou affecter le fonctionnement

de l'écosystème (traits d'effets) et les services écosystémiques associés tels que la conservation de la diversité génétique, le stockage du carbone, la régulation du climat et le recyclage des nutriments (Prieur-Richard & Lavorel, 2000; Diaz & Cabido, 2001; Gilliam, 2007). De plus, ces communautés végétales peuvent aussi fournir plusieurs services culturels associés à l'éducation et aux loisirs, sans compter les propriétés médicinales, aromatiques et comestibles peu valorisées qu'elles recèlent (MEA, 2005). Cependant, les communautés végétales de sous-bois montrent une sensibilité accrue aux variations locales des composantes biotiques et abiotiques par rapport aux strates supérieures de plantes ligneuses (Roberts, 2004), ce qui peut grandement influencer la dynamique, la structure et la composition des écosystèmes forestiers (Pickett & White, 1985; Kneeshaw & Prévost, 2007). En effet, elles possèdent généralement un taux de dispersion faible, une croissance lente et une capacité de régénération sexuée limitée (Cain et al., 1998; Roberts & Zhu, 2002). Ainsi, certains auteurs s'accordent pour considérer la diversité des plantes de sous-bois comme une variable indicatrice de l'intégrité écologique des forêts tempérées face aux perturbations anthropiques (Lookingbill et al., 2004; Gracia et al., 2007).

Durant plusieurs décennies, la forêt tempérée a été majoritairement exploitée comme une source illimitée d'approvisionnement en matière première pour les produits ligneux (Puettmann et al., 2009). Cependant, les pressions répétées des récoltes forestières ont modifié la composition des forêts aménagées (Lindenmayer et al., 2006; Messier et al., 2019). En effet, l'enlèvement du couvert forestier et les perturbations du sol issues d'une utilisation accrue de la machinerie peuvent diminuer la complexité structurale des forêts (Chaudhary et al., 2016), altérer les micro-habitats fauniques (Work et al., 2010) et modifier l'équilibre hydrique et le régime thermique des sites (Siemion et al., 2011). Ces conditions peuvent favoriser l'établissement des espèces pionnières, non-commerciales, compétitives (de la Cretaz & Keltz, 1999) et potentiellement récalcitrantes (Royo & Carson, 2006), ce qui peut limiter la régénération et modifier la composition et la structure des forêts (Shields & Webster, 2007; Powers & Nagel, 2009). Pour contrer cet effet négatif

de la végétation pionnière compétitrice sur la régénération, des travaux de préparation du sol tels que le scarifiage peuvent être utilisés (Beaudet & Messier, 1998; Delagrangue et al., 2004). Par contre, le scarifiage peut accentuer les effets des ouvertures du couvert forestier sur les conditions biotiques et abiotiques de l'écosystème forestier (Kneeshaw & Prévost, 2007), notamment à court terme, en modifiant les propriétés physiques et biologiques du sol (Prévost et al., 2011).

Dans les années 1980, avec l'expansion de la foresterie contemporaine basée sur la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers, des procédés de régénération (e.g. coupes de jardinage dans les peuplements sous régime de futaie irrégulière) associés à des perturbations de faibles intensités, se sont progressivement mis en place en forêt tempérée (Bédard & Majcen, 2001). En 1998, le Manuel d'aménagement forestier a introduit plusieurs nouveaux traitements de régénération, dont la coupe de jardinage par pied d'arbres, la coupe de jardinage par trouées et la coupe de jardinage avec régénération par parquets. Ces nouvelles alternatives aux coupes à diamètre limite et aux coupes totales d'un seul tenant, tendent à contenir l'impact des perturbations du couvert forestier et du sol sur de plus petites superficies et permettent d'aboutir à une structure jardinée (MRN, 1998). Ces procédés de régénération du régime de la futaie irrégulière seraient donc plus favorables à la conservation de la diversité des communautés végétales du sous-bois (Duguid & Ashton, 2013; Rogers et al., 2018).

Depuis le début du 21<sup>ème</sup> siècle, nous avons observé un intérêt grandissant pour l'étude des effets des traitements de régénération et de leur intensité sur la diversité végétale du sous-étage (Moola & Vasseur, 2008; Paillet et al., 2010; Duguid & Ashton, 2013). Des récentes méta-analyses indiquent toutefois qu'il apparaît très difficile de faire ressortir des tendances générales permettant de prédire les patrons de biodiversité dans la strate herbacée suite aux perturbations anthropiques, en particulier en forêt tempérée (Paillet et al., 2010; Duguid & Ashton, 2013; Nolet et al., 2018). Or, comprendre l'écologie des communautés de plantes de sous-bois a d'importantes implications, autant pour la conservation de la diversité végétale,

faunique et microbienne, que pour le maintien du fonctionnement des écosystèmes et l'aménagement durable des forêts (Nilsson & Wardle, 2005; Hart & Chen, 2006). Les traitements sylvicoles de régénération jouent un rôle crucial sur la dynamique de succession des plantes de sous-bois à court, moyen et long terme, en affectant les conditions lumineuses, microclimatiques et édaphiques et la végétation compétitive (Gauthier et al., 2016). Cependant, peu de travaux ont étudié l'impact à moyen terme (i.e. 15 à 25 ans après la coupe) de différentes intensités de traitements de régénération sur les communautés de plantes de sous-bois. Les effets à moyen et long terme des traitements de régénération sur les patrons de diversité des communautés de plantes de sous-bois restent mal connus alors que la présence à court terme d'espèces compétitrices et potentiellement persistantes peut amener à un ralentissement des processus de succession et à une diminution locale d'espèces indigènes de fin de succession écologique (Paillet et al., 2010; Duguid & Ashton, 2013). Ainsi, il apparaît important d'évaluer les effets simples et combinés des perturbations du couvert forestier et du sol, à moyen terme, sur la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés de plantes de sous-bois des forêts tempérées.

## 1.2. État des connaissances

### 1.2.1. Diversité des communautés végétales de sous-bois en forêt tempérée

Comparativement aux arbres et aux arbustes, la strate herbacée ne représente qu'une faible proportion de la biomasse forestière, bien qu'elle contribue à environ 80% de la richesse spécifique des plantes en forêt tempérée (Gilliam, 2007). Ainsi, les communautés de plantes de sous-bois sont impliquées dans divers processus écologiques (e.g. régénération forestière, productivité forestière) (Nilsson & Wardle, 2005; Royo & Carson, 2008) et fournissent de nombreux services écosystémiques (e.g. stockage du carbone, régulation et épuration des eaux, recyclage et optimisation de l'utilisation des ressources, disponibilité de microhabitats fauniques) (Serres et al., 2018). Ces services sont le résultat de la présence

simultanée d'espèces communes et abondantes et d'espèces rares et vulnérables (Lyons et al., 2005), à l'origine d'une gamme importante de valeurs de traits physiologiques, morphologiques et phénologiques propres aux espèces de sous-bois (Aubin et al., 2007).

Le maintien d'une biodiversité élevée contribue à accroître la stabilité structurale et fonctionnelle des écosystèmes forestiers (Hooper et al., 2005; Ives & Carpenter, 2007; Tilman et al., 2014). Cependant, des variations abruptes des conditions environnementales peuvent avoir des effets importants sur la diversité des espèces indigènes de fin de succession de la strate herbacée (Moffatt & McLachlan, 2003; Ellum, 2009). En effet, ces espèces sont souvent des spécialistes du point de vue des conditions environnementales, tolérantes à l'ombre et ne produisent que de grosses graines, en nombre restreint et dispersées par gravité, les insectes et les micromammifères (Graae & Sunde, 2000). Leur taux de dispersion, leur croissance et leur capacité de régénération sont donc limités (Cain et al., 1998; Roberts & Zhu, 2002), empêchant une réponse adaptative rapide aux variations environnementales. Il est généralement assumé que la baisse de la diversité et de l'abondance d'espèces spécialistes se fait au bénéfice d'espèces pionnières compétitives (Prieur-Richard & Lavorel, 2000). En effet, les espèces de début de succession bénéficient d'attributs leur permettent de rapidement coloniser et dominer les communautés en place, notamment en imposant une compétition pour les ressources et une interférence mécanique (Royo, 2006) ou allélopathique (Mallik, 2003).

## 1.2.2. Facteurs influençant la diversité des communautés de plantes de sous-bois

### 1.2.2.1. Les conditions édaphiques

La dynamique et la variabilité de composition des communautés végétales de sous-bois dépendent fortement de propriétés édaphiques telles que la texture, la densité

apparente, le régime hydrique, le pH ainsi que la disponibilité en nutriments (Haeussler et al., 2002). Or, les conditions édaphiques proviennent de multiples interactions et de processus rétroactifs entre le biotope du sol et du sous-sol et les conditions abiotiques propres à chaque site. Ainsi, plusieurs études ont montré qu'une part importante de la variabilité des propriétés physico-chimiques du sol réside dans la variabilité naturelle du climat, du microclimat, des dépôts de surface et de la végétation qui caractérisent les sites et les régions écologiques le long de gradients environnementaux (Walmsley et al., 2009; Thiffault et al., 2011; Jang et al., 2016).

Les patrons de disponibilité de nutriments limitant la croissance tels que l'azote ou le phosphore peuvent influencer à long terme la composition et la distribution des communautés végétales et microbiennes (Wardle, 2004; Laliberté et al., 2014). En outre, d'autres propriétés du sol telles que la qualité et la quantité de la litière provenant des individus de fin de succession peuvent aussi grandement affecter la végétation de sous-bois et plus spécifiquement les espèces de fin de succession spécialistes des forêts naturelles (e.g. bryophytes et lichens) (Vockenhuber et al., 2011; Márialigeti et al., 2016). Finalement, il est admis que les propriétés du sol ont évolué conjointement avec la diversité végétale lors des processus de succession (Walker et al., 2010), notamment par l'entremise de relations symbiotiques avec différentes formes de mycorhizes (Albornoz et al., 2016). Ainsi, les effets des modifications des conditions édaphiques sur la composition et l'abondance des communautés de plantes de sous-bois peuvent s'avérer prévisibles (figure 1).

#### 1.2.2.2. Le couvert forestier et les conditions microclimatiques

Les conditions microclimatiques et lumineuses sont considérées comme d'autres facteurs majeurs à l'origine de la dynamique de la régénération, de la succession et de la croissance des communautés végétales au sein des écosystèmes forestiers (Abd Latif & Blackburn, 2010; Tinya et al., 2019). En forêt tempérée, les variables microclimatiques et plus particulièrement le rayonnement solaire, la température de

l'air ainsi que la température et l'humidité du sol, sont très sensibles aux changements de la composition et de la structure du couvert forestier des strates supérieures (Beaudet & Messier, 1998; Chen et al., 1999). Les strates supérieures permettent de filtrer la lumière incidente et de tamponner la température au niveau des strates inférieures et jouent un rôle déterminant dans la composition des communautés de plantes de sous-bois (Bartemucci et al., 2006; Renaud et al., 2011). Vockenhuber et al. (2011) ont montré que l'augmentation de la densité du couvert forestier entraîne une augmentation du nombre d'espèces végétales associées au sous-bois des forêts naturelles. En revanche, l'ouverture du couvert entraîne à court terme une hausse de la richesse spécifique et de l'abondance des espèces pionnières présentes dans le pool local et le déclin des espèces de sous-bois associées aux forêts naturelles stables (Halpern, 1989; de Grandpre & Bergeron, 1997). Les modifications du microclimat initiées par l'ouverture du couvert entraînent souvent à court terme une diminution de la diversité floristique indigène de fin de succession au bénéfice des espèces pionnières héliophiles (figure 1) (Deconchat & Balent, 2001). Ces modifications peuvent amener les communautés du sous-bois à rester dans un stade précoce de la succession, en raison d'un ralentissement du processus de la succession écologique, suite à la persistance à moyen terme des espèces pionnières interférentes.

#### 1.2.2.3. La compétition interspécifique

Parmi les facteurs à l'origine de la formation et de l'évolution des communautés végétales, les interactions interspécifiques sont reconnues fondamentales (Gause, 1934; Hutchinson, 1959). En agissant sur la distribution et l'abondance des espèces, les interactions de compétition affectent la composition spécifique et l'équilibre entre les proportions des espèces de fin de succession et les espèces pionnières et interférentes (figure 1), la diversité fonctionnelle et donc le fonctionnement entier de l'écosystème (e.g. productivité, décomposition de la litière, recyclage des nutriments) (Hooper & Vitousek, 1998; Richardson et al., 2007; Tilman et al., 2014). De plus, les mécanismes de facilitation interspécifiques peuvent aussi

affecter les fonctions des communautés végétales (Callaway & Walker, 1997; Brooker et al., 2008). Cependant, lorsqu'une perturbation entre dans le système, les espèces compétitrices, grâce à des attributs fonctionnels adaptés, peuvent rapidement monopoliser l'espace et les ressources disponibles jusqu'à dominer le pool local d'espèces (Bergstedt et al., 2008; Devine & Fei, 2011; Aschehoug et al., 2016). Royo & Carson (2006) ont ainsi montré que la hausse à l'échelle planétaire de la fréquence des perturbations du couvert forestier a facilité l'établissement puis la propagation d'espèces compétitrices pouvant interférer avec la biodiversité indigène sous la forme de strates persistantes mono-dominantes.

En Suède, l'étude de Jensen et Löf (2017) a révélé que la présence d'espèces ligneuses fortement compétitrices (e.g. *Rubus idaeus*, *Populus tremula*) dans l'environnement direct d'espèces commerciales (e.g. *Quercus robur*) peut avoir un effet négatif sur leur taux de mortalité et de croissance. Au Québec, Robitaille (1978) a quant à elle montré qu'une abondance élevée d'espèces compétitrices peut annuler les effets positifs du scarifiage sur l'établissement du bouleau jaune. Ces travaux soulignent l'importance de considérer les effets de la compétition entre les espèces locales résidentes et les espèces de transition potentiellement persistantes sur la diversité des communautés de sous-bois (Jobidon, 1995; Gilliam, 2007). En effet, ces effets peuvent persister et entraver la régénération des communautés indigènes du sous-bois même après l'enlèvement ou la disparition des plantes compétitrices (Gaertner et al., 2011), ce qui peut altérer ou ralentir la succession écologique à moyen et long terme (Mallik, 2003; Nyland et al., 2006).

#### 1.2.2.4. Les perturbations naturelles dans le processus de la succession écologique

Les écosystèmes forestiers ne sont pas statiques dans le temps et uniformes dans l'espace. L'évolution de la diversité végétale des écosystèmes forestiers repose sur le processus complexe et à long-terme de la succession écologique. Durant son évolution, la succession peut être altérée par des perturbations puis revenir à son état initiale (i.e. résilience) ou changer vers un autre état (White & Jentsch, 2001;

van Andel et al., 2012). L'intensité, la sévérité et l'échelle spatiale des perturbations peuvent être à l'origine de multiples voies de succession écologique (Donato et al., 2012).

En forêt feuillue tempérée, les perturbations à petite et moyenne échelle sont les plus fréquentes (Runkle & Yetter, 1987). Seymour et al. (2002) ont établi qu'une aire d'environ 50 m<sup>2</sup> représente l'ouverture moyenne du couvert pour les forêts feuillues naturelles du nord-est de l'Amérique du Nord, dans un intervalle de retour évalué entre 50 et 200 ans. La succession écologique des forêts feuillues naturelles est donc largement influencée par ces ouvertures périodiques de petite taille de la canopée (i.e. micro-trouées) ce qui favorise l'accumulation de la biomasse à mesure que la cohorte initiale d'arbres meurt (Canham et al., 1990). Cette dynamique fondamentale a pour effet de maintenir une structure complexe d'âge et de taille des arbres, de même qu'une composition spécifique hautement diversifiée de plantes vasculaires, de mousses et de lichens (Hart & Grissino-Mayer, 2009; Hilmers et al., 2018), ce qui favorise le recyclage efficace des éléments nutritifs dans les horizons de surface (Oliver & Larson, 1996).

#### 1.2.2.5. Les perturbations anthropiques : les traitements de régénération

##### *La coupe de jardinage par pied d'arbres*

Au Québec et dans l'est de l'Amérique du nord, les coupes partielles ont été développées dans le but de remédier à la perte de qualité anticipée des peuplements aménagés traditionnellement par la coupe à diamètre limite ou la coupe totale (CT) (Bédard & Majcen, 2001). Cette approche suppose que les modèles et processus caractéristiques des forêts non-aménagées (i.e. petites ouvertures initiées par la mort de vieux individus ou des chablis légers) soutiennent la flore et la faune indigènes (Angers et al., 2005; Poznanovic et al., 2013). De plus, les coupes partielles ont été vues comme un outil efficace de conservation de la biodiversité et d'amélioration de la résilience des écosystèmes (Lindenmayer et al., 2006; Arseneault et al., 2011). En effet, les coupes partielles comme la coupe de jardinage

par pied d'arbres (CJ) ont des effets faibles sur les conditions abiotiques (e.g. microclimat, propriétés du sol, apport en litière). Les coupes partielles favorisent la présence de certains groupes taxonomiques sensibles aux variations abruptes des conditions abiotiques (e.g. bryophytes et lichens) (Paillet et al., 2010). De plus, la présence continue d'un couvert forestier permet de limiter l'établissement d'espèces indésirables tolérantes à la lumière (e.g. *Acer spicatum*, *Prunus pensylvanica*, *Rubus idaeus*) comparativement aux essences commerciales (Archambault et al., 1998).

Dans une étude visant à comparer l'effet à moyen terme de plusieurs intensités d'ouvertures du couvert, Jenkins et Parker (1998) ont observé que les forêts aménagées par la CJ avaient une diversité végétale très proche des forêts non-aménagées. Tout comme les forêts non-aménagées, les CJ étaient aussi associées à une plus faible richesse de plantes de sous-bois comparativement à des CT et des coupes de jardinage par trouées (CJT). Cette différence s'explique par le fait que la CJ favorise largement les espèces sciaphiles, au détriment d'espèces héliophiles qui profitent habituellement des plus larges ouvertures créées par la CT et la CJT (Webster & Lorimer, 2005). Pötzelsberger & Hasenauer (2015) ont quant à eux montré que la conversion d'un régime sylvicole basé sur la CT vers celui basé sur la CJ a permis de régénérer des sols initialement dégradés par la CT. Ainsi, la présence continue d'un couvert a notamment permis une augmentation de 11% des stocks de C et N dans le sol minéral, 50 ans après le passage à la CJ. L'hétérogénéité des ressources est considérée comme un facteur majeur dans la régulation des patrons de diversité des plantes de sous-bois des forêts anciennes (Bartels & Chen, 2010). En ce sens, le maintien de plusieurs classes d'âges dans un même peuplement permet de favoriser une hétérogénéité structurale, proche de ce qu'on peut retrouver au sein de forêts anciennes façonnées par le régime des perturbations naturelles (Battles et al., 2001).

*Le modèle de la coupe totale appliquée au régime de la futaie irrégulière*

La coupe totale (CT) se caractérise par la récolte du maximum d'arbres disponibles ayant un diamètre commercial dans les strates supérieures et inférieures de la végétation sur une superficie donnée (Keenan & Kimmins, 1993). Cela rend cette pratique économiquement très rentable, en particulier lorsque la structure initiale du peuplement est équiennne, mais parmi les traitements de régénération les plus intenses. Durant les deux dernières décennies, la CT d'un seul tenant a subi de nombreuses critiques en raison de ses effets esthétiques et potentiellement négatifs sur la complexité naturelle des forêts, y compris en forêt feuillue tempérée (Puettmann et al., 2012; Schütz et al., 2016). Afin d'atténuer les effets délétères des grandes CT principalement utilisées en forêts boréales, des procédés alternatifs de régénération ont été développés au Québec (MRN, 1998). Inspirées par la coupe totale, mais avec pour objectif final une structure jardinée irrégulière, les coupes de jardinage par grandes trouées (CJT) visent à atteindre les objectifs sylvicoles de productivité, mais aussi d'esthétique et de conservation de la biodiversité (Lessard & Blouin, 1998). Malgré un intérêt grandissant pour les traitements de régénération reposant sur ces ouvertures de 0,1 à 0,2 ha, le nombre d'études qui traitent des effets de ces pratiques alternatives sur les propriétés du sol et la diversité végétale du sous-bois reste très inférieur en comparaison au nombre d'études qui s'intéressent aux effets de la CT (Battles et al., 2003; Falk et al., 2008; Heinrichs & Schmidt, 2009).

De façon générale, il apparaît que le retrait massif de la végétation supérieure augmente la sensibilité des sites aux précipitations acides qui peuvent accentuer à court terme l'acidification des sols et le lessivage des bases échangeables et de l'azote (Dymov, 2017; Cleavitt et al. 2018). Toutefois, Jerabkova et al. (2011) ont observé un rétablissement rapide des propriétés chimiques du sol, seulement 5 ans après l'application de CT réalisées dans des forêts boréales et tempérées. Par ailleurs, l'utilisation intensive de la machinerie lourde dans les sites de coupe de CT et CJT peut entraîner une modification des propriétés physiques des sols (e.g. compaction des sols, réduction de la macroporosité, réduction de la capacité d'infiltration de l'eau; Malmer & Grip, 1990; Bratton, 1994). De plus, l'augmentation des radiations lumineuses et des températures ainsi que

l'exportation de la biomasse forestière (e.g. litière, débris ligneux) hors des sites de coupe favorisent une élévation de l'activité microbienne, ce qui génère le relâchement de CO<sub>2</sub> dans l'air à travers le processus de respiration microbienne (Bekele et al., 2007; Diochon et al., 2009). Zummo et Friedland (2011) ont ainsi mesuré une réduction des stocks de carbone (C) dans le sol de l'ordre de 25%, 5 ans après l'application d'une CT. En somme, plusieurs études s'accordent pour dire que les traitements sylvicoles peuvent grandement affecter les propriétés physico-chimiques du sol, en particulier dans les horizons de surface (Thiffault et al., 2011; Jang et al., 2016). Il est toutefois important de souligner que ces effets demeurent très variables entre les sites (Walmsley et al., 2009; Nave et al., 2010).

Par ailleurs, la réduction du couvert forestier, la disponibilité accrue des ressources du sol et des radiations lumineuses offrent aux espèces pionnières des opportunités d'établissement et de propagation (Keenan & Kimmins, 1993). Il en résulte souvent une augmentation à court terme de la diversité spécifique des communautés de sous-bois, bien que de nombreuses études se contredisent à ce sujet. Par exemple, Gilliam (2002) et Roberts (2002) n'ont observé aucune différence significative de richesse spécifique (S) et de l'indice de Shannon (H') en comparant des CT âgées de 2 à 26 ans avec des forêts secondaires matures. Roberts et Zhu (2002) de même que Jenkins et Parker (1999) ont quant à eux observé une augmentation de S et de H' dans les CT comparativement aux forêts non-aménagées. À l'opposé, Meier et al. (1995) ont observé une tendance inverse, à savoir une diminution de S et de H' dans les CT par rapport aux forêts non-aménagées. La CJT pourrait permettre un rétablissement plus rapide de la diversité végétale pré-traitement au sein des écosystèmes forestiers perturbés comparativement à la CT (Ding et al., 2017). En effet, les CJT ont donné des résultats encourageants pour maintenir une structure hétérogène et une diversité végétale proche des forêts naturelles (Falk et al., 2008; Duguid & Ashton, 2013).

Malgré son faible pouvoir analytique de la diversité et de l'impact sur la santé et les fonctions des écosystèmes (Daly et al. 2018, Willis 2020), l'étude singulière de S

(Scheller & Mladenoff, 2002; Falk et al., 2008) a longtemps été préférée à son association combinée avec l'identité des espèces des communautés végétales. Pourtant, l'étude de la composition spécifique a permis une compréhension plus fine de la dynamique du sous-bois au sein des systèmes perturbés. Il en ressort que l'augmentation à court terme de la richesse spécifique bénéficie souvent aux espèces pionnières compétitives (Archambault et al., 1998), spécialistes des ouvertures (Naaf & Wulf, 2007), au détriment des espèces associées aux forêts de fin de succession (Moola & Vasseur, 2008). Or, s'il est généralement admis que la présence d'espèces pionnières est transitoire (i.e. durée inférieure à 20 années) (Moola & Vasseur, 2008), il apparaît que certaines communautés ont des trajectoires de succession plus longues (Wyatt & Silman, 2010). Dans ce cas, le ralentissement de la succession écologique en interaction avec les conditions environnementales du site (e.g. climat), pourrait entraîner un changement des patrons de biodiversité à moyen terme des strates inférieures des forêts tempérées (Paillet et al., 2010; Duguid & Ashton, 2013; Chaudhary et al., 2016).

#### *Le scarifiage du sol*

Dans le but de répondre à des objectifs de régénération sylvicole bien spécifiques, les traitements de coupe peuvent être combinés à un traitement de préparation du terrain (e.g. scarifiage), générant un niveau supplémentaire de perturbation du sol. En forêt feuillue tempérée, le scarifiage a été développé afin de faciliter l'établissement et la croissance d'espèces semi-tolérantes à l'ombre (e.g. bouleau jaune) requérant des conditions particulières telles que l'ouverture partielle du couvert et la mise à nue du sol minéral (Lessard & Blouin, 1998; Prévost et al. 2010). De plus, le scarifiage permet de s'affranchir des effets négatifs associés à la végétation environnante et aux propriétés limitantes du sol (Örlander et al., 1996). Le scarifiage est largement utilisé en forêt boréale afin de favoriser la régénération naturelle de certaines espèces de conifères (e.g. *Pinus sylvestris*) (Örlander et al., 1996; Karlsson & Örlander, 2000, Bergstedt et al., 2008). En forêt feuillue tempérée, les essais de scarifiage de l'horizon de surface ont montré des résultats plus mitigés en raison de la formation de microsites davantage propices à

l'établissement d'espèces pionnières (Prévost 1992). Les essences commerciales normalement visées par ce traitement peuvent entrer en compétition avec des espèces qui utilisent la reproduction végétative comme mode de régénération dans les ouvertures récentes (Dietze & Clark, 2008; Royo, 2006). Par ailleurs, le retrait de l'horizon organique et des débris ligneux peut participer à la baisse de la diversité des espèces des strates inférieures associées aux conditions stables des forêts de fin de succession (Haeussler et al., 2002).

Roberts et Zhu (2002) et Pykälä (2004) ont montré que le scarifiage entraîne généralement, à court terme, l'augmentation de S, de H' et de la régularité de la distribution des espèces dans les parcelles (ou équitabilité). Parallèlement à l'augmentation générale des indices de diversité alpha dans les sites scarifiés, Roberts et Zhu (2002) ont également observé un déclin d'environ 20% des espèces associées aux forêts anciennes, deux ans après les CT combinées à un traitement de scarifiage. À moyen terme, il apparaît que les effets du scarifiage peuvent davantage persister dans le temps par rapport à la simple application d'une CT. Dans une étude réalisée 14 ans après l'application de traitements d'intensités contrastées, Bergstedt et al. (2008) n'ont observé aucune différence significative de richesse spécifique entre les forêts avec scarifiage et celles sans scarifiage. Cependant, ils ont observé que le traitement de scarifiage a eu un effet significatif et négatif sur l'abondance de nombreuses plantes de sous-bois, comparativement aux sites non scarifiés. En somme, le scarifiage réalisé à la suite de petites ou de grandes CT simplifie la structure verticale des sites et ralentit la ré-initiation du sous-bois (Johansson, 1994; Johansson et al., 2013). Ainsi, l'effet cumulatif d'une ouverture importante du couvert et d'une perturbation significative du sol peut modifier la composition spécifique et fonctionnelle des communautés de plantes de sous-bois au bénéfice d'espèces pionnières possiblement persistantes (Donovan et al., 1997; Prévost et al., 2011; Royer-Tardif et al., 2018).

#### 1.2.2.6. Le legs historique

À travers l'altération des composantes biotiques et abiotiques de l'écosystème forestier, les perturbations d'origine naturelle et anthropique initient et soutiennent le processus clé de succession secondaire (Pickett & White, 1985; Kneeshaw & Prévost, 2007). Les traitements sylvicoles les plus intenses peuvent, à court terme, grandement altérer le développement de la régénération des forêts secondaires et la composition des communautés végétales. Ainsi, il est possible qu'une espèce ou un groupe d'espèces adaptées aux perturbations s'introduisent et aient des effets sur l'environnement biotique et abiotique (Cuddington, 2011; Tinya et al., 2018). Par ailleurs, la persistance des modifications de la composition en espèces et de l'environnement, après l'enlèvement ou la disparition des individus introduits se rapporte aux termes de legs historique (Perry et al. 2008). Tinya et al. (2018) ont montré que des ouvertures trop importantes du couvert forestier (0,5 ha) offrent la possibilité à des espèces rudérales non forestières de s'installer et de modifier, possiblement de façon persistante, la structure (couvert au sol, taille des individus) et la composition des forêts. De plus, Duffy et Meier (1992) et Silman (2010) ont montré dans des études à long terme, respectivement 45 à 87 ans après perturbations et 100 à 150 ans après perturbations, des différences significatives de la richesse, de l'abondance et de la composition comparativement à des forêts primaires. Ils suggèrent que les modifications biotiques et abiotiques issus des aménagements sylvicoles peuvent détourner les écosystèmes forestiers de leur trajectoire naturelle de rétablissement suite à une perturbation (Vellend et al. 2007 ; Wyatt & Silman, 2010), notamment à travers un remplacement directionnel des espèces lors de la succession secondaire (Platt & Connell, 2003). Pour éviter un écart trop important des forêts avec leur état naturel pré-perturbation, le maintien d'un couvert (canopée) plus dense par la présence d'arbres matures est à présent fortement recommandé (Tinya et al., 2018; Wikle et al., 2019). Ce mode d'action maintient la mémoire écologique et la complexité structurale, ce qui favorise la régénération des espèces ligneuses d'intérêt et la résilience des communautés de sous-bois face à l'introduction d'espèces non forestières (Knapp et al., 2019; Wikle et al., 2019).

### 1.2.3. Études de la dynamique des communautés végétales : les indices de diversité

Une limite associée à l'élaboration de tendances générales à partir de méta-analyses traitant de l'effet de différentes intensités de traitements de régénération sur la diversité végétale est l'utilisation souvent unique de la richesse spécifique comme proxy de la diversité (Paillet et al., 2010; Chaudhary et al., 2016). En effet, plusieurs études suggèrent que les changements des patrons de diversité en réponse aux perturbations ne sont pas des ajouts ou des suppressions aléatoires d'espèces mais plutôt des changements sélectifs dans la composition des espèces (Bergstedt et al., 2008; Moola & Vasseur, 2008). Ainsi, l'augmentation de la richesse spécifique n'est pas nécessairement un gain de biodiversité, notamment dans un contexte de conservation. Nous estimons que l'utilisation conjointe d'indices de diversité alpha (e.g. S, H', indice d'équitabilité (E)) et de classifications fonctionnelles permet de faire preuve de davantage de prudence dans l'interprétation des analyses de communautés végétales. Cette approche peut aussi offrir à une appréciation plus fine de la complexité des patrons de succession secondaire en réponse à des perturbations de différents niveaux d'intensités (Roberts & Zhu, 2002; Moola & Vasseur, 2008; Daly et al., 2018).

La richesse spécifique et la fréquence d'occurrence des espèces et des niveaux fonctionnels qui leurs sont associés peuvent être estimées à trois échelles spatiales : la placette, le peuplement (toutes les placettes étudiées dans le même bloc) et le paysage (tous les peuplements étudiés du même type). Ainsi, la fréquence d'occurrence traduit l'importance numérique d'une espèce ou d'un niveau fonctionnel et permet d'établir s'il y a prépondérance d'un individu ou d'un groupe d'individus aux attributs fonctionnels similaires. Finalement, cette approche permet aussi de souligner la présence d'une biodiversité compensatoire à travers la redondance de fonctions, caractérisée par un état de surnombre d'un même niveau fonctionnel. L'observation d'une redondance fonctionnelle montre l'existence d'une assurance écologique (Angeler & Allen, 2016) et fait office de tampon face aux perturbations futures en maintenant la productivité et la résilience

de l'écosystème par un système de compensation des fonctions (Matias et al., 2013). Pour finir, l'étude de l'impact des perturbations anthropiques peut se faire en quantifiant la variation en composition des espèces dans l'ensemble des habitats ou parmi des communautés (i.e. diversité bêta) en fonction de l'intensité des perturbations et de l'échelle spatiale considérée (Myers et al, 2013). La comparaison de plusieurs intensités de perturbations du couvert forestier et du sol permet d'estimer si les modifications des conditions abiotiques entraînent la mise en place de nouveaux filtres environnementaux à l'origine de la création, du maintien ou de la perte de la biodiversité (Anderson et al., 2011). Par après, l'utilisation d'une analyse permutative multivariée de la variance permet de déterminer l'influence des différents niveaux d'intensité de perturbations sur les mécanismes qui interviennent dans l'assemblage des espèces de sous-bois (Anderson, 2017).

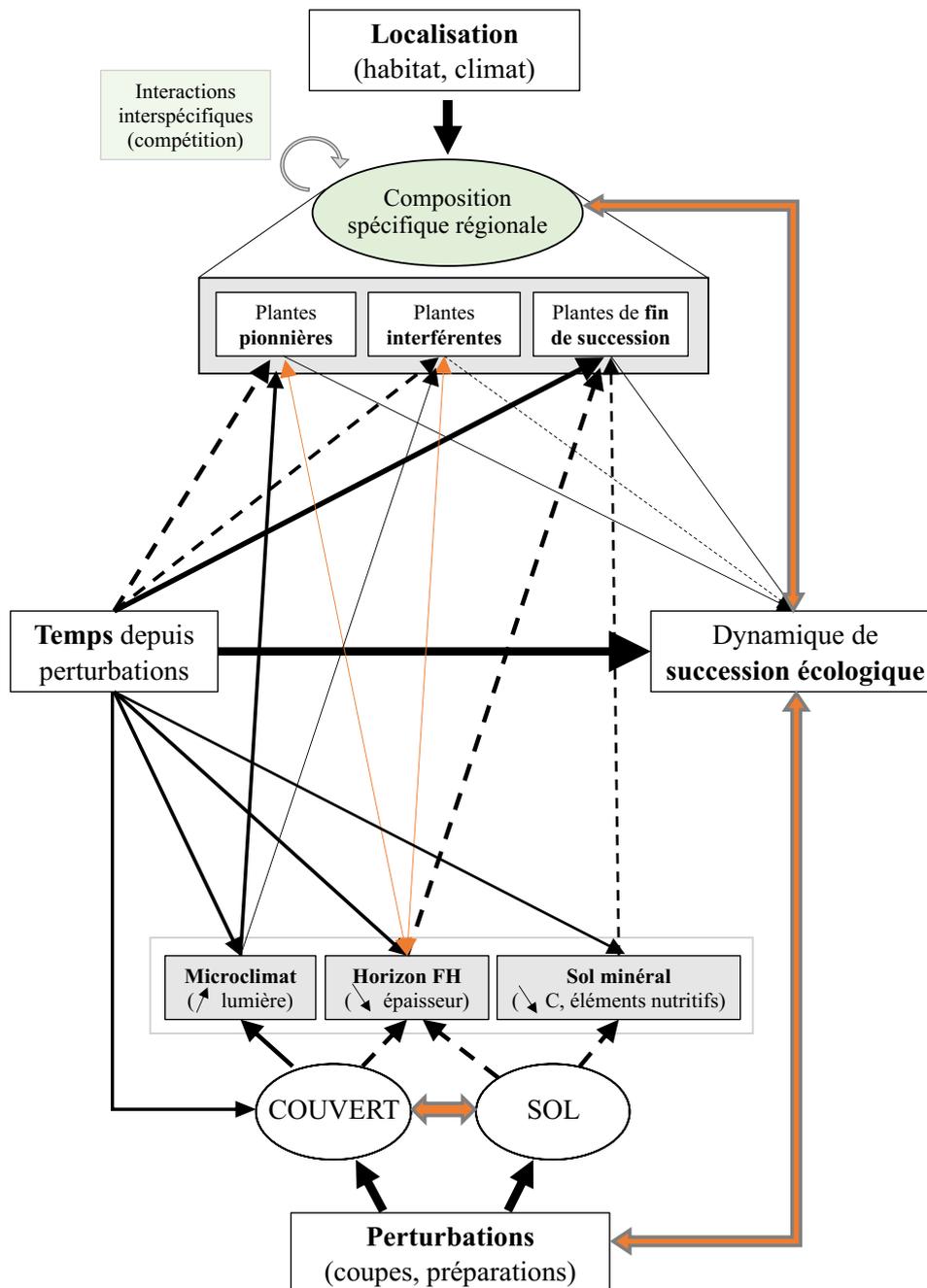


Figure 1.1. Cadre conceptuel de l'étude montrant les effets des perturbations anthropiques en lien avec les traitements de coupe et les traitements de préparation du sol, sur les composantes environnementales biotiques (composition en espèces) et abiotiques (microclimat, sol) et la dynamique de la succession écologique, le tout en fonction du temps depuis la dernière perturbation et de la localisation géographique du site. Les flèches noires pleines représentent un effet positif unidirectionnel, les flèches noires pointillées représentent un effet négatif unidirectionnel et les flèches oranges représentent une relation d'interaction dans les deux directions. L'épaisseur du trait traduit l'importance relative des relations qui existent entre les facteurs considérés.

### 1.3. Objectifs et hypothèses de recherche

L'objectif principal de ce projet de recherche était de déterminer l'impact d'une variété de traitements de régénération à l'origine de différentes intensités de perturbations du couvert forestier et du sol. L'originalité de ce travail réside dans le fait que i) l'étude porte sur la diversité des communautés de plantes de sous-bois au sein de forêts tempérées du sud du Québec (et pas seulement sur les essences commerciales), et ii) l'évaluation se fait à moyen terme, c'est à dire 20 ans après leur application. Nous avons vérifié l'hypothèse centrale que la composition et l'abondance des plantes de sous-bois 20 ans après les traitements de régénération, sont encore associées au niveau d'intensité des perturbations du couvert forestier et du sol. Ce projet a ainsi testé trois hypothèses spécifiques de recherche.

- 1) L'accentuation des modifications des conditions édaphiques du site générée par la CJTS entraîne une baisse du contenu en éléments nutritifs et de l'épaisseur de l'horizon organique plus prononcée et persistante à moyen terme (i.e. après 20 ans) comparativement à la CJT.
- 2) Les traitements de régénération les plus intenses (i.e. CJT et CJTS) favorisent l'établissement des espèces pionnières. Leur disposition à la reproduction végétative et à la production massive de semences participe à leur persistance à moyen terme, ce qui contribue à accentuer la richesse spécifique mais à diminuer l'équitabilité des espèces et la diversité bêta entre les sites.
- 3) La CJ permet le maintien de conditions environnementales et des propriétés du sol similaires à celles des forêts non-aménagées depuis au moins 80 ans, ce qui fait en sorte que la diversité alpha des communautés de plantes de sous-bois est très proche entre la CJ et le témoin.

## CHAPITRE II

### MATÉRIELS ET MÉTHODES

#### 2.1. Sites d'étude et dispositifs expérimentaux

Six sites expérimentaux ont été sélectionnés dans le sud du Québec, le long d'un gradient longitudinal d'est en ouest, couvrant différentes conditions climatiques et édaphiques (tableau 1). Cinq sites sont situés dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune et un site dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune à dominance feuillue. Les sols font partie des grands ordres des brunisols et des podzols (Soil Classification Working Group, 1998).

Les sites ont été choisis dans le but de comparer quatre niveaux d'intensité de perturbations issus des traitements de régénération qui sont les suivants : témoin (T, nombre de parcelles expérimentales ; N = 21), coupe de jardinage par pied d'arbres (CJ, N = 13) avec pour objectif un taux moyen de prélèvement de la surface terrière d'environ 30%, coupe de jardinage par grandes trouées (CJT, N = 15) d'une superficie d'ouverture variant de 1500 m<sup>2</sup> à 2500 m<sup>2</sup> et coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage (CJTS, N = 17) d'une superficie équivalente aux CJT (tableau 1). Toutes les coupes ont été réalisées à l'automne, entre les mois de septembre et de novembre.

Considérant la difficulté de trouver des vieilles forêts référence pour chaque site étudié et l'importante variabilité spatiale des conditions environnementales et des communautés végétales, nous avons choisi comme témoin des forêts non exploitées pour leur bois depuis au moins 80 ans. De ce fait, nos témoins ne peuvent être

considérés comme des vieilles forêts ou forêts primaires. Dans l'ensemble des sites où la CJT a été réalisée, la récolte se caractérise par le prélèvement complet de la végétation supérieure sur la surface totale donnée. La matrice forestière environnante est laissée le plus possible intacte. De plus, dans le cas des CJT, on assume un scarifiage superficiel provenant du passage répété de la machinerie. Concernant les parcelles où un traitement de scarifiage mécanisé de l'horizon de surface a été réalisé (i.e. CJTS), les sites du Lac Marcotte et de Saint-Michel-des-Saints ont reçu immédiatement après les coupes un traitement de scarifiage par peigne. Pour les sites de Escuminac, Kipawa et Woburn, le scarifiage par poquets à l'aide d'une pelle mécanique a été réalisé l'année suivant la coupe en visant en moyenne 400 poquets (ca. 2 x 3 m) par hectare. Nous assumons que les deux traitements de scarifiage considérés dans cette étude ont tous deux générés une perturbation significative du sol. Nous avons choisi de les regrouper lors des analyses statistiques décrites plus bas. Chaque site est constitué de 3 à 6 blocs complets aléatoires dans lesquels trois à quatre traitements de régénération sont comparés (tableau 1).

## 2.2. Inventaires botaniques

Entre la fin du mois de juin et la mi-août 2019, une campagne d'inventaires de la végétation de sous-bois (i.e. herbacées, fougères et plantes ligneuses de 2 m de hauteur et moins) a été réalisée dans les 66 parcelles expérimentales distribuées dans nos six sites d'étude. Tous les individus ont été identifiés au niveau de l'espèce en utilisant la clé d'identification des plantes vasculaires de la Flore Laurentienne (Marie-Victorin et al., 2002). La nomenclature taxonomique a été standardisée à partir de la base de données des plantes vasculaire du Canada (VASCAN). Considérant la difficulté d'identifier les taxons au stade végétatif du genre *Carex* et de la famille des poacées, ils ont été regroupés sous les appellations *Carex* spp. et *Poaceae* spp.

Chaque parcelle expérimentale (figure 2), d'une superficie de 1962,5 m<sup>2</sup>, comprenait 52 points d'inventaire d'un rayon de 15 cm, séparés par 1,5 m de distance et répartis le long de quatre transects orientés en direction des azimuts (Aubin et al., 2007). Les inventaires ont été réalisés par strates (i.e. 0-50 cm, 50-100 cm, 100-150 cm et 150-200 cm). Afin de déterminer l'occurrence de chaque espèce, nous avons attribué une valeur d'occurrence de 1 pour chaque espèce présente à un point d'inventaire, pour une valeur maximale de 52 pour une même espèce au sein de la parcelle considérée (Aubin et al., 2007). Une espèce présente dans plusieurs strates d'un même point contact était considérée comme étant le même individu et donc se voyait attribuer une valeur d'occurrence de 1. Par ailleurs, à l'issue des inventaires linéaires par points contacts, nous avons procédé à un second effort d'inventaire pour l'ensemble de la parcelle afin d'attribuer un score de 0,5 pour toute espèce présente dans la parcelle mais jamais rencontrée à aucun des points d'inventaire. Ainsi, l'ensemble des occurrences répertoriées fournit une estimation de l'abondance des espèces. Pour ce faire, nous avons considéré la fréquence d'occurrence relative (%) d'une espèce au sein d'une parcelle comme la proportion de points où celle-ci était présente dans les 52 points relevés.

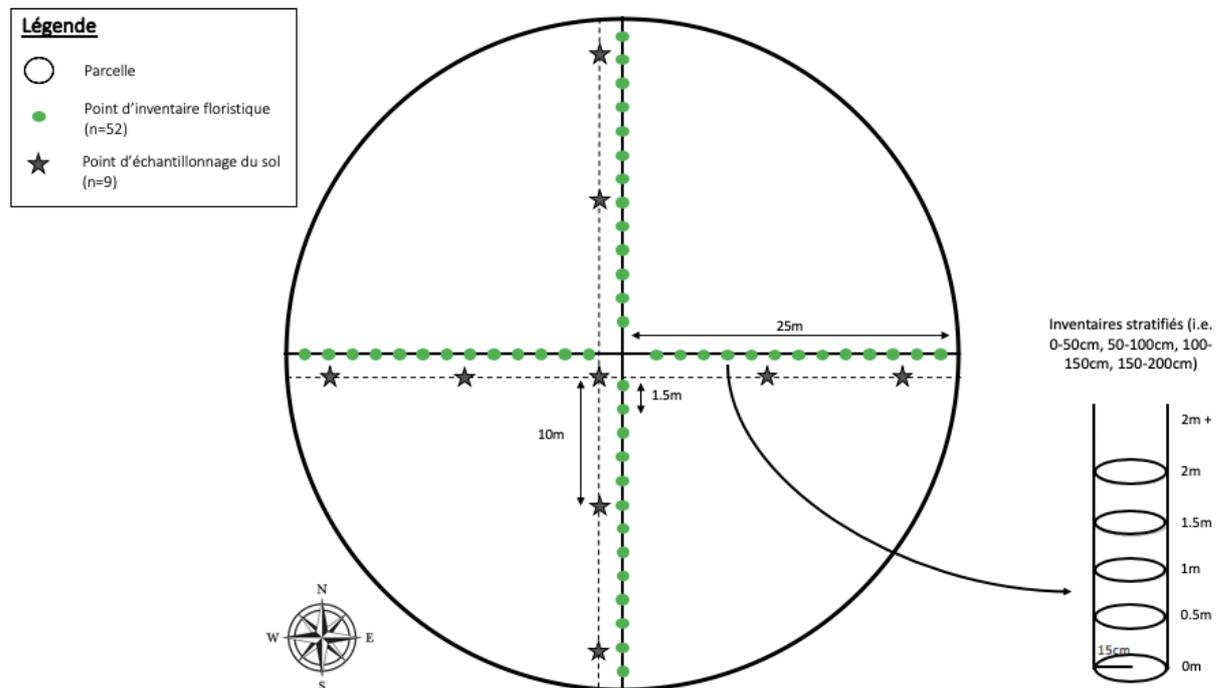


Figure 2.1. Schéma du protocole d'inventaire de la végétation et de l'échantillonnage des sols au sein d'une parcelle expérimentale.

### 2.3. Échantillonnage du sol et analyses en laboratoire

Parallèlement aux inventaires de végétation, nous avons formé dans chacune des parcelles expérimentales un échantillon composite de l'horizon organique (FH) du sol et un autre de l'horizon minéral (0-20 cm) à partir de carottes (8 cm de diamètre) prélevées dans neuf points d'échantillonnage (figure 2). L'épaisseur de l'horizon organique (FH) a aussi été mesurée aux neuf points d'échantillonnage. Les échantillons ont été séchés à l'air ambiant jusqu'à un poids constant et ont ensuite été tamisés à 2 mm. Le pH a été mesuré en utilisant un ratio sol/eau distillée de 1:2 pour le sol minéral et 1:10 pour le sol organique (Hendershot et al., 2008). Les concentrations en azote (N) et en carbone (C) total ont été mesurées par combustion à 1450 °C par détection infrarouge (C) et conductivité thermique (N) sur un analyseur TruMac CNS (LECO, St. Joseph, MI, USA). Les concentrations en phosphore extractible (P) ont été déterminées par colorimétrie (bleu molybdate) sur

des extractions de sols au Mehlich III (Zidia & Tran, 2008) avec un analyseur automatique d'ions (Lachat Instruments, Milwaukee, WI, USA). Les concentrations en bases échangeables (Ca, Mg, K, Al) ont été mesurées sur des extractions de sols au BaCl<sub>2</sub> (0,1M) avec un spectrophotomètre d'absorption atomique à flamme (Varian 220 FS, Agilent Technologies, Palo Alto, CA, USA) (Tran & Simard, 2008). Le lithium (Li) et le sélénium (Se) ont été utilisés comme catalyseurs.

Tableau 2.1. Principales caractéristiques géographiques, météorologiques, écologiques et édaphiques des six sites d'étude situés dans le sud du Québec, Canada.

Municipalité	ZEC Kipawa	Lac Gagnon (réserve faunique Papineau-Labelle)	Saint-Michel- des-Saints	Lac Marcotte (réserve faunique Mastigouche)	Woburn	Escuminac
Région administrative	Abitibi-Témiscamingue	Outaouais	Lanaudière	Mauricie	Estrie	Gaspésie
Latitude	46°52'N	46°06'N	47°01'N	46°77'N	45°21'N	48°09'N
Longitude	78°42'W	75°08'W	74°20'W	73°11'W	70°48'W	66°31'W
Température annuelle moyenne (°C)	2,7	4,6	3,1	4,1	3,9	4,0
Précipitations annuelles (mm)	956	1090	933	1070	1367	951
Type écologique <sup>1</sup> (sous-domaine)	E à BOJ (ouest)	E à BOJ (ouest)	E à BOJ (ouest)	E à BOJ (est)	E à BOJ (est)	S à BOJ
Sable (%)	53	57	53	38	53	21
Argile (%)	5	33	37	9	38	57
pH	4,5 (0,2) <sup>2</sup>	4,9 (0,3)	4,5 (0,2)	4,7 (0,2)	4,7 (0,2)	4,7 (0,2)
Traitements présents <sup>3</sup>	T ; CJ ; CJTS	T ; CJ ; CJT	T ; CJT ; CJTS	T ; CJT ; CJTS	T ; CJ ; CJT ; CJTS	T ; CJ ; CJTS
Nombre de blocs	3	6	6	3	3	3
Année du traitement de coupe	2001	2006	2000	1998	1997	1999
Année du scarifiage	2002	-	2000	1998	1998	2000

<sup>1</sup> Type écologique : E à BOJ correspond au domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, S à BOJ correspond au domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune.

<sup>2</sup> La valeur entre parenthèses correspond à l'écart type.

<sup>3</sup> Traitements présents : T correspond au traitement témoin, CJ correspond au traitement de coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT correspond au traitement de coupe de jardinage par grandes trouées et CJTS correspond au traitement de coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage.

## 2.4. Analyses des données

### 2.4.1. Effet des traitements sylvicoles sur les propriétés du sol

Nous avons cherché à identifier les facteurs et leur proportion relative à l'origine de la variance des propriétés du sol, en utilisant une analyse permutative multivariée de la variance (PERMANOVA, 999 permutations). La PERMANOVA a testé les différences de propriétés entre les traitements sylvicoles, entre les sites et pour l'interaction traitements sylvicoles et sites, le tout en contraignant les permutations au sein des blocs pour reproduire les effets aléatoires.

Les effets des traitements sylvicoles sur les propriétés du sol ont été mesurés à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes (glmm) à effets aléatoires où les sites et les blocs emboîtés dans les sites ont été considérés comme effets aléatoires et les traitements sylvicoles comme effets fixes. Une transformation logarithmique a été appliquée sur les variables qui ne rencontraient pas les critères de normalité. Le pseudo- $R^2$  marginal a été obtenu pour chacun des modèles linéaires généralisés mixtes grâce à la fonction `r.squaredGLMM` du package `MuMIn` (Bartoń, 2016).

### 2.4.2. Effet des propriétés du sol sur les communautés végétales

Les effets des propriétés du sol sur la composition des communautés et la répartition des espèces de sous-bois ont été analysés à l'aide d'analyses canoniques de redondance (dbRDA) et l'utilisation de l'indice de Sorensen pour la création des matrices de distance (Peres-Neto et al. 2006; Legendre et al. 2009). Pour ce faire, les espèces présentes dans moins de 10% ou dans plus de 90% des parcelles ont été exclues car les espèces rares ou ubiquistes ne fournissent que des informations limitées sur les préférences d'habitat et les facteurs qui influencent la cooccurrence entre espèces (Azeria et al., 2012). Enfin, étant donné le grand nombre de variables explicatives, une valeur corrigée du  $R^2$  a été calculée. Le  $R^2$  ajusté mesure la force

de la relation entre Y et X en appliquant une correction au  $R^2$  pour prendre en compte le nombre de variables explicatives.

### 2.4.3. Diversité alpha

Plusieurs mesures univariées de la diversité alpha ont été calculées afin de rendre compte de la répartition et de la distribution des espèces au sein des communautés de plantes de sous-bois. Les effets des traitements sylvicoles sur l'ensemble des indices de diversité ainsi que sur la richesse spécifique des différents niveaux de classifications fonctionnelles présentés ci-dessous ont été mesurés avec des modèles linéaires généralisés mixtes à effets aléatoires équivalents à ceux utilisés pour les propriétés du sol. Nous avons considéré la richesse spécifique (S) comme le nombre d'espèces présentes dans chacune des parcelles. L'indice de Shannon ( $H'$ ) a été calculé selon la formule suivante :  $H' = -\sum p_i \log p_i$ , où  $p_i$  correspond à l'abondance relative d'une espèce  $i$  (i.e., rapport entre la fréquence d'occurrence relative de l'espèce  $i$  et la somme de la fréquence d'occurrence relative de toutes les espèces de la parcelle). Le « nombre effectif » d'espèces (i.e. indice de vraie diversité) a ensuite été calculé selon la formule de l'exposant de l'entropie de Shannon :  $1D = \exp(H')$  (Jost, 2006). L'équitabilité (E) a été calculée selon la formule suivante :  $E = 1D / S$  (Tuomisto, 2010).

Dans un second temps, nous avons aussi comparé la richesse spécifique et la fréquence d'occurrence absolue au sein des niveaux de plusieurs classifications fonctionnelles, en rapport avec l'intensité de perturbation. Ainsi, pour chacune des parcelles et en considérant ces parcelles au sein des différents niveaux d'intensité de perturbation, nous avons i) dénombré le nombre d'espèces présentes pour chaque niveau d'une classification fonctionnelle donnée, puis ii) calculé le pourcentage de parcelles pour un traitement donné où le niveau de la classification fonctionnelle est présent par rapport au nombre total de parcelles expérimentales que possède ce même traitement. Concernant les classifications fonctionnelles, nous avons procédé à une première division des espèces en trois grands groupes fonctionnels à partir de

leur taille (i.e. arbres, arbustes, autres plantes). Nous avons ensuite affiné la classification des espèces à l'aide de la phylogénie des espèces afin de déterminer les grands types biologiques de végétation (i.e., arbres résineux, arbres feuillus, arbustes, arbrisseaux, sporophytes, monocotylédones, graminées, astérales, autres plantes herbacées). Deuxièmement, nous avons regroupé les espèces selon leur mode de reproduction (i.e., reproduction végétative, reproduction sexuée ou les deux). En effet, la façon dont une espèce se reproduit peut lui conférer une aptitude à résister aux stress. Troisièmement, les espèces ont été regroupées selon trois niveaux d'exigence à la lumière (i.e. intolérance à l'ombre, tolérance moyenne, tolérance à l'ombre). L'ensemble des informations permettant de constituer ces classifications provient de la base de données du réseau TOPIC.

Enfin, une analyse des espèces indicatrices de plantes de sous-bois a été réalisée pour chaque type de traitement. Cette analyse repose sur la combinaison de la moyenne des abondances d'une espèce et de sa fréquence d'occurrence pour un même traitement (pourcentage de parcelles pour un traitement donné où l'espèce est présente) (Borcard et al., 2011). Ainsi, les espèces qui ont un IndVal supérieur à 0,50 et une valeur de  $P < 0,05$  peuvent être considérées comme « espèces indicatrices » (i.e. espèces caractéristiques de conditions particulières). Les espèces qui ont un IndVal compris entre 0,25 et 0,50 et une valeur de  $P < 0,05$  peuvent être considérées comme « espèces détectrices » (i.e. espèces donnant des informations sur des changements et la direction de ces changements de la qualité d'un habitat) (Mestre et al., 2017).

#### 2.4.4. Diversité bêta

La diversité bêta a été mesurée pour quantifier l'ampleur de l'hétérogénéité entre toutes les parcelles d'un même traitement sylvicole de régénération, entre les parcelles de traitements différents ainsi qu'entre les sites (figure 3). À l'intérieur d'un même traitement, la diversité bêta ( $B_{\text{within\_Trait}}$ ) a été calculée de façon univariée (Anderson et al., 2011). Plus précisément, pour chaque traitement,

$B_{\text{within\_Trait}}$  a été calculé comme la diversité alpha (1D) mesurée à l'échelle de la parcelle divisée par la moyenne de 1D calculée pour chacune des trois parcelles du traitement considéré (figure 3) (Royer-Tardif et al., 2018). Pour comparer la diversité bêta entre les traitements de régénération, nous avons considéré la  $B_{\text{between\_Trait}}$  comme la dispersion multivariée de la composition de la végétation (Anderson et al., 2006) en calculant la distance moyenne au centroïde pour toutes les parcelles d'un même traitement. Pour comparer la diversité bêta entre les sites pour chacun des traitements, nous avons considéré la  $B_{\text{between\_Site}}$  comme la dispersion multivariée de la composition de la végétation en calculant la distance moyenne entre les centroïdes des sites pour un même traitement. Les deux calculs de distance ont été effectués à partir de la matrice de distance euclidienne correspondant à la distance au centroïde (dcen) (Anderson et al., 2011).

Après les calculs des distances moyennes aux centroïdes pour la  $B_{\text{between\_Trait}}$  et la  $B_{\text{between\_Site}}$ , nous avons testé les différences de composition entre les traitements de régénération en utilisant une analyse permutative multivariée de la variance (PERMANOVA, basée sur 999 permutations) de matrices de distances calculées à partir de la distance de Hellinger. La PERMANOVA a testé les différences d'assemblages entre les traitements sylvicoles, entre les sites et pour l'interaction traitements sylvicoles et sites. Lorsque la PERMANOVA a détecté des différences significatives entre les traitements ou entre les sites, nous avons effectué des tests de comparaisons multiples et les valeurs de  $P$  ont été ajustées en utilisant la méthode séquentielle Holm-Bonferroni. Un résultat significatif dans la PERMANOVA peut indiquer des différences d'assemblage d'espèces entre les traitements, des différences de dispersion intra-traitement (i.e. une hétérogénéité de la dispersion multivariée au sein des groupes), ou les deux. Pour interpréter correctement les résultats, nous avons donc utilisé la fonction PERMDISP lorsque la PERMANOVA était significative afin de tester l'homogénéité de la dispersion multivariée. Lorsque PERMDISP a détecté des différences significatives, nous avons utilisé la fonction TukeyHSD() pour comparer les moyennes deux-à-deux des différents traitements de régénération. Finalement, nous avons réalisé la décomposition de la diversité

bêta en trois composantes : remplacement des espèces, différence de richesse spécifique et similarité de la composition à partir de l'indice de dissimilarité de Sorensen et de données de présence-absence.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R version 3.5.2; R Core Team, 2017). Les modèles mixtes à effets aléatoires ont été réalisés avec la fonction `glmmTMB()`, issue du package `glmmTMB`. Les tests post-hoc de Tukey pour les modèles linéaires généralisés à effets aléatoires ont été réalisés avec la fonction `TukeyHSD()` ou `glht()`, provenant du package `multcomp`. Les transformation d'Hellinger ont été faite avec la fonction `decostand()`, les analyses de dispersion multivariée ont été réalisées avec `betadisper()`, les positions des centroïdes ont été testées avec `adonis2()`, toutes ces fonctions provenant du package `vegan`. Le partitionnement de la diversité beta a été réalisée avec la fonction `beta.pair()` provenant du package `betapart` (Baselga, 2010, 2012) et les graphiques ternaires ont été effectués à l'aide de la fonction `triangle.plot` provenant du package `ade4`.

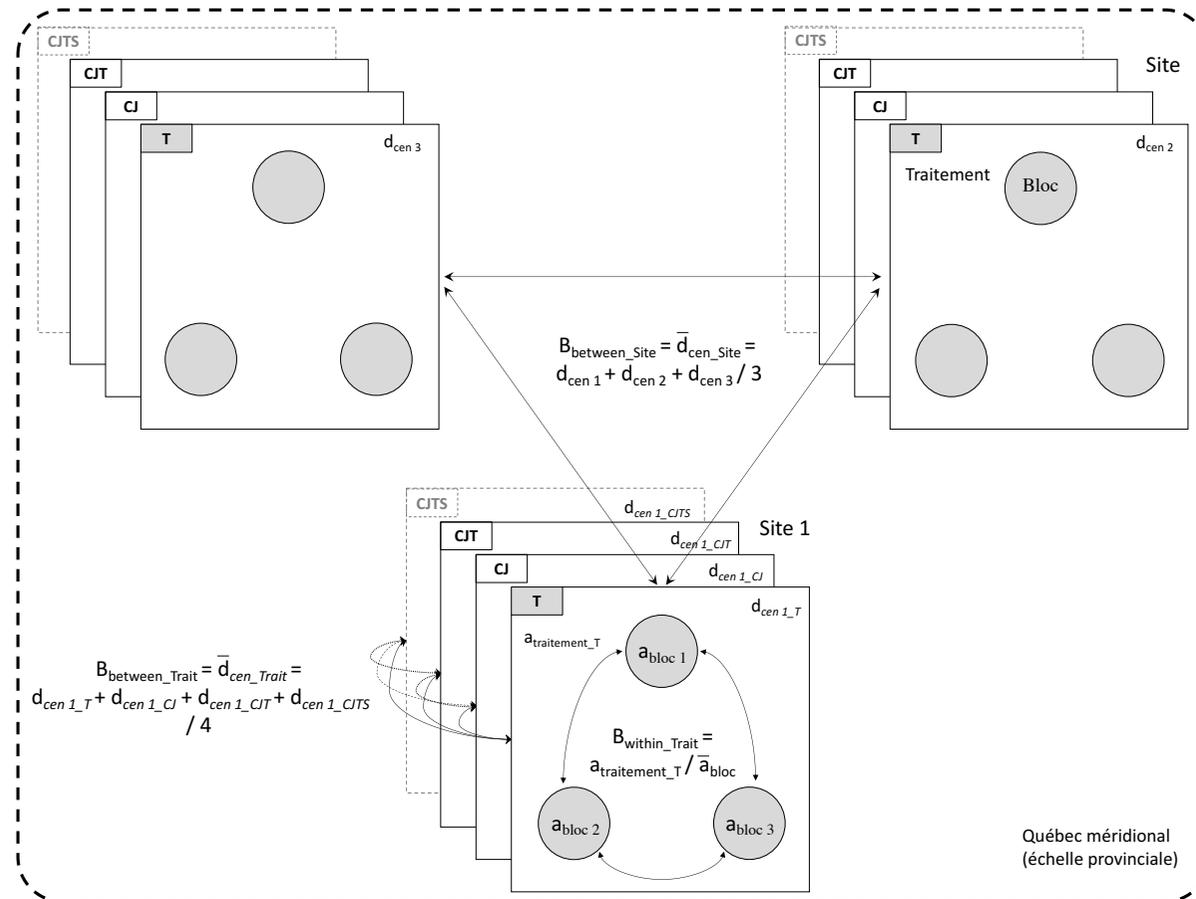


Figure 2.2. Différentes échelles spatiales impliquées dans les calculs de la diversité bêta. La diversité bêta a été calculée à l'intérieur de chaque site pour un même traitement ( $B_{within\_Trait}$ ), à l'intérieur de chaque site entre les différents traitements ( $B_{between\_Trait}$ ) et entre les sites pour un même traitement ( $B_{between\_Site}$ ), adapté de Royer-Tardif et al. (2018). T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage.

## CHAPITRE III

### RÉSULTATS

#### 3.1. Effets des traitements de régénération sur les propriétés du sol

Selon le test de partitionnement de la variance multivariée (PERMANOVA), les sites expliquaient une part importante de la variation des propriétés du sol ( $R^2 = 0,36$ ,  $P < 0,001$ ). À eux seuls, les traitements ont eu un effet faible mais significatif sur la variation de ces propriétés ( $R^2 = 0,05$ ,  $P = 0,039$ ) (tableau 2). Les tests de comparaison deux-à-deux n'ont montré aucune différence significative des propriétés du sol entre chacune des paires de traitements (tableau 3). L'analyse univariée de l'effet des traitements sur chacune des propriétés du sol, en contrôlant l'effet des sites et des blocs, a révélé des différences significatives entre les traitements pour l'épaisseur de l'horizon FH, le ratio C/N et le contenu en K dans l'horizon organique ainsi que le contenu en P dans l'horizon minéral (tableau 4). Dans l'horizon organique, l'épaisseur de l'horizon FH était inférieure de façon non significative de 27% dans les CJT par rapport aux forêts témoins. Nos analyses montrent que la combinaison de la CJT avec le scarifiage n'a pas eu d'effet supplémentaire significatif sur l'épaisseur de l'horizon FH par rapport à la CJT. On a tout de même observé une diminution moyenne de près de 2 cm de l'épaisseur de l'horizon FH dans les CJTS comparativement aux CJT. L'épaisseur de l'horizon FH était significativement plus faible dans les CJTS en comparaison aux T. Le ratio C/N et le contenu en K dans l'horizon organique des forêts témoins étaient

supérieurs à ceux dans les CJTS. Dans l'horizon minéral, le contenu en P dans les CJT était trois fois supérieur à celui dans les forêts témoins.

Tableau 3.1. Partition de la variance multivariée (PERMANOVA) des propriétés du sol, de l'assemblage des espèces et de l'assemblage des types biologiques en fonction des traitements de régénération, des sites et de leur interaction.

Source de la variance	Propriétés du sol		Assemblage des espèces		Assemblage des types biologiques	
	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P
Traitements	<b>0,05</b>	<b>0,039</b>	<b>0,07</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>0,10</b>	<b>&lt; 0,001</b>
Sites	<b>0,36</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>0,44</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>0,35</b>	<b>&lt; 0,001</b>
Traitements * Sites	0,08	0,848	<b>0,10</b>	<b>0,046</b>	<b>0,13</b>	<b>0,050</b>
Résidus	0,50		0,39		0,42	

Tableau 3.2. Comparaison deux-à-deux (test Tukey HSD) des traitements de régénération en fonction de la variation des propriétés du sol, de l'assemblage des espèces et des types biologiques.

Paires	Propriétés du sol		Assemblage des espèces		Assemblage des types biologiques	
	P	P ajusté	P	P ajusté	P	P ajusté
T vs CJ	0,070	0,420	0,442	1,000	0,212	1,000
T vs CJT	0,584	1,000	0,133	0,798	0,030	0,180
T vs CJTS	0,588	1,000	0,008	<b>0,048</b>	0,004	<b>0,024</b>
CJ vs CJT	0,068	0,408	0,261	1,000	0,156	0,936
CJ vs CJTS	0,212	1,000	0,012	0,072	0,018	0,108
CJT vs CJTS	0,951	1,000	0,164	0,984	0,295	1,000

T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage.

Tableau 3.3. Propriétés du sol (moyennes des valeurs, des pourcentages, des concentrations et des ratios des propriétés du sol mesurées) dans les horizons organique et minéral en fonction des traitements de régénération.

Horizon	Propriété	Témoin	Coupe de jardinage par pied d'arbres	Coupe de jardinage par grandes trouées	Coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage
Organique	Épaisseur FH (cm)	9,0 (7,5) a	7,4 (5,4) ab	6,6 (4,7) ab	4,9 (3,8) b **
	pH	4,6 (0,6)	4,5 (0,5)	4,8 (0,4)	4,7 (0,4)
	C (%)	34,9 (14,6)	30,8 (11,5)	32,0 (11,6)	28,5 (9,7)
	N (%)	1,7 (0,7)	1,6 (0,5)	1,8 (0,6)	1,6 (0,5)
	C/N	19,8 (4,1) a	19,4 (3,9) ab	17,6 (1,7) ab	17,7 (3,8) b **
	P (mg·kg <sup>-1</sup> )	33,6 (27,0)	26,9 (21,7)	27,1 (17,7)	30,0 (22,6)
	K (mg·kg <sup>-1</sup> )	325,3 (261,1) a	217,5 (271,4) ab	244,4 (146,3) ab	257,0 (144,0) b **
	Ca (mg·kg <sup>-1</sup> )	2008,1 (1362,3)	2323,1 (1622,3)	2176,8 (1434,9)	2159,9 (1317,0)
	Mg (mg·kg <sup>-1</sup> )	222,8 (134,4)	251,9 (79,9)	284,0 (237,3)	231,1 (140,9)
	Al (mg·kg <sup>-1</sup> )	1007,0 (856,7)	977,1 (608,0)	920,9 (626,0)	1169,6 (605,5)
Minéral	pH	4,6 (0,2)	4,8 (0,3)	4,6 (0,2)	4,6 (0,2)
	C (%)	4,9 (2,1)	3,3 (1,2)	5,0 (1,7)	4,5 (2,3)
	N (%)	0,30 (0,15)	0,21 (0,08)	0,30 (0,10)	0,28 (0,15)
	C/N	16,8 (4,4)	16,8 (4,7)	16,6 (2,3)	16,7 (5,0)
	P (mg·kg <sup>-1</sup> )	5,3 (3,4) b	8,6 (13,4) ab	15,6 (19,2) a **	13,8 (19,4) ab *
	K (mg·kg <sup>-1</sup> )	46,0 (18,8)	49,0 (20,2)	41,2 (19,5)	39,2 (15,1)
	Ca (mg·kg <sup>-1</sup> )	159,5 (165,2)	274,1 (248,3)	213,0 (170,4)	174,1 (212,3)
	Mg (mg·kg <sup>-1</sup> )	22,3 (16,6)	31,2 (17,7)	25,8 (27,5)	22,3 (26,5)
Al (mg·kg <sup>-1</sup> )	1902,2 (423,0)	1600,0 (397,5)	1951,7 (476,8)	1925,0 (329,4)	

Les valeurs entre parenthèses expriment l'écart-type de la moyenne. Les moyennes d'une même ligne avec des lettres différentes sont significativement différentes à l'issue du test de Tukey ( $P < 0,05$ ). Un ou plusieurs astérisques indiquent la significativité entre le traitement de régénération considéré et le témoin : \*\*\*  $P < 0,001$  ; \*\*  $P < 0,01$  ; \*  $P < 0,05$ .

### 3.2. Effets des traitements de régénération sur la diversité alpha des communautés de plantes de sous-bois

Au total, 149 espèces ont été identifiées dans l'ensemble des relevés floristiques (Annexe A). Nous avons dénombré en moyenne 30 espèces dans les parcelles T, 31 espèces dans les parcelles CJ, 34 espèces dans les parcelles CJT et 34 espèces dans les parcelles CJTS. La richesse spécifique dans les CJT et les CJTS était supérieure à celle dans les forêts témoins ( $P = 0,005$ , figure 4). L'indice d'équitabilité dans les forêts T et les CJ était supérieur à celui dans les CJTS ( $P < 0,001$ ). L'indice de vraie diversité (1D) ne différait pas en fonction des traitements de régénération.

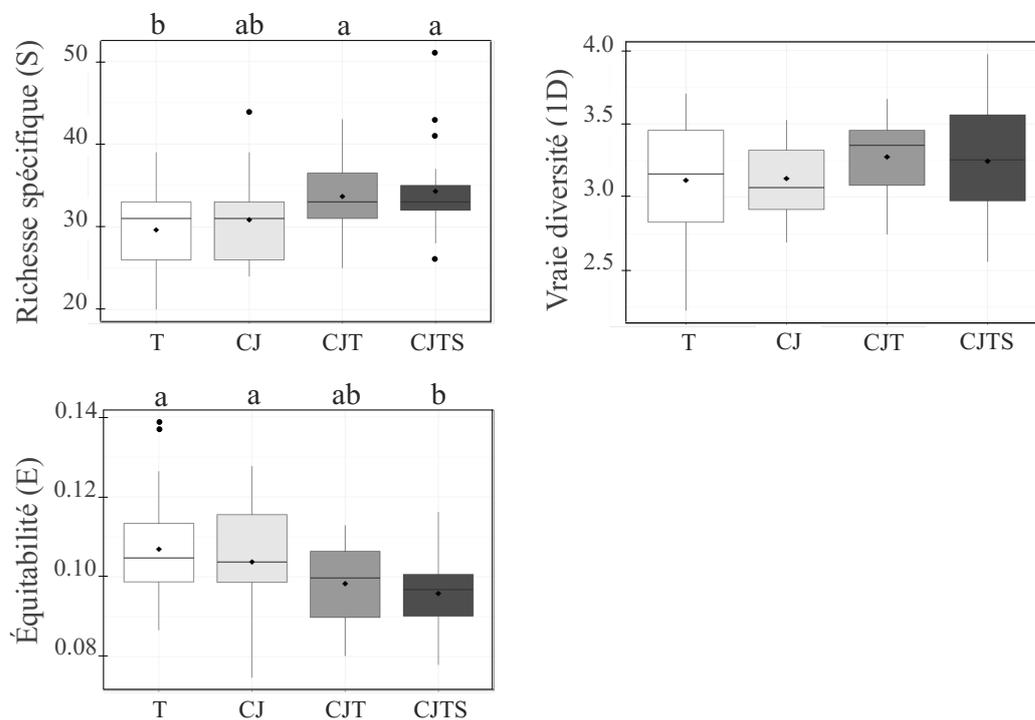


Figure 3.1. Richesse spécifique (S), vraie diversité (1D) et indice d'équitabilité (E) des communautés de plantes de sous-bois du sud du Québec en fonction des traitements de régénération (T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage). Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes à l'issue du test de Tukey ( $P < 0,05$ ). Les bords supérieurs et inférieurs des cases indiquent les 75<sup>ème</sup> et 25<sup>ème</sup> centiles, les lignes horizontales à l'intérieur des cases indiquent la médiane, les moustaches en dessous et au-dessus des cases indiquent les 10<sup>ème</sup> et 90<sup>ème</sup> centiles, les points indiquent les valeurs aberrantes et les puces indiquent les moyennes.

### 3.3. Effets des traitements de régénération sur la richesse spécifique et la fréquence d'occurrence des classifications fonctionnelles des communautés de plantes de sous-bois

L'augmentation de l'intensité des traitements de régénération a eu des effets significatifs sur la richesse spécifique et la fréquence d'occurrence des classifications fonctionnelles relatives au type biologique, à la tolérance à l'ombre et au mode de reproduction (tableau 5). Plus précisément, la richesse spécifique des arbrisseaux et des graminées ainsi que la fréquence d'occurrence des arbrisseaux dans les CJTS étaient supérieures à celles dans les autres traitements. La fréquence d'occurrence des graminées dans les CJT et les CJTS était supérieure à celle dans les forêts témoins et les CJ. La richesse spécifique des espèces à reproduction exclusivement végétative et des espèces intolérantes à l'ombre dans les CJT et les CJTS était supérieure à celle dans les forêts témoins et les CJ. La richesse spécifique des espèces qui possèdent les deux modes de reproduction (i.e. reproduction sexuée et végétative) et la fréquence d'occurrence des espèces intolérantes à l'ombre dans les CJTS étaient supérieures à celles dans les CJ.

### 3.4. Effets des traitements sur la diversité bêta des communautés de plantes de sous-bois entre les traitements de régénération ( $B_{\text{between\_Trait}}$ )

Selon le test de partitionnement de la variance, les traitements de régénération expliquaient une part moins importante de la variation de l'assemblage des communautés de plantes de sous-bois et des types biologiques que les sites (tableau 2). L'interaction entre les traitements de régénération et les sites était également significative mais de façon marginale. La comparaison des traitements deux-à-deux réalisée à la suite du partitionnement de la variance a indiqué que l'assemblage des plantes de sous-bois ( $P = 0,048$ ) et l'assemblage des types biologiques ( $P = 0,024$ ) dans les forêts témoins différaient significativement de ceux dans les CJTS. Un test

de PERMDISP n'a révélé aucune différence significative de dispersion des assemblages des espèces entre les traitements ( $P = 0,10$ ). Néanmoins, nous avons observé que la distance au centroïde dans les T et les CJ tendait à être supérieure à celle dans les CJT et les CJTS (figure 5). Un second test de PERMDISP n'a révélé aucune différence significative de dispersion des assemblages des types biologiques entre les traitements ( $P = 0,21$ ).

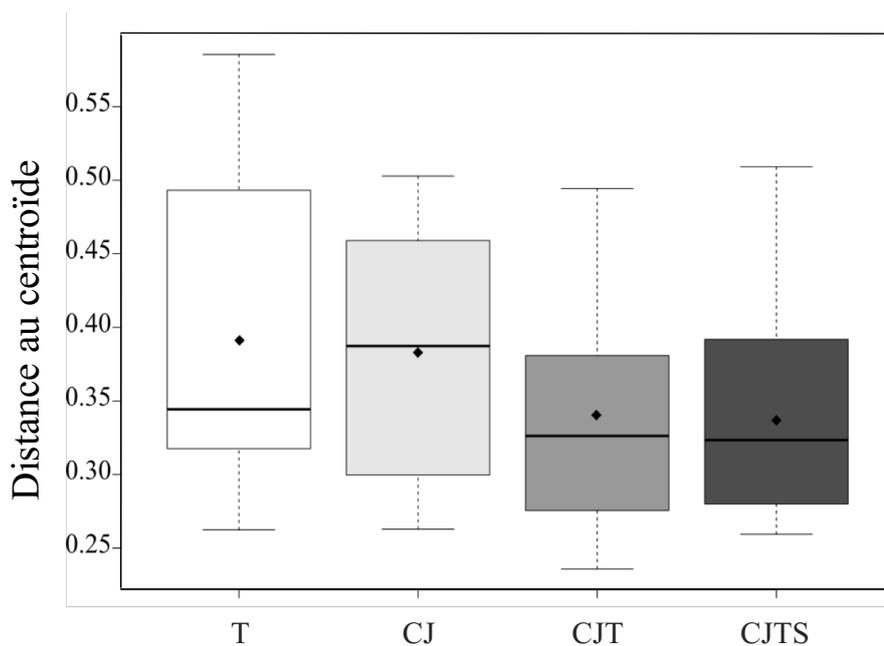


Figure 3.2. Analyse multivariée de la variance pour la diversité bêta entre les traitements de régénération ( $B_{\text{between\_Trait}}$ ) et distances au centroïde en fonction des traitements de régénération (T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage). Les explications de la représentation graphique des boîtes à moustache sont fournies à la figure 3.1.

### 3.5. Effets des propriétés du sol sur la variation des communautés de plantes de sous-bois et des types biologiques

L'analyse de redondance (db-RDA) a montré que les propriétés du sol étaient significativement associées à la composition et la répartition des communautés d'espèces de plantes de sous-bois ( $P < 0,001$ ). Après correction et ajustement de la valeur de  $R^2$ , les propriétés du sol ont expliqué 27% de la variation des

communautés de plantes de sous-bois ( $R^2_{adj} = 0,268$ ,  $P < 0,001$ ). Une sélection des variables explicatives a montré qu'une combinaison de cinq propriétés (C/N, P, Mg dans l'horizon organique et C et Mg dans l'horizon minéral ;  $P < 0,001$ ) permettait d'expliquer une part importante de la variation des communautés de plantes de sous-bois en plus de l'âge de la perturbation.

Les propriétés du sol étaient aussi significativement associées à la composition et à la répartition des types biologiques ( $P < 0,001$ ). Après correction et ajustement de la valeur de  $R^2$ , les propriétés du sol ont permis à elles seules d'expliquer 30% de la variation de l'assemblage des types biologiques ( $R^2_{adj} = 0,304$ ). Une sélection des variables explicatives a permis d'obtenir un modèle plus parcimonieux avec un pouvoir prédictif équivalent au modèle intégrant l'ensemble des propriétés du sol. Ce modèle composé d'une combinaison de cinq propriétés du sol (C/N, P et Mg dans l'horizon organique et N et Mg dans l'horizon minéral) permettait d'expliquer 28% de la variation de l'assemblage des types biologiques ( $R^2_{adj} = 0,281$ ,  $P < 0,001$ ). Le triplot de la db-RDA montre que les parcelles d'un même traitement de régénération étaient relativement regroupées. Par ailleurs, les différents niveaux d'intensité de traitements de régénération se répartissent assez clairement sur le 2<sup>ème</sup> axe du triplot (figure 6b), surtout en lien avec le temps depuis la perturbation puis le ratio C/N dans l'horizon organique et la concentration en N dans l'horizon minéral. La db-RDA nous informe aussi que l'assemblage et la répartition des types biologiques était principalement dépendante des variables associées au premier axe de l'ordination, à savoir le ratio C/N et le P dans l'horizon organique et le Mg dans les horizons organique et minéral (figure 6d). L'abondance des conifères était positivement corrélée au ratio C/N. L'abondance des arbres feuillus était négativement corrélée au ratio C/N et positivement corrélée au contenu en Mg et au pH du sol. L'abondance des arbrisseaux et des graminées était positivement corrélée au temps écoulé depuis le traitement de régénération. L'abondance des sporophytes et l'abondance des autres plantes herbacées étaient positivement corrélées à l'épaisseur de l'horizon FH.

Tableau 3.4. Richesse spécifique moyenne (S) et fréquence d'occurrence moyenne (F) (i.e. proportion de parcelles pour un traitement donné où le niveau de la classification fonctionnelle est présent) au sein de chaque niveau des classifications fonctionnelles en fonction des traitements de régénération (T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage).

Type biologique	Indice	T	CJ	CJT	CJTS
Conifères	<i>S</i>	1,7 (1,0)	1,5 (1,1)	1,4 (0,9)	1,3 (1,3)
	<i>F</i>	0,34 (0,25)	0,31 (0,22)	0,28 (0,30)	0,27 (0,32)
Feuillus	<i>S</i>	3,2 (0,8)	3,2 (0,9)	3,8 (0,9)	3,5 (1,3)
	<i>F</i>	0,46 (0,33)	0,46 (0,45)	0,54 (0,33)	0,50 (0,33)
Arbustes	<i>S</i>	5,2 (1,7)	4,3 (1,4)	5,7 (1,9)	6,0 (1,9)
	<i>F</i>	0,43 (0,27)	0,36 (0,25)	0,48 (0,29)	0,50 (0,28)
Arbrisseaux	<i>S</i>	<b>1,3 (0,9) b</b>	<b>1,8 (0,9) b</b>	<b>1,7 (1,0) b</b>	<b>2,1 (0,9) a *</b>
	<i>F</i>	<b>0,33 (0,23) b</b>	<b>0,44 (0,29) b</b>	<b>0,43 (0,25) b</b>	<b>0,53 (0,28) a</b>
Astérales	<i>S</i>	1,3 (0,9)	1,1 (1,1)	1,6 (1,1)	1,1 (0,8)
	<i>F</i>	0,32 (0,25)	0,27 (0,18)	0,40 (0,26)	0,28 (0,22)
Graminées	<i>S</i>	<b>0,9 (0,8) b</b>	<b>0,8 (0,8) b</b>	<b>1,3 (0,6) b</b>	<b>1,6 (0,6) a **</b>
	<i>F</i>	<b>0,45 (0,24) b</b>	<b>0,42 (0,16) b</b>	<b>0,63 (0,42) a</b>	<b>0,79 (0,12) a</b>
Monocotylédones	<i>S</i>	4,5 (1,6)	4,2 (1,6)	4,3 (1,7)	4,9 (1,6)
	<i>F</i>	0,50 (0,27)	0,54 (0,26)	0,48 (0,26)	0,55 (0,34)
Sporophytes	<i>S</i>	4,1 (1,6)	3,4 (1,5)	4,5 (1,6)	4,9 (1,6)
	<i>F</i>	0,37 (0,28)	0,32 (0,26)	0,41 (0,27)	0,45 (0,27)
Autres plantes à fleurs	<i>S</i>	5,5 (2,9)	6,6 (2,1)	6,2 (2,0)	6,3 (1,9)
	<i>F</i>	0,26 (0,25)	0,32 (0,25)	0,30 (0,25)	0,30 (0,28)
<b>Mode de reproduction</b>					
Végétative	<i>S</i>	<b>14,3 (4,1) b</b>	<b>15,3 (2,9) b</b>	<b>15,4 (3,2) b</b>	<b>16,6 (2,0) a *</b>
	<i>F</i>	0,36 (0,27)	0,38 (0,28)	0,39 (0,29)	0,41 (0,33)
Sexuée et végétative	<i>S</i>	<b>10,0 (2,2) ab</b>	<b>9,3 (2,4) b</b>	<b>11,8 (2,6) a *</b>	<b>12,7 (3,5) a *</b>
	<i>F</i>	0,41 (0,28)	0,38 (0,29)	0,47 (0,26)	0,48 (0,25)
Sexuée	<i>S</i>	2,5 (0,7)	2,2 (1,3)	2,6 (1,0)	2,7 (1,1)
	<i>F</i>	0,31 (0,18)	0,27 (0,15)	0,33 (0,25)	0,32 (0,29)
<b>Tolérance à l'ombre</b>					
Intolérance à l'ombre	<i>S</i>	<b>1,0 (1,3) b</b>	<b>0,6 (0,9) b</b>	<b>2,0 (1,1) a *</b>	<b>2,5 (1,3) a ***</b>
	<i>F</i>	<b>0,15 (0,09) ab</b>	<b>0,09 (0,09) b</b>	<b>0,29 (0,18) ab</b>	<b>0,35 (0,20) a *</b>
Tolérance intermédiaire	<i>S</i>	6,9 (1,9)	6,9 (2,6)	7,5 (2,2)	8,1 (2,0)
	<i>F</i>	0,34 (0,25)	0,34 (0,26)	0,37 (0,27)	0,41 (0,27)
Tolérance à l'ombre	<i>S</i>	19,8 (5,3)	20,2 (4,6)	21,1 (4,9)	21,2 (3,1)
	<i>F</i>	0,41 (0,27)	0,42 (0,27)	0,44 (0,29)	0,44 (0,32)

Les valeurs entre parenthèses expriment l'écart-type de la moyenne. Les moyennes d'une même ligne avec des lettres différentes sont significativement différentes à l'issue du test de Tukey ( $P < 0,05$ ). Un ou plusieurs astérisques indiquent la significativité entre le traitement de régénération considéré et le témoin : \*\*\*  $P < 0,001$  ; \*\*  $P < 0,01$  ; \*  $P < 0,05$ .

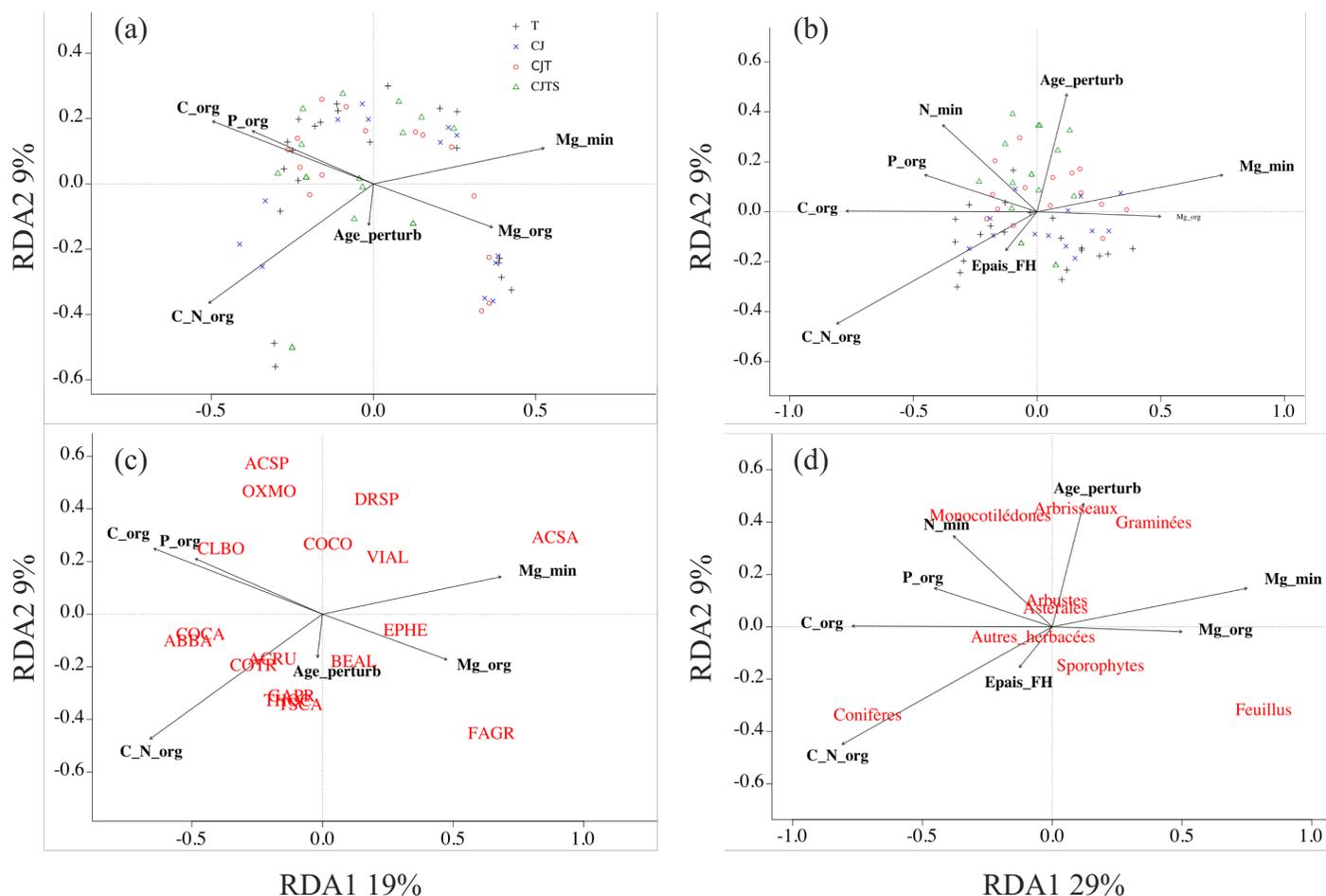


Figure 3.3. Triplot des analyses canoniques de redondance (RDA) montrant les relations existantes entre les propriétés du sol et les communautés de plantes de sous-bois. Les panneaux (a) et (b) représentent l'ordination des parcelles respectivement pour les données des espèces et des types biologiques. Les panneaux (c) et (d) représentent respectivement les espèces situées en-dehors du cercle de contribution relative et les types biologiques en fonction des propriétés du sol contribuant de manière significative aux modèles. Les traitements échantillonnés sont indiqués par des symboles (T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage), les variables explicatives par des flèches et les espèces de plantes de sous-bois par leur code à quatre lettres. Voir *Annexe A* la signification des codes à quatre lettres des espèces. Les pourcentages de variance le long de chacun des axes correspondent au  $R^2$ .

### 3.6. Effet des traitements sur la diversité bêta entre les sites ( $B_{\text{between\_Sites}}$ )

Les traitements sylvicoles ont un effet significatif sur la diversité bêta entre les sites ( $P = 0,018$ ). En effet, la diversité bêta entre les sites diminue à mesure que les traitements sylvicoles s'intensifient. Nos résultats montrent que la CJT entraîne une première baisse non significative de la diversité bêta alors que l'application supplémentaire d'un traitement de préparation du terrain entraîne une baisse significative de la diversité bêta entre les sites (figure 7). Le test de Tukey nous montre une différence significative de la distance entre les sites en fonction du traitement entre les T et les CJTS ( $P = 0,027$ ) et entre les CJ et les CJTS ( $P = 0,039$ ).

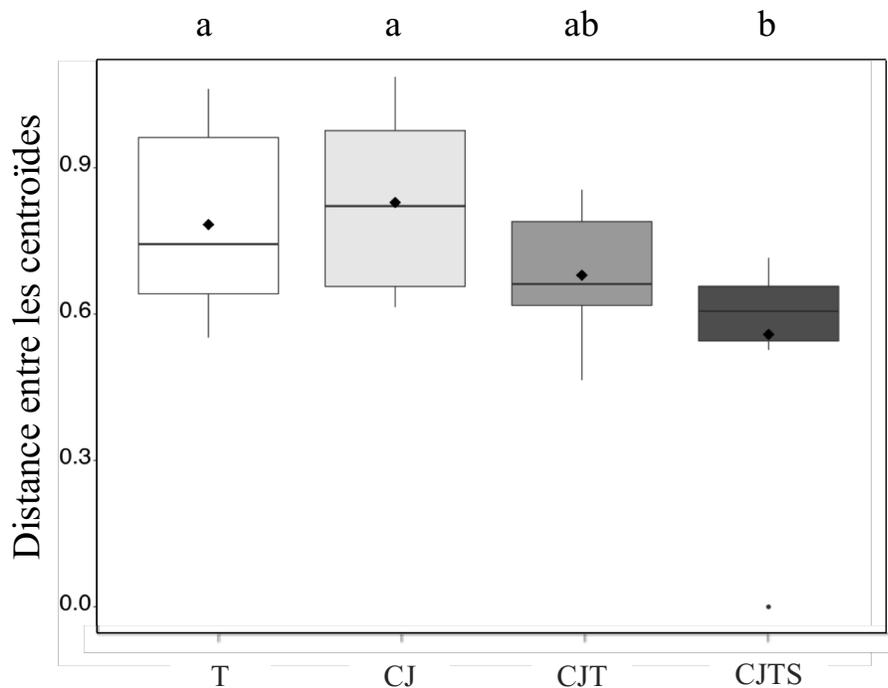


Figure 3.4. Distances moyennes entre les centroïdes provenant de l'analyse multivariée de la variance pour la diversité beta entre les sites ( $B_{\text{between\_Site}}$ ) en fonction des traitements de régénération étudiés (T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage). Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes à l'issue du test de Tukey ( $P < 0,05$ ). Les explications de la représentation graphique des boîtes à moustache sont fournies à la figure 4.

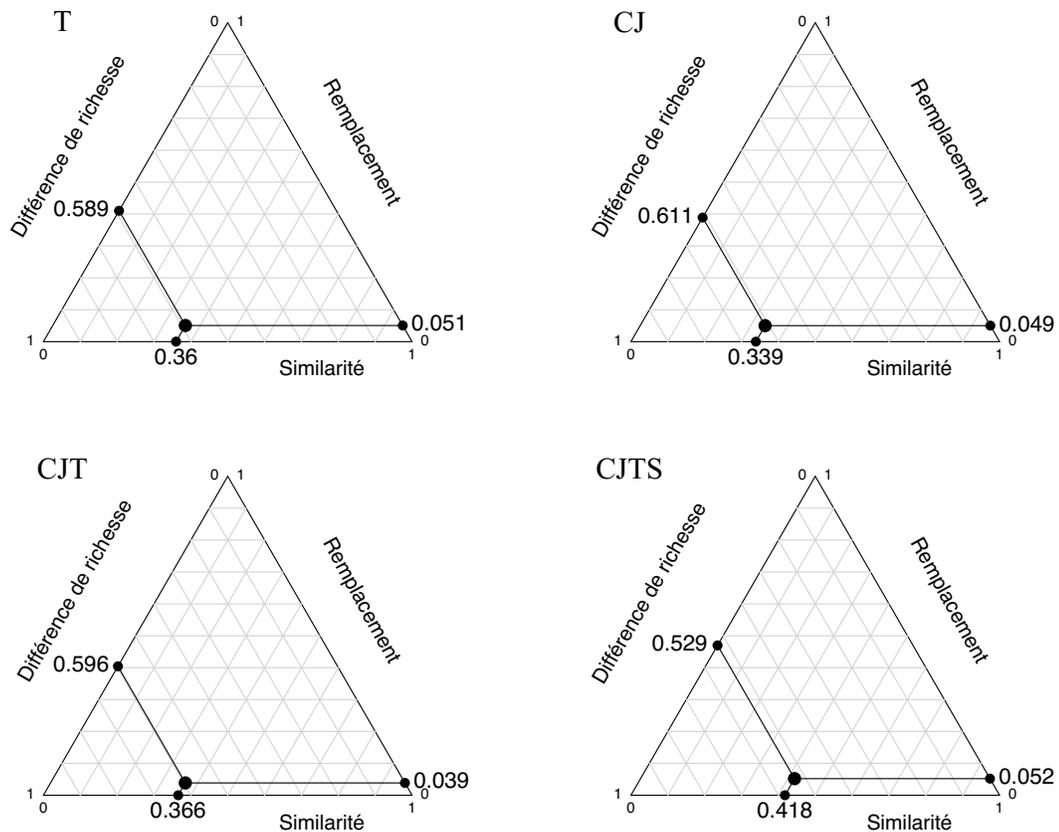


Figure 3.5. Contribution relative des trois principales composantes de la diversité bêta en fonction des traitements de régénération : la similarité de la composition en espèces, la différence de richesse spécifique et le remplacement des espèces. Le point à l'intérieur des triangles représente le centroïde et les points situés sur les faces du triangle représentent les moyennes pour les trois composantes de la diversité bêta. Les différents panneaux représentent les traitements de régénération étudiés (T: témoin ; CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres ; CJT: coupe de jardinage par grandes trouées ; CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage).

Le partitionnement de la diversité bêta nous informe que les différences de diversité bêta au sein d'un même traitement suivaient un même patron pour les quatre traitements. Plus précisément, les changements de composition observés entre les parcelles des forêts aménagées par un même traitement de régénération étaient en grande partie le résultat de différences de richesse spécifique (figure 8). Par ailleurs, le partitionnement de la diversité bêta pour les forêts aménagées par la CJTS nous informe

que la similarité comptait pour 42% des changements de composition en espèces entre les différentes forêts de CJTS alors que la différence de richesse spécifique comptait pour 53%. Dans les CJTS, la similarité des espèces était plus élevée et le nombre d'espèces présentes plus constant comparativement aux autres traitements.

Le nombre d'espèces indicatrices (i.e. espèces caractéristiques de conditions particulières) et d'espèces détectrices (i.e. espèces donnant des informations sur des changements de qualité d'un habitat) variait selon l'intensité des traitements de régénération (tableau 6). Plus d'espèces indicatrices et détectrices ont été observées dans les CJT et les CJTS que dans les forêts témoins et les CJ.

Tableau 3.5. Analyse des espèces indicatrices ou genres indicateurs pour les plantes de sous-bois pour chaque type de traitement à partir de la fonction IndVal.

Espèces	T	CJ	CJT	CJTS
<i>Lycopodium lucidulum</i>	0,43 (0,042)			
<i>Acer saccharum</i>		0,44 (0,044)		
<i>Acteae rubra</i>		0,32 (0,031)		
<i>Sambucus racemosa</i>			0,61 (0,004)	
<i>Betula alleghaniensis</i>			0,53 (0,003)	
<i>Carex</i> spp.			0,52 (0,009)	
<i>Viola</i> spp.			0,47 (0,016)	
<i>Aster</i> spp.			0,44 (0,016)	
<i>Populus balsamifera</i>			0,23 (0,046)	
<i>Diervilla lonicera</i>				0,52 (0,009)
<i>Maianthemum canadense</i>				0,45 (0,034)
<i>Maianthemum racemosum</i>				0,42 (0,011)
<i>Rubus idaeus</i>				0,42 (0,010)
<i>Prunus pensylvanica</i>				0,35 (0,016)
<i>Prunus serotina</i>				0,33 (0,007)

Les valeurs entre parenthèses expriment la valeur de  $P$ . Les espèces qui ont un IndVal supérieur à 0,5 et une valeur de  $P < 0,05$  correspondent aux espèces indicatrices. Les espèces qui ont un IndVal entre 0,25 et 0,5 et une valeur de  $P < 0,05$  correspondent aux espèces détectrices. Les valeurs entre parenthèses expriment les valeurs de  $P$ . T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage.

## CHAPITRE IV

### DISCUSSION

#### 4.1. Effet à moyen terme des traitements de régénération sur les propriétés du sol

Dans cette étude nous cherchions à voir l'effet à moyen terme de différentes intensités de traitements sylvicoles de régénération sur les propriétés du sol. De façon générale, nous avons observé peu de changements des propriétés du sol comparativement aux forêts non aménagées depuis 80 ans. En revanche, nos analyses confirment que les sites (i.e. localisations géographiques) sont à l'origine d'une proportion substantielle de la variation observée au sein des propriétés du sol. Ceci soutient la grande variabilité des réponses du sol en fonction des régions géographiques qui a été amplement observé dans d'autres études (e.g. Nave et al., 2010). En effet, les propriétés du sol sont très largement influencées par la variabilité naturelle inter-sites dans la géologie du sous-sol, des composantes biotiques et abiotiques associées aux variations régionales du climat, du microclimat, du type de végétation ainsi qu'aux caractéristiques phénologiques et phénotypiques des espèces les plus abondantes (Walmsley et al., 2009; Jang et al., 2016). Des diminutions importantes en carbone et en éléments nutritifs ont été observés à court terme après des traitements de régénération dans différents contextes environnementaux et sylvicoles en réponse à des changements de végétation et à des perturbations des propriétés physiques du sol (Nave et al., 2010; Thiffault et al., 2011; Hume et al. 2018). Nos résultats indiquent, surtout pour les traitements les plus intenses (i.e. CJT et CJTS), que les effets de baisse en éléments

nutritifs observés à court terme peuvent persister à moyen terme, notamment le ratio C:N et les concentrations en P et K.

Nous avons observé que l'horizon organique du sol a été plus affecté que l'horizon minéral, 20 ans après l'application du traitement de régénération le plus intense (i.e. CJTS). En effet, les récoltes suivies de traitements de préparation du sol amènent des pertes plus importantes dans les réserves nutritives (N, P, cations basiques) situées dans la partie supérieure du sol forestier (Thiffault et al., 2011). Les changements des propriétés de l'horizon organique après des traitements de régénération d'intensité supérieure au régime des perturbations naturelles seraient causés par une sensibilité plus importante de l'horizon de surface aux modifications des conditions microclimatiques, par rapport à l'horizon minéral situé en-dessous, mais aussi par la baisse de la quantité d'intrants détritiques (e.g. apport de litière) suite au retrait souvent partiel de la biomasse ligneuse (Chen et al., 1995; Gray et al., 2002). Nos résultats ont montré une baisse de 18% de la concentration en C total dans l'horizon organique environ 20 ans après la CJTS comparativement aux forêts témoins. Au New Hampshire (États-Unis), Zummo et Friedland (2010) ont observé une diminution de 25% de la concentration en C total dans l'horizon organique 4 ans après la réalisation de traitements de régénération de forte intensité (i.e. CT de 0,5 à 2 ha) en comparaison avec des sites caractérisés par des sols forestiers sans aucun signe de perturbations physiques antérieures. La diminution de la concentration en C total proviendrait de l'influence directe du retrait plus important de la végétation supérieure dans les CJT et du bois mort en surface par les CJTS sur l'augmentation de la lumière incidente, la température du sol et donc sur les taux de décomposition, ce qui a des effets négatifs sur les concentrations en C et N (Wang et al., 2018). En effet, une hausse de la température accentue la minéralisation du C contenu dans le sol, en raison de la respiration microbienne qui surpasse l'approvisionnement en C venant de la litière (Nieminen, 2004; Bekele et al., 2007; Diochon et al., 2009).

Nous avons observé une réduction de 30% de l'épaisseur de l'horizon FH (i.e. horizon organique) dans les CJT et d'environ 45% dans les CJTS (mélange partiel de l'horizon FH avec l'horizon minéral) comparativement aux forêts témoins. Cette baisse de l'épaisseur de l'horizon FH renforce les résultats d'autres études qui suggèrent i) un apport plus faible de matière organique au sol en raison d'un nombre plus faible de plantes dans les parcelles ayant subi des perturbations de forte intensité (Clarke et al., 2015) et, ii) un taux de décomposition plus élevé des espèces du début de la succession écologique par rapport aux espèces des stades avancés (Kazakou et al., 2009) en lien avec une exposition au soleil et des températures plus élevées en réponse aux ouvertures du couvert.

#### 4.2. Effet à moyen terme des traitements de régénération sur la diversité des communautés de plantes de sous-bois

##### 4.2.1. La diversité alpha des communautés végétales de sous-bois augmente avec le niveau d'intensité de perturbation

Tout d'abord, notre étude montre que la richesse spécifique s'est légèrement accentuée en réponse à l'augmentation de l'intensité de perturbation des traitements sylvicoles. Nos résultats supportent les observations à court terme de Jenkins et Parker (1999) dans des forêts feuillues de l'Indiana (États-Unis), de Battles et al. (2001) dans des forêts de conifères de la Sierra Nevada (États-Unis) ou encore de Moola et Vasseur (2004) dans des écosystèmes forestiers côtiers de Nouvelle Écosse (Canada). À l'inverse, Bergstedt et al. (2008) n'ont pas observé de différence de richesse spécifique 14 ans après des traitements de coupe et du scarifiage comparativement aux forêts témoins, mais plutôt des différences de composition des communautés végétales en fonction de l'intensité des perturbations. Dans notre étude, les traitements de régénération les plus intenses ont entraîné une augmentation du nombre d'espèces de 12% par rapport aux forêts

témoins, alors qu'aucune différence significative entre la CJ et le témoin n'a été observée. En revanche, cette augmentation de la richesse spécifique dans la CJT et la CJTS ne suggère pas forcément un gain de biodiversité, notamment au regard de la conservation. En effet, Moola et Vasseur (2004) ont montré que les plantes associées aux forêts naturelles éprouvent de grandes difficultés à se rétablir à la suite de perturbations intenses, même 50 ans après l'application des traitements de régénération.

Nous avons observé un indice d'équitabilité plus faible dans les CJTS par rapport aux forêts témoins et à la CJ, ce qui indique une dominance de certaines espèces dans les CJTS. Or, il a été montré en forêt boréale que la baisse de l'équitabilité des espèces suite à l'intensification des perturbations est le résultat de la dominance d'espèces de début de succession, amenées à disparaître avec le temps (Bergeron et al., 2014; Yeboah et al., 2016). Duguid et al. (2013) ont quant à eux montré dans des forêts feuillues et des forêts mixtes du sud de la Nouvelle Angleterre (États-Unis), que les plus faibles valeurs d'équitabilité ont été retrouvées là où l'ouverture du couvert et la quantité de radiations lumineuses sont les plus élevées, ce qui n'a profité qu'à certaines espèces fortement compétitrices de début de succession. Ainsi, l'augmentation de la richesse en espèces que nous avons observé résulte plutôt de l'émergence et de la colonisation du milieu par des espèces ou des groupes d'espèces opportunistes qui prospèrent dans les environnements perturbés (Clavel et al., 2011) en raison de leur affinité pour les milieux ouverts (Beaudet et al., 2004; Naaf & Wulf, 2007). Ces espèces sont couramment appelées espèces de début de succession ou pionnières en raison d'attributs phénotypiques et physiologiques (i.e. reproduction végétative et formation de banques de graines persistantes, croissance rapide) (Halpern, 1989; Gilliam & Roberts, 2003) donnant un avantage concurrentiel pour l'exploitation des ressources. De ce fait, nous avons observé au sein des parcelles exposées au niveau le plus élevé de perturbation du couvert forestier et du sol, une augmentation de la fréquence d'occurrence d'espèces ayant un système racinaire latérale rampant très

efficace (e.g. *Maianthemum canadense*, fréquence d'occurrence relative moyenne : +20% dans CJT et +31% dans CJTS), une haute affinité pour les perturbations (e.g. genre *Rubus*, *Prunus pensylvanica*, *Acer spicatum*) ou encore un moyen de dissémination très efficace. Ces espèces sont naturellement présentes dans le pool régional d'espèces mais elles ont la particularité de posséder une large gamme de valeurs de traits fonctionnels (Tilman et al., 1997; Mayfield et al., 2010) ce qui leur permet d'initier des réponses différentielles efficaces en fonction des changements de conditions environnementales (Violle et al., 2007). L'augmentation en abondance de ces espèces n'a cependant pas entraîné d'effets néfastes prononcés à moyen terme sur les autres espèces ou regroupements fonctionnels qui sont demeurés en place.

La combinaison d'un traitement de préparation du terrain par la méthode du scarifiage suite à la CJT n'a pas entraîné d'augmentation à moyen terme du nombre d'espèces par rapport aux parcelles où la seule CJT a été effectuée. Ce résultat apparaît consistant avec les résultats d'autres travaux ayant montré seulement un effet à court terme du scarifiage sur la richesse spécifique des communautés végétales (Nilsson & Örlander, 1999; Newmaster et al., 2007). Le mélange de l'horizon organique avec un sol minéral plus meuble crée des lits de germination où l'accès à la lumière, l'eau et les nutriments est facilité pour les espèces commerciales (Prévost, 1992). Cependant, comme Hébert et al. (2016) ont pu le montrer au Québec dans le cas des plantations de peupliers hybrides, des conditions initialement favorables aux espèces ligneuses à intérêt commercial le sont également pour des espèces non désirées telles que *Rubus idaeus* et *Prunus pensylvanica*. La littérature reconnaît que l'ajout d'un traitement de scarifiage engendre des effets plus marqués de dominance mais aussi un décalage temporel du processus de rétablissement et de recolonisation d'espèces adaptées aux forêts naturelles (Bergstedt et al., 2008). De ce fait, il est important de s'intéresser à l'identité et l'assemblage des communautés végétales en plus du nombre d'espèces.

#### 4.2.2. L'assemblage des communautés végétales de sous-bois est le plus affecté dans les coupes de jardinage par grandes trouées avec scarifiage

La variabilité dans l'assemblage des communautés de sous-bois peut dépendre de nombreux facteurs dont la microtopographie (Vivian-Smith, 1997), les interactions agents pollinisateurs-plantes (Fontaine et al., 2005), les vecteurs de dispersion (Diaz et al., 2013) et la composition avant perturbation (Coll et al., 2003). Tout d'abord, en considérant que notre étude couvrait une importante zone géographique, il est logique que nos résultats indiquent que la localisation géographique contribue grandement à l'assemblage spécifique des communautés végétales ( $R^2_{\text{Sites}} = 0,51$ , PERMANOVA). En effet, elle fait intervenir les différents facteurs nommés ci-haut en plus d'y ajouter la dimension bioclimatique régionale, en partie à l'origine d'un assemblage spécifique d'espèces indicatrices pour chaque région (Robitaille & Saucier, 1996; Vellend, 2010).

En agissant sur la disponibilité des ressources et la capacité de dispersion des semences à différentes échelles, le niveau d'ouverture du couvert est un autre facteur majeur à l'origine de la variabilité dans l'assemblage des communautés de plantes de sous-bois. Ainsi, Meier et al. (1995) ont montré que les fortes perturbations du couvert diminuent le nombre de refuges pour les espèces associées aux forêts naturelles et offrent une superficie d'établissement largement supérieure aux espèces pionnières opportunistes, principalement intolérantes à l'ombre. Nos résultats suggèrent que le niveau plus important d'ouverture du couvert dans le cas des CJT et des CJTS, a tendance à favoriser l'émergence des mêmes espèces peu importe l'écosystème forestier considéré dans le sud du Québec. En effet, il apparaît que tous les écosystèmes forestiers suivis dans cette étude et provenant de régions bioclimatiques différentes réagissent sensiblement de la même façon suite à l'émulation de perturbations plus intenses. Si l'utilisation de la CJT et de CJTS étaient amenées à être plus utilisées à l'échelle de la province, on risquerait une perte de l'hétérogénéité de la composition en espèces entre les différentes régions bioclimatiques (homogénéisation biotique). Par ailleurs, nous

n'avons pas observé la présence d'espèces non-natives invasives ou exotiques envahissantes à moyen terme, mais plutôt l'émergence simultanée d'un pool d'espèces relativement similaire à travers l'ensemble de nos sites d'études, naturellement présentes dans le pool régional d'espèces. À l'inverse, nous avons observé moins d'espèces dans les forêts témoins et dans les forêts aménagées par la CJ, mais les communautés de ces espèces de sous-bois étaient davantage hétérogènes d'une forêt à l'autre, ce qui peut être attribué au maintien de l'hétérogénéité des ressources et de la diversité structurale dans les forêts où l'aménagement sylvicole a généré des perturbations de faible intensité (Falk et al., 2008; Markgraf et al., 2020).

Nos analyses suggèrent aussi que le scarifiage agit indirectement sur les communautés en ayant un impact profond et de longue durée sur les conditions du sol (Bergstedt et al., 2008). L'homogénéisation observée des communautés serait alors la conséquence de la présence de niches plus grandes mais moins diversifiées et à une disponibilité subite en ressources (e.g. nutriments, lumière) n'offrant l'opportunité d'établissement qu'à des individus aux attributs fonctionnels compétitifs adaptés à ces niches. La présence d'un système racinaire développé et la capacité à produire et à disperser efficacement des semences sont des facteurs majeurs contrôlant l'établissement, la croissance et la survie des plantes de sous-bois (Ritchie & Dunlap, 1980; Hylander, 2009). Par exemple, nos résultats ont montré l'expansion dans la CJTS de certaines espèces reconnues pour apprécier des niveaux élevés de perturbations du sol telles que *Rubus idaeus* et *Betula alleghaniensis*. Cette affinité provient notamment de valeurs de traits associés à une reproduction végétative ou bien à une combinaison associant une reproduction végétative avec une reproduction sexuée à l'origine de banques de graines importantes et persistantes (Jobidon, 1995; Mayer et al., 2004). Vingt ans après les traitements, nous avons observé dans le cas de la CJTS une hausse significative du nombre d'espèces possédant les deux modes de reproduction par rapport à la CJT. Or, Shure et al. (2006) ont suggéré que de fortes perturbations peuvent entraîner la persistance d'espèces à reproduction végétative si ces dernières sont encore présentes

au moment de nouvelles perturbations. De plus, les espèces munies de ces deux modes de reproduction peuvent facilement dominer des environnements perturbés en rehaussant les processus de compétition et d'exclusion interspécifique (Aschehoug et al., 2016). Ainsi, il serait intéressant de mesurer les effets de plusieurs rotations de coupe sur la richesse et l'abondance des communautés de sous-bois.

#### 4.2.3. Les propriétés du sol contribuent grandement à la composition et la répartition des communautés végétales de sous-bois

À partir de nos résultats, nous avons pu constater qu'une part importante de la variabilité de la composition des communautés végétales de sous-bois dépend des propriétés du sol. En effet, la strate herbacée est très sensible aux variations de texture du sol, de dépôts de surface, de disponibilité en nutriments et de pH (Haeussler et al., 2002; Vockenhuber et al., 2011). De plus, il est admis que les propriétés du sol et la disponibilité en nutriments sont le résultat du processus à long terme de pédogenèse (Hayes et al., 2014) et de l'étroite relation des communautés végétales avec le développement et le maintien des communautés de micro-organismes du sol lors de la succession écologique (Walker et al., 2010; Laliberté et al., 2014).

Par ailleurs, différents groupes taxonomiques et écologiques ne réagissent pas de la même façon aux modifications issues des perturbations anthropiques (Paillet et al., 2010). Nous avons observé que les sporophytes et le groupe des autres plantes à fleurs étaient davantage associés aux forêts témoins qui présentaient les horizons FH les plus épais probablement en raison de la présence d'individus de fin de succession. Cette observation supporte les conclusions d'autres études qui suggèrent que le maintien de conditions édaphiques stables, en relation avec la présence plus soutenue d'arbres matures à l'origine d'une surface terrière plus élevée et d'un apport en litière plus important à l'automne, favorise la présence d'espèces associées aux forêts qui évoluent

sous le régime des perturbations naturelles (Vockenhuber et al., 2011; Marialigeti et al., 2016). À l'inverse, nous avons observé que les arbrisseaux et les graminées étaient associés aux forêts possédant les taux de décomposition les plus élevés (i.e. ratio C/N les plus faibles) et les horizons organiques les plus minces. Ainsi, il apparaît un lien complexe entre la composition de la végétation et la variation des propriétés du sol. Les espèces pionnières peuvent contribuer à accélérer la décomposition des litières en modifiant leurs propriétés (e.g. diminution du ratio C/N faible et augmentation de la concentration en N) (Podgaiski & Rodrigues, 2010; Esperschütz et al., 2013). Enfin, les modifications des conditions physiques et biologiques des sols peuvent ensuite entamer un processus de transition dans la composition en espèces (Swanson et al., 2011).

#### 4.3. Modifications à long terme des communautés de plantes de sous-bois et possible homogénéisation des forêts aménagées

Notre étude montre que les forêts témoins et les forêts aménagées par la CJ possèdent une richesse spécifique inférieure aux forêts aménagées par la CJT et la CJTS. Les valeurs des indices de diversité alpha des T et des CJ sont très proches et cela va de même pour les compositions en espèces qui apparaissent très similaires. Ces résultats supportent les très faibles effets anticipés des coupes de jardinage par pieds d'arbres sur les conditions des sites et sur la diversité du sous-bois (Smith et al., 2008; Raymond et al., 2018). Ainsi, nos résultats indiquent qu'un aménagement forestier basé sur l'émulation de perturbations de faible intensité caractéristiques de la forêt tempérée feuillue permet de maintenir une diversité végétale très similaire aux forêts non perturbées. Cependant, il est admis que la diversité végétale en forêt tempérée est plus élevée dans les vieilles forêts naturelles par rapport aux stades précoces des forêts aménagées de façon intense (Vellend et al., 2007; Wyatt & Silman, 2010; Hilmers et al., 2018).

L'émulation de fortes perturbations initie généralement un pic de végétation en relation avec les phases d'ouverture et de régénération, ce qui entraîne une augmentation de la richesse spécifique. Hilmers et al. (2018) ont suggéré que ce pic peut durer jusqu'à environ 30 ans après les perturbations. Par la suite, l'absence prolongée de perturbations sur une période pouvant s'étendre de 100 à 200 ans entraîne une phase de déclin de la diversité végétale. Enfin, la richesse spécifique augmente à nouveau jusqu'à dépasser les valeurs du premier pic de végétation après 200 à 300 ans de succession écologique secondaire. Nos forêts non aménagées depuis au moins 80 ans se trouvent donc dans la phase de déclin, notamment en raison d'une diminution de la disponibilité en ressources (Wardle et al., 2003) alors qu'on a bien observé un pic de richesse spécifique dans le cas des CJT et des CJTS âgées pour la plupart d'environ 20 ans. Par ailleurs, nous n'avons pas concentré nos efforts d'identification floristique sur les lichens et les mousses. Cependant, le repositionnement de nos forêts témoins et de nos forêts aménagées, avec leur valeur respective de richesse spécifique, le long de la chronoséquence de la succession écologique établit par Hilmers et al. (2018) nous laisse penser que la durée de l'absence de perturbations anthropiques ne permet pas le rétablissement complet de ces taxons caractéristiques des vieilles forêts.

L'étude de Hilmers et al. (2018) a également montré que la phase de régénération (i.e. 10 à 30 après perturbation) présente une composition en espèces très différente des autres stades de la succession écologique. Nos analyses des communautés suggèrent que la composition en espèces dans la CJTS était significativement différente par rapport à celle dans les forêts témoins. Par ailleurs, des études menées en Allemagne et en République Tchèque ont montré que les trajectoires de succession écologique secondaire sont significativement différentes lorsqu'on compare l'impact de perturbations naturelles aléatoires (e.g. tempête) de sites ayant déjà subi des perturbations anthropiques à des sites non-aménagés (Kooijman et al., 2000). Les sites initialement perturbés par l'humain ont vu l'émergence généralisée d'espèces pionnières, e.g. *Rubus idaeus*, *Betula papyrifera*, *Prunus pensylvanica*, alors que les

sites non aménagés abritaient encore largement des espèces spécifiques des forêts naturelles non perturbées. Dans notre étude, nous avons observé de façon générale l'augmentation faible mais significative de la richesse spécifique et des fréquences d'occurrence des espèces considérées comme pionnières et intolérantes à l'ombre (Annexe B). Comme Decocq et al. (2004), nous avons observé à moyen terme une convergence dans la composition des communautés du sous-bois dans les forêts intensément perturbées. Nos analyses supportent également les résultats de Decocq et al. (2004) concernant l'expansion des arbrisseaux et des graminées suite aux ouvertures totales du couvert forestier. Ces observations appuient aussi les travaux de Royo et Carson (2006) et de Bergstedt et al. (2008) qui statuent sur les effets persistants de certaines espèces sur la richesse et la modification des assemblages de la strate herbacée. En effet, l'ouverture répétée de couvert et l'intensification des perturbations du sol peut entraîner des contraintes spatiales de dispersion et de recrutement pour la régénération, ce qui bénéficie aux espèces et aux types biologiques en possession d'attributs fonctionnels adaptés aux perturbations (Biswas & Mallik, 2010). Les mécanismes de persistances peuvent être nombreux. Royo & Ristau (2013) ont montré des changements visibles à long terme dans les communautés des banques de graines à la suite de perturbations anthropiques. Dietze et Clark (2008) ont plutôt suggéré que l'émulation de perturbations du couvert peut favoriser la dominance des espèces à reproduction végétative. Ainsi, il apparaît important de considérer les interactions entre la composition biotique dominante et possiblement persistante et les conditions environnementales en constante évolution. En effet, leur combinaison peut ralentir le processus de la succession écologique, possiblement rendre les forêts plus vulnérables à l'envahissement d'espèces compétitrices interférentes lors de l'entrée de nouvelles perturbations (Platt & Connell, 2003).

## CHAPITRE V

### CONCLUSION GÉNÉRALE

Nous avons émis l'hypothèse centrale que la différence de composition, de structure et d'abondance des plantes de sous-bois en forêt tempérée, 20 ans après les traitements de régénération, est proportionnelle au niveau d'intensité des perturbations du couvert et du sol. Cette hypothèse a été partiellement confirmée par nos résultats. Tout d'abord, notre étude a montré que les sols forestiers possèdent à moyen terme, une bonne capacité de résilience en réponse à différentes intensités de perturbations. Il apparaît de façon générale que peu d'effets sur les propriétés physico-chimiques du sol sont encore visibles 20 ans après l'application des derniers traitements de régénération. Toutefois, nous avons observé que l'horizon organique présente une sensibilité accrue aux niveaux les plus élevés de perturbations du couvert forestier et du sol par rapport à l'horizon minéral. En effet, l'enlèvement des strates végétales supérieures en combinaison avec les perturbations du sol qui peuvent retirer ou déplacer partiellement la matière organique ont des effets sur les propriétés de l'horizon organique qui dépendent fortement de l'apport annuel en litière et de son processus de décomposition.

Notre étude soutient aussi l'importance de la localisation géographique des sites et des conditions microclimatiques et édaphiques associées sur la composition en espèces des communautés de sous-bois comparativement aux traitements de régénération. Par contre, à mesure que les traitements de régénération s'intensifient, il apparaît que les sites perdent de leur spécificité biologique régionale. En effet, une fois l'effet important

des sites contrôlé, nous avons observé une tendance à la convergence de la composition et de l'abondance des communautés végétales entre les sites dans les forêts aménagées par la CJT et la CJTS. Les communautés de plantes de sous-bois du sud du Québec présentent à moyen terme, des modifications substantielles lorsque les traitements sylvicoles utilisés ont généré des perturbations du couvert forestier et du sol à un niveau d'intensité élevé. Plus précisément, les traitements de régénération les plus intenses (i.e. CJT et CJTS) ont entraîné une légère augmentation de la richesse spécifique et une diminution de l'hétérogénéité des communautés végétales. Ces traitements ont notamment favorisé la persistance et la dominance à moyen terme d'espèces pionnières compétitrices. De plus, nos résultats montrent que la CJTS peut avoir des effets plus persistants et plus profonds sur le sol et l'assemblage des communautés de plantes de sous-bois, comparativement à la CJT. Ainsi, la CJTS pourrait ralentir le processus de la régénération forestière et de ce fait, entraîner un retour difficile des communautés végétales dans leurs proportions initiales d'avant les perturbations. Par ailleurs, nos résultats suggèrent qu'à moyen terme, la coupe de jardinage par pied d'arbres peut s'avérer efficace pour maintenir une diversité végétale spécifique proche de celle rencontrée au sein de forêts non aménagées depuis 80 ans.

Notre étude suggère que de nombreux mécanismes interagissent pour déterminer les changements des patrons de diversité des communautés de plantes de sous-bois dans les forêts tempérées du sud du Québec. Il apparaît que les activités humaines, à l'origine de perturbations du couvert forestier et du sol, sont liées directement et indirectement à un nombre élevé de ces changements. Le développement de meilleures pratiques sylvicoles requiert encore une meilleure connaissance de l'écosystème forestier, du complexe sol-microbes-plantes et des dynamiques évolutives en réponse à divers scénarios. Cette approche devrait soutenir l'intégration de connaissances des conditions édaphiques, microclimatiques et de la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales de sous-bois en réponse à différentes intensités de perturbations naturelles et anthropiques. De plus, les effets des

perturbations devraient être suivis le long du processus à long terme de la succession secondaire afin de rendre compte des effets directs, indirects et cumulatifs des traitements de coupe et de préparation du site sur les propriétés du sol, la composition en espèces, de même que sur la distribution spatiale des communautés anciennes, actuelles et futures de la végétation du sous-bois. L'absence de vieilles forêts dans nos inventaires et nos analyses est une limite à notre étude pour l'établissement d'un portrait de la composition de la végétation des écosystèmes forestiers non perturbés. Nous suggérons qu'il est nécessaire d'inclure des données de vieilles forêts matures notamment afin d'évaluer la pertinence et la justesse de la période qui sépare les cycles de coupe dans un but de favoriser la conservation de la diversité des communautés de plantes de sous-bois.

Enfin, cette étude souligne la nécessité de mener des études quantitatives sur les effets à moyen et long terme de différents types et niveaux d'intensité de perturbations sur les patrons de diversité. Les études qui portent sur les processus de colonisation et d'extinction à l'origine du mécanisme d'homogénéisation biotique se limitent en grande partie à l'utilisation de données de présence/absence issues d'un même site. L'utilisation d'un dispositif expérimental similaire et répété à l'intérieur d'une vaste zone géographique a permis de démontrer que l'intensification des perturbations a des effets peu marqués mais significatifs à moyen terme sur la composition en espèces et la diversité bêta mais des effets relativement légers sur la richesse en espèces. Le pool régional d'espèces est encore relativement très peu marqué par les perturbations anthropiques cependant il apparaît nécessaire de considérer les tendances observées de début d'homogénéisation biotique au sein des traitements sylvicoles les plus intenses. En effet, la persistance à moyen terme d'espèces pionnières pourrait possiblement s'accroître à chaque cycle de coupe et modifier la composition du pool régional et les proportions des espèces à l'origine des legs historiques.

## ANNEXE A

Tableau 2.2. Liste des espèces de plantes de sous-bois identifiées lors de la campagne d'inventaires floristiques en forêt tempérée (code à 4 lettres, nom latin, nom commun, type biologique, mode de reproduction).

Code	Nom latin	Nom commun	Type biologique	Reproduction
ABBA	<i>Abies balsamea</i>	Sapin baumin	Arbre_conifère	ms
ACPA	<i>Actaea pachypoda</i>	Actée pachypode	Autre_plante	ms
ACPE	<i>Acer pensylvanicum</i>	Erable de Pennsylvanie	Arbuste	ms
ACRU	<i>Acer rubrum</i>	Erable rouge	Arbre_feuille	ms
ACSA	<i>Acer saccharum</i>	Erable à sucre	Arbre_feuille	ms
ACSP	<i>Acer spicatum</i>	Erable à épis	Arbuste	gv
ACTRUB	<i>Actaea rubra</i>	Actée rouge	Autre_plante	ms
ALCR	<i>Alnus crispa</i>	Aulne crispé	Arbuste	gv
ALIN	<i>Alnus incana</i>	Aulne rugueux	Arbre_feuille	gv
AMEL SP	<i>Amelanchier</i> sp.	Amélanchier sp.	Arbuste	ms
ANCA	<i>Anemone canadensis</i>	Anémone du Canada	Autre_plante	se
ANMA	<i>Anaphalis margaritacea</i>	Immortelle de Virginie	Autre_plante	ms
AQSY	<i>Aquilegia canadensis</i>	Ancolie du Canada	Autre_plante	gv
ARNU	<i>Aralia nudicaulis</i>	Aralie à tige nue	Autre_plante	gv
ARRA	<i>Aralia racemosa</i>	Aralie à grappes	Autre_plante	gv
ARTR	<i>Arisaema triphyllum</i>	Arisème petit prêcheur	Autre_plante	gv
ASAC	<i>Aster acuminatus</i>	Aster acuminée	Astérale	ms
ASCA	<i>Asarum canadense</i>	Asaret du Canada	Autre_plante	gv
ASMA	<i>Aster macrophyllus</i>	Aster à grandes feuilles	Astérale	gv
ATFI	<i>Athyrium filix-femina</i>	Fougère femelle	Sporophyte	ms
BEAL	<i>Betula alleghaniensis</i>	Bouleau jaune	Arbre_feuille	ms
BEPA	<i>Betula papyrifera</i>	Bouleau à papier	Arbre_feuille	ms
BOVI	<i>Botrychium virginianum</i>	Botryche de Virginie	Sporophyte	gv
BRYO SP	<i>Bryophyte</i> sp.	Bryophyte sp.	Sporophyte	ms
CADI	<i>Cardamine diphylla</i>	Cardamine carcajou	Autre_plante	gv
CARA	<i>Carex radiata</i>	Carex radiata	Graminée	se

CAREX SP	Carex sp.	Carex sp.	Graminée	se
CEOC	Cephalanthus occidentalis	Céphalante occidentale	Arbuste	se
CIAL	Circaea alpina	Circée alpine	Autre_plante	gv
CLBO	Clintonia borealis	Clintonie boréale	Monocotilédone	gv
COAL	Cornus alternifolia	Cornouiller alterne	Arbuste	gv
COCA	Cornus canadensis	Cornouiller du Canada	Arbuste	gv
COST	Cornus stolonifera	Cornouiller stolonifère	Arbuste	gv
COCO	Corylus cornuta	Noisetier à long bec	Arbuste	gv
CONVOL SP	Convolvulus sp.	Convolvulus sp.	Autre_plante	ms
COTR	Coptis trifolia	Savoyane	Autre_plante	gv
CYAC	Cypripedium acaule	Cypripède acaule	Autre_plante	gv
DRDI	Dryopteris disjuncta	Dryoptéride disjointe	Sporophyte	gv
DRPH	Dryopteris phegopteris	Dryoptéride phégoptère	Sporophyte	gv
DRMA	Dryopteris marginalis	Dryoptéride marginale	Sporophyte	gv
DRSP	Dryopteris spinulosa	Droptéride spinuleuse Fougère à lobules	Sporophyte	gv
DEPU	Dennstaedtia punctilobula	ponctués	Sporophyte	gv
DILO	Diervilla lonicera	Dierville chèvrefeuille	Arbrisseau	gv
EPHE	Epipactis helleborine	Epipactis à larges feuilles	Monocotilédone	ms
EPVI	Epifagus virginiana	Epifage de Virginie	Autre_plante	se
EQAR	Equisetum arvense	Prêle des champs	Sporophyte	se
EQPA	Equisetum palustre	Prêle des marais	Sporophyte	se
FAGR	Fagus grandifolia	Hêtre à grandes feuilles	Arbre_feuille	gv
FRAM	Fraxinus americana	Frêne d'Amérique	Arbre_feuille	ms
FRPE	Fraxinus pennsylvanica	Frêne de Pennsylvanie	Arbre_feuille	ms
FRVE	Fragaria vesca	Fraisier	Autre_plante	gv
GATE	Galeopsis tetrahit	Ortie royale	Autre_plante	se
GALL SP	Galium sp.	Gaillet	Autre_plante	se
GAPR	Gaultheria procumbens	Gaulthérie couchée	Autre_plante	gv
GEMA	Geum macrophyllum	Benoîte à grandes feuilles	Autre_plante	ms
GERI	Geum rivale	Benoîte des ruisseaux	Autre_plante	se
GRAM SP	Graminaea sp.	Graminées sp.	Graminée	se
GYDR	Gymnocarpium dryopteris	Polypode du chêne	Sporophyte	gv
HULU	Huperzia lucidula	Huperzie brillante	sporophyte	gv
IMCA	Impatiens capensis	Impatiente du Cap	Autre_plante	se

LIBO	<i>Linnaea borealis</i>	Linnée boréale	Autre_plante	gv
LOCA	<i>Lonicera canadensis</i>	Chèvrefeuille	Arbrisseau	ms
LYCL	<i>Lycopodium clavatum</i>	Lycopode en massue	Sporophyte	gv
LYCO	<i>Lycopodium complanatum</i>	Lycopode aplati Lycopode à rameaux	Sporophyte	gv
LYAN	<i>Lycopodium annotinum</i>	annuels	Sporophyte	gv
LYDE	<i>Lycopodium dendroideum</i>	Lycopode dendroïde	Sporophyte	gv
LYOB	<i>Lycopodium obscurum</i>	Lycopode obscure	Sporophyte	gv
MACA	<i>Maianthemum canadense</i>	Maïanthème du Canada	Monocotylédone	gv
MARA	<i>Maianthemum racemosa</i>	Maïanthème à grappes	Monocotylédone	gv
MAST	<i>Matteucia struthiopteris</i>	Fougère austruche	Sporophyte	gv
MEVI	<i>Medeola virginiana</i>	Médéole de Virginie	Monocotylédone	gv
MIRE	<i>Mitchella repens</i>	Pain de perdrix	Autre_plante	gv
MINU	<i>Mitella nuda</i>	Mitrelle nue	Autre_plante	gv
MOHY	<i>Monotropa hypopitys</i>	Monotrope sucepin	Autre_plante	se
MOUN	<i>Monotropa uniflora</i>	Monotrope uniflora	Autre_plante	se
NEMU	<i>Nemopanthes mucronatus</i>	Némopanthe mucronée	Arbuste	se
ONSE	<i>Onoclea sensibilis</i>	Onoclée sensible	Sporophyte	ms
OSCI	<i>Osmunda cinnamomea</i>	Osmonde cannelle	Sporophyte	gv
OSCL	<i>Osmunda claytoniana</i>	Osmonde de Clayton	Sporophyte	gv
OXMO	<i>Oxalis montana</i>	Oxalidede montagne	Autre_plante	ms
PHCO	<i>Phragmites communis</i>	Phragmite commune	Graminée	gv
PIGL	<i>Picea glauca</i>	Épinette blanche	Arbre_conifère	ms
PIRU	<i>Picea rubens</i>	Épinette rouge	Arbre_conifère	se
PIST	<i>Pinus strobus</i>	Pin blanc	Arbre_conifère	se
POPU	<i>Polygonatum pubescens</i>	Sceau de Salomon	Monocotylédone	gv
POVI	<i>Polypodium virginianum</i>	Polypode de Virginie	Sporophyte	gv
POAC	<i>Polystichum acrostichoides</i>	Polystic faux-acrostic	Sporophyte	gv
POBA	<i>Populus balsamifera</i>	Peuplier baumier	Arbre_feuillu	gv
PODE	<i>Populus deltoides</i>	Peuplier deltoïde	Arbre_feuillu	gv
POTR	<i>Populus tremuloides</i>	Peuplier faux-tremble	Arbre_feuillu	gv
PREN SP	<i>Prenanthe sp.</i>	Prenanthe sp.	Astérale	ms
PRPE	<i>Prunus pensylvanica</i>	Cerisier de Pennsylvanie	Arbuste	ms

PRSE	<i>Prunus serotina</i>	Cerisier tardif	Arbre_feuille	ms
PRVI	<i>Prunus virginiana</i>	Cerisier de Virginie	Arbrisseau	gv
PTAQ	<i>Pteridium aquilinum</i>	Fougère aigle	Sporophyte	gv
PYAM	<i>Pyrola americana</i>	Pirole d'Amérique	Autre_plante	gv
PYSE	<i>Pyrola secunda</i>	Pirole unilatérale	Autre_plante	gv
QURU	<i>Quercus rubra</i>	Chêne rouge	Arbre_feuille	ms
RIAM	<i>Ribes americanum</i>	Gadellier d'Amérique	Autre_plante	ms
RICY	<i>Ribes cynosbati</i>	Groseille à épinette	Autre_plante	ms
RIGL	<i>Ribes glandulosum</i>	Cassis	Autre_plante	ms
RILA	<i>Ribes lacustre</i>	Gadellier lacustre	Autre_plante	ms
RIRU	<i>Ribes rubra</i>	Groseiller rouge	Autre_plante	ms
RUID	<i>Rubus idaeus</i>	Ronce du mont Ida	Arbrisseau	gv
RUOC	<i>Rubus occidentalis</i>	Ronce occidentale	Arbrisseau	gv
RUPU	<i>Rubus pubescens</i>	Ronce pubescente	Autre_plante	gv
SALI SP	<i>Salix sp.</i>	Saule sp.	Arbre_feuille	gv
SACA	<i>Sambucus canadensis</i>	Sureau du Canada	Arbuste	gv
SARA	<i>Sambucus racemosa</i>	Sureau de montagne	Arbuste	gv
SOAM	<i>Sorbus americana</i>	Sorbier d'Amérique	Arbre_feuille	se
SOLIDAGO SP	<i>Solidago sp.</i>	Verge d'or	Astérale	ms
SOCA	<i>Solidago canadensis</i>	Verge d'or du Canada	Astérale	gv
SOGI	<i>Solidago gigantea</i>	Verge d'or géante	Astérale	gv
SOMA	<i>Solidago macrophylla</i>	Verge d'or à grandes feuilles	Astérale	gv
STLA	<i>Streptopus lanceolatus</i>	Streptope rose	Monocotylédone	gv
TAOF	<i>Taraxacum officinale</i>	Pissenlit	Autre_plante	se
TACA	<i>Taxus canadensis</i>	If du Canada	Arbrisseau	gv
THNO	<i>Thelypteris noveboracensis</i>	Thélyptère de New-York	Sporophyte	gv
THOC	<i>Thuja occidentalis</i>	Thuya occidental	Arbre_conifère	gv
TIAM	<i>Tilia americana</i>	Tilleul d'Amérique	Arbre_feuille	ms
TICO	<i>Tiarella cordifolia</i>	Tiarelle cordifoliée	Autre_plante	gv
TRBO	<i>Trientalis borealis</i>	Trientale boréale	Autre_plante	gv
TRCE	<i>Trillium cernuum</i>	Trille penché	Monocotylédone	se
TRER	<i>Trillium erectum</i>	Trille rouge	Monocotylédone	ms
TRGR	<i>Trillium grandiflorum</i>	Trille blanc	Monocotylédone	ms
TRUN	<i>Trillium undulatum</i>	Trille ondulé	Monocotylédone	ms

TSCA	<i>Tsuga canadensis</i>	Pruche du Canada	Arbre_conifère	se
TUFA	<i>Tussilago farfara</i>	Tussilage	Astérale	gv
ULAM	<i>Ulmus americana</i>	Orme d'Amérique	Arbre_feuille	ms
VAAN	<i>Vaccinium angustifolium</i>	Bleuet à feuilles étroites	Arbrisseau	gv
VAMY	<i>Vaccinium myrtilloides</i>	Myrtillier commun	Arbrisseau	gv
VEOF	<i>Veronica officinalis</i>	Véronique officinale	Autre_plante	gv
VIAL	<i>Viburnum alnifolium</i>	Viorne à feuilles d'aulne	Arbuste	gv
VILE	<i>Viburnum lentago</i>	Viorne flexible	Arbuste	gv
VINU	<i>Viburnum nudum</i> var. cassinoides	Viorne cassinoïde	Arbuste	se
VIRE	<i>Viola renifolia</i>	Violette trousse-dent	Autre_plante	ms
VIIN	<i>Viola incognita</i>	Violette agréable	Autre_plante	ms

## ANNEXE B

Tableau 2.3. Fréquence d'occurrence moyenne des espèces en fonction des traitements sylvicoles (code à 4 lettres, nom latin, T: témoin, CJ: coupe de jardinage par pied d'arbres, CJT: coupe de jardinage par grandes trouées, CJTS: coupe de jardinage par grandes trouées avec scarifiage).

Code	Nom latin	T	CJ	CJT	CJTS
ABBA	<i>Abies balsamea</i>	13,07	12,57	6,01	9,45
ACPA	<i>Actaea pachypoda</i>	0,04	0,07	0,00	0,06
ACPE	<i>Acer pensylvanicum</i>	7,17	7,77	5,98	4,02
ACRU	<i>Acer rubrum</i>	5,33	7,40	4,97	7,41
ACSA	<i>Acer saccharum</i>	28,32	49,56	30,61	26,47
ACSP	<i>Acer spicatum</i>	24,48	24,71	24,36	33,09
ACTRUB	<i>Actaea rubra</i>	0,66	1,85	0,16	0,40
ALCR	<i>Alnus crispa</i>	0,00	0,07	0,00	0,00
ALIN	<i>Alnus incana</i>	0,00	0,00	1,12	0,00
AMEL SP	<i>Amelanchier sp</i>	0,00	0,00	0,00	0,00
ANCA	<i>Anemone canadensis</i>	0,00	0,00	0,08	0,06
ANMA	<i>Anaphalis margaritacea</i>	0,09	0,00	0,00	0,00
AQSY	<i>Aquilegia canadensis</i>	0,00	0,00	0,00	0,06
ARNU	<i>Aralia nudicaulis</i>	8,31	13,54	7,69	6,28
ARRA	<i>Aralia racemosa</i>	0,09	0,00	0,00	0,00
ARTR	<i>Arisaema triphyllum</i>	0,13	0,00	0,16	0,00
ASAC	<i>Aster acuminatus</i>	0,04	0,07	0,00	0,00
ASCA	<i>Asarum canadense</i>	0,44	0,22	0,64	0,00
ASMA	<i>Aster cordifolius</i>	0,17	0,22	0,24	0,11
ASTER SP	<i>Aster macrophyllus</i>	0,61	0,44	1,60	0,96
ATFI	<i>Athyrium filix-femina</i>	1,01	0,74	1,12	1,36
BEAL	<i>Betula alleghaniensis</i>	6,34	10,43	20,03	15,61
BEPA	<i>Betula papyrifera</i>	0,57	0,00	0,32	0,96
BOVI	<i>Botrychium virginianum</i>	0,17	0,15	0,16	0,06
BRYO SP	<i>Bryophyte sp.</i>	1,53	1,63	4,65	6,73
CADI	<i>Cardamine diphylla</i>	0,00	0,00	0,08	0,00
CARA	<i>Carex radiata</i>	0,09	0,00	0,00	0,00
CAREX SP	<i>Carex sp.</i>	1,18	2,66	5,53	3,85

CEOC	<i>Cephalanthus occidentalis</i>	0,04	0,00	0,00	0,00
CIAL	<i>Circaea alpina</i>	0,35	0,22	0,32	0,62
CLBO	<i>Clintonia borealis</i>	16,43	16,86	21,39	25,11
COAL	<i>Cornus alternifolia</i>	0,87	0,15	0,56	0,40
COCA	<i>Cornus canadensis</i>	10,31	10,65	5,45	8,94
COST	<i>Cornus stolonifera</i>	0,00	0,15	0,16	0,06
COCO	<i>Corylus cornuta</i>	5,20	5,33	3,53	6,05
CONVOL SP	<i>Convolvulus sp.</i>	0,00	0,44	0,64	0,00
COTR	<i>Coptis trifolia</i>	4,37	7,10	0,40	3,22
CYAC	<i>Cypripedium acaule</i>	0,57	0,52	0,00	0,11
DRDI	<i>Dryopteris disjuncta</i>	0,61	0,37	0,00	0,51
DRPH	<i>Dryopteris phegopteris</i>	3,58	3,70	0,48	1,41
DRMA	<i>Dryopteris marginalis</i>	0,92	0,07	1,20	0,68
DRSP	<i>Dryopteris spinulosa</i>	30,51	25,74	27,56	21,72
DEPU	<i>Dennstaedtia punctilobula</i>	0,13	0,00	0,00	0,23
DILO	<i>Diervilla lonicera</i>	0,48	1,33	1,92	3,96
EPHE	<i>Epipactis helleborine</i>	0,92	2,59	1,20	0,91
EPVI	<i>Epifagus virginiana</i>	0,26	0,00	0,00	0,00
EQAR	<i>Equisetum arvense</i>	0,00	0,00	0,16	0,00
EQPA	<i>Equisetum palustre</i>	0,00	0,00	0,08	0,06
FAGR	<i>Fagus grandifolia</i>	13,11	15,38	14,18	0,11
FRAM	<i>Fraxinus americana</i>	0,00	1,48	0,24	0,00
FRPE	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	0,04	0,00	0,00	0,00
FRVE	<i>Fragaria vesca</i>	0,87	0,00	0,48	0,11
GATE	<i>Galeopsis tetrahit</i>	0,00	0,07	0,08	0,06
GALL SP	<i>Galium sp.</i>	0,09	0,22	0,24	0,40
GAPR	<i>Gaultheria procumbens</i>	2,45	3,25	0,00	4,52
GEMA	<i>Geum macrophyllum</i>	0,00	0,74	0,00	0,06
GERI	<i>Geum rivale</i>	0,00	0,44	0,00	0,00
GRAM SP	<i>Graminaea sp.</i>	0,48	0,52	0,72	1,13
GYDR	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0,04	0,00	0,08	0,00
HULU	<i>Huperzia lucidula</i>	6,47	0,30	3,53	5,94
IMCA	<i>Impatiens capensis</i>	0,26	1,63	0,80	0,68
LIBO	<i>Linnaea borealis</i>	0,87	0,37	0,00	0,79
LOCA	<i>Lonicera canadensis</i>	1,09	2,88	1,52	2,66
LYCL	<i>Lycopodium clavatum</i>	0,00	0,15	0,16	0,57
LYCO	<i>Lycopodium complanatum</i>	0,00	0,00	0,00	0,57

LYAN	<i>Lycopodium annotinum</i>	0,00	0,00	0,00	0,11
LYDE	<i>Lycopodium dendroideum</i>	1,88	0,96	1,44	1,30
LYOB	<i>Lycopodium obscurum</i>	0,00	0,00	0,32	0,00
MACA	<i>Maianthemum canadense</i>	17,83	23,89	37,50	48,81
MARA	<i>Maianthemum racemosa</i>	0,48	0,81	0,40	1,13
MAST	<i>Matteucia struthiopteris</i>	0,00	0,07	0,00	0,00
MEVI	<i>Medeola virginiana</i>	0,83	1,41	0,88	0,28
MIRE	<i>Mitchella repens</i>	0,31	0,30	0,16	0,40
MINU	<i>Mitella nuda</i>	0,26	0,15	1,04	0,11
MOHY	<i>Monotropa hypopitys</i>	0,04	0,15	0,00	0,00
MOUN	<i>Monotropa uniflora</i>	0,35	0,44	0,40	0,17
NEMU	<i>Nemopanthes mucronatus</i>	0,52	0,59	0,00	0,90
ONSE	<i>Onoclea sensibilis</i>	0,00	0,44	1,20	0,23
OSCI	<i>Osmunda cinnamomea</i>	0,92	0,37	0,72	0,79
OSCL	<i>Osmunda claytoniana</i>	0,00	0,00	0,08	0,00
OXMO	<i>Oxalis montana</i>	15,51	6,43	12,34	11,14
PHCO	<i>Phragmites communis</i>	0,00	0,00	0,00	0,06
PIGL	<i>Picea glauca</i>	0,18	0,30	0,32	0,79
PIRU	<i>Picea rubens</i>	0,18	0,15	0,00	0,00
PIST	<i>Pinus strobus</i>	1,09	0,44	0,08	0,11
POPU	<i>Polygonatum pubescens</i>	0,04	0,22	0,16	0,11
POVI	<i>Polypodium virginianum</i>	0,04	0,15	0,16	0,06
POAC	<i>Polystichum acrostichoides</i>	0,00	0,15	0,24	0,00
POBA	<i>Populus balsamifera</i>	0,04	0,00	0,16	0,40
PODE	<i>Populus deltoides</i>	0,00	0,00	0,00	0,11
POTR	<i>Populus tremuloides</i>	0,00	0,00	0,16	0,06
PREN SP	<i>Prenanthe sp.</i>	0,70	1,48	3,69	1,53
PRPE	<i>Prunus pensylvanica</i>	0,04	0,30	2,80	3,56
PRSE	<i>Prunus serotina</i>	0,83	0,00	1,04	1,53
PRVI	<i>Prunus virginiana</i>	0,22	0,15	0,16	0,23
PTAQ	<i>Pteridium aquilinum</i>	1,18	1,18	0,00	0,57
PYAM	<i>Pyrola americana</i>	0,57	0,07	0,00	0,17
PYSE	<i>Pyrola secunda</i>	0,44	0,52	0,00	0,17
QURU	<i>Quercus rubra</i>	0,17	0,15	0,00	0,06
RIAM	<i>Ribes americanum</i>	0,00	0,00	0,00	0,06
RICY	<i>Ribes cynosbati</i>	0,35	0,00	0,08	0,40
RIGL	<i>Ribes glandulosum</i>	0,39	0,00	0,32	0,90

RILA	Ribes lacustre	0,70	0,15	0,00	0,11
RIRU	Ribes rubra	0,66	0,00	0,32	0,73
RUID	Rubus idaeus	0,39	0,44	4,33	3,11
RUOC	Rubus occidentalis	0,00	0,44	0,48	0,00
RUPU	Rubus pubescens	4,33	3,33	2,00	10,75
SALI SP	Salix sp.	0,00	0,00	0,00	0,11
SACA	Sambucus canadensis	0,00	0,00	0,08	0,00
SARA	Sambucus racemosa	0,61	0,81	3,61	3,39
SOAM	Sorbus americana	0,57	0,22	0,48	0,68
SOLIDAGO SP	Solidago sp.	0,00	0,00	0,00	0,00
SOCA	Solidago canadensis	0,00	0,00	0,08	0,06
SOGI	Solidago gigantea	0,00	0,00	0,08	0,00
SOMA	Solidago macrophylla	0,13	0,22	0,24	0,34
STLA	Streptopus lanceolatus	2,88	4,14	2,56	1,92
TAOF	Taraxacum officinale	0,00	0,15	0,00	0,00
TACA	Taxus canadensis	3,89	0,59	0,00	0,11
THNO	Thelypteris noveboracensis	0,00	0,07	0,00	0,00
THOC	Thuja occidentalis	4,63	1,04	0,16	2,83
TIAM	Tilia americana	0,09	0,00	0,32	0,00
TICO	Tiarella cordifolia	0,04	1,18	0,96	0,90
TRBO	Trientalis borealis	11,67	10,80	8,49	11,20
TRCE	Trillium cernuum	0,00	0,07	0,00	0,06
TRER	Trillium erectum	2,27	0,52	2,56	2,04
TRGR	Trillium grandiflorum	0,00	0,44	0,08	0,06
TRUN	Trillium undulatum	0,83	0,74	0,24	1,07
TSCA	Tsuga canadensis	5,59	0,44	0,08	1,36
TUFA	Tussilago farfara	0,00	0,07	0,00	0,06
ULAM	Ulmus americana	0,00	0,00	0,08	0,00
VAAN	Vaccinium angustifolium	0,61	0,89	0,00	0,45
VAMY	Vaccinium myrtilloides	1,14	1,18	0,00	0,06
VEOF	Veronica officinalis	0,00	0,00	0,08	0,00
VIAL	Viburnum alnifolium	12,37	8,14	8,97	5,43
VILE	Viburnum lentago	0,00	0,00	0,16	0,00
VINU	Viburnum nudum var. cassinoides	0,57	0,07	0,40	0,51
VIRE	Viola renifolia	0,26	0,07	0,16	0,11
VIIN	Viola incognita	0,31	0,44	6,97	3,90

## LISTE DES RÉFÉRENCES

- Abd Latif, Z., & Blackburn, G. A. (2010). The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology*, *54*(2), 119–129.
- Albornoz, F. E., Lambers, H., Turner, B. L., Teste, F. P., & Laliberté, E. (2016). Shifts in symbiotic associations in plants capable of forming multiple root symbioses across a long-term soil chronosequence. *Ecology and Evolution*, *6*(8), 2368–2377.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L.S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C. & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, *14*(1), 19–28.
- Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*.
- Angeler, D. G., & Allen, C. R. (2016). Quantifying resilience. *Journal of Applied Ecology*, *53*(3), 617–624.
- Angers, V. A., Messier, C., Beaudet, M., & Leduc, A. (2005). Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management*, *217*(2–3), 275–293.
- Archambault, L., Morissette, J. L., & Bernier-Cardou, M. (1998). Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, *102*, 61–74.
- Aschehoug, E. T., Brooker, R., Atwater, D. Z., Maron, J. L., & Callaway, R. M. (2016). The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *47*(1), 263–281.
- Aubin, I., Gachet, S., Messier, C., & Bouchard, A. (2007). How resilient are northern hardwood forests to human disturbance? An evaluation using a plant functional group approach. *Ecoscience*, *14*(2), 259–271.

- Bartels, S. F., & Chen, H. Y. H. (2010). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology*, *91*(7), 1931–1938.
- Bartemucci, P., Messier, C., & Canham, C. D. (2006). Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, *36*(9), 2065–2079.
- Battles, J. J., Shlisky, A. J., Barrett, R. H., Heald, R. C., & Allen-Diaz, B. H. (2001). The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *Forest Ecology and Management*, *146*(1), 211–222.
- Beaudet, M., & Messier, C. (1998). Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, *28*(7), 1007–1015.
- Bédard, S. & Majcen, Z. (2001). Ten-year response of sugar maple–yellow birch–beech stands to selection cutting in Québec. *North Journal of Applied Forestry*, *18*(4), 119–126.
- Bekele, A., Kellman, L., & Beltrami, H. (2007). Soil profile CO<sub>2</sub> concentrations in forested and clear cut sites in Nova Scotia, Canada. *Forest Ecology and Management*, *242*(2), 587–597.
- Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Kenkel, N. C., Leduc, A. L., & Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: Ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, *90*(02), 202–213.
- Bergstedt, J., Hagner, M., & Milberg, P. (2008). Effects on vegetation composition of a modified forest harvesting and propagation method compared with clear-cutting, scarification and planting. *Applied Vegetation Science*, *11*(2), 159–168.
- Biswas, S. R., & Mallik, A. U. (2010). Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, *91*(1), 28–35.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer New York.
- Bratton, S. P. (1994). Logging and fragmentation of broadleaved deciduous forests: are we asking the right ecological questions? *Conservation Biology*, *8*(1), 295–297.
- Cain, M. L., Damman, H., & Muir, A. (1998). Seed dispersal and the holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs*, *68*(3), 325–347.

- Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A., & White, P. S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5), 620–631.
- Carlson, D. (1997). Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87(4), 313–329.
- Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L. P., & Hellweg, S. (2016). Impact of forest management on species richness: global meta-analysis and economic trade-offs. *Scientific Reports*, 6(1).
- Chen, J., Franklin, J. F., & Spies, T. A. (1995). Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5(1), 74–86.
- Chen, J., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman, R. J., Brosnokske, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L., & Franklin, J. F. (1999). Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience*, 49(4), 288–297.
- Clarke, N., Gundersen, P., Jönsson-Belyazid, U., Kjønnaas, O. J., Persson, T., Sigurdsson, B. D., Stupak, I., & Vesterdal, L. (2015). Influence of different tree-harvesting intensities on forest soil carbon stocks in boreal and northern temperate forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 351, 9–19.
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222–228.
- Cleavitt, N. L., Battles, J. J., Johnson, C. E., & Fahey, T. J. (2018). Long-term decline of sugar maple following forest harvest, Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(1), 23–31.
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prévosto, B., & Curt, T. (2003). Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science*, 60(7), 593–600.
- Corlette, R.T. (2016). Plant diversity in a changing world : status, trends and conservation needs. *Plant diversity*, 38, 10-16.
- Cuddington, K. (2011). Legacy effects: the persistent impact of ecological interactions. *Biological Theory*, 6(3), 203–210.
- Daly, A., Baetens, J., & De Baets, B. (2018). Ecological Diversity: Measuring the

- Unmeasurable. *Mathematics*, 6(7), 119.
- de Grandpre, L., & Bergeron, Y. (1997). Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology*, 85(6), 777–784.
- de la Cretaz, A. & Kelty, M. J. (1999). Establishment and control of hay-scented fern: a native invasive species. *Biological Invasions*, 1, 223-236.
- Deconchat, M., & Balent, G. (2001). Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of Forest Science*, 58(3), 315–328.
- Delagrange, S., Messier, C., Lechowicz, M. J., & Dizengremel, P. (2004). Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: Importance of plant size and light availability. *Tree Physiology*, 24(7), 775–784.
- Devine, K. & Fei, S. (2011). A review of impacts by invasive exotic plants on forest ecosystem services. In: Fei, Songlin; Lhotka, John M.; Stringer, Jeffrey W.; Gottschalk, Kurt W.; Miller, Gary W., eds. Proceedings, 17th central hardwood forest conference; 2010 April 5-7; Lexington, KY; Gen. Tech. Rep. NRS-P-78. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station: 425-435.
- Diaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646-655.
- Diaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P., & Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9), 2958–2975.
- Dietze, M. C., & Clark, J. S. (2008). Changing the gap dynamics paradigm : vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs*, 78(3), 331–347.
- Ding, Y., Zang, R., Lu, X., & Huang, J. (2017). The impacts of selective logging and clear-cutting on woody plant diversity after 40 years of natural recovery in a tropical montane rain forest, south China. *Science of The Total Environment*, 579, 1683–1691.
- Diochon, A., Kellman, L., & Beltrami, H. (2009). Looking deeper: an investigation of soil carbon losses following harvesting from a managed northeastern red spruce

- (*Picea rubens* Sarg.) forest chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 413–420.
- Donato, D. C., Campbell, J. L., & Franklin, J. F. (2012). Multiple successional pathways and precocity in forest development: Can some forests be born complex? *Journal of Vegetation Science*, 23(3), 576–584.
- Donovan, T., W. Jones, P., M. Annand, E., & R. Thompson, F. (1997). Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology*, 78, 2064–2075.
- Duguid, M. C., & Ashton, M. S. (2013). A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 303, 81–90.
- Duguid, M. C., Frey, B. R., Ellum, D. S., Kelty, M., & Ashton, M. S. (2013). The influence of ground disturbance and gap position on understory plant diversity in upland forests of southern New England. *Forest Ecology and Management*, 303, 148–159.
- Dymov, A. A. (2017). The impact of clearcutting in boreal forests of Russia on soils: a review. *Eurasian Soil Science*, 50(7), 780–790.
- Ellum, D. S. (2009). Floristic diversity in managed forests: demography and physiology of understory plants following disturbance in southern New England forests. *Journal of Sustainable Forestry*, 28(1–2), 132–151.
- Esperschütz, J., Zimmermann, C., Dümig, A., Welzl, G., Buegger, F., Elmer, M., Munch, J. C., & Schloter, M. (2013). Dynamics of microbial communities during decomposition of litter from pioneering plants in initial soil ecosystems. *Biogeosciences*, 10(7), 5115–5124.
- Falk, K. J., Burke, D. M., Elliott, K. A., & Holmes, S. B. (2008). Effects of single-tree and group selection harvesting on the diversity and abundance of spring forest herbs in deciduous forests in southwestern Ontario. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2486–2494.
- Food and Agriculture Organization (FAO). (2009). Towards defining forest degradation : comparative analysis of existing definitions, by M. Simula. Forest Resources Assessment Working Paper No. 154. Rome.
- Food and Agriculture Organization (FAO). (2020). Global Forest Resources Assessment 2020. Key findings, Rome.

- Fischer, A., Marshall, P., & Camp, A. (2013). Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: Their effects on both recent and future forest development. *Biodiversity and Conservation*, 22(9), 1863–1893.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. (2005). Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLOS Biology*, 4(1).
- Fraver, S., White, A. S., & Seymour, R. S. (2009). Natural disturbance in an old-growth landscape of northern Maine, USA. *Journal of Ecology*, 97(2), 289–298.
- Gaertner, M., Richardson, D. M., & Privett, S. D. J. (2011). Effects of alien plants on ecosystem structure and functioning and implications for restoration: insights from three degraded sites in south african fynbos. *Environmental Management*, 48(1), 57–69.
- Gause, G. F. (1934). *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore. 129 pages.
- Gauthier, M.-M., Lambert, M.-C., & Bédard, S. (2016). Effects of harvest gap size, soil scarification, and vegetation control on regeneration dynamics in sugar maple–yellow birch stands. *Forest Science*, 62(2), 237–246.
- Gilliam, F. S. (2007). The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845–858.
- Graae, B. J., & Sunde, P. B. (2000). The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography*, 23(6), 720–731.
- Gracia, M., Montané, F., Piqué, J., & Retana, J. (2007). Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain). *Forest Ecology and Management*, 242(2), 391–397.
- Gray, A. N., Spies, T. A., & Easter, M. J. (2002). Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 32(2): 332-343.
- Haeussler, S., Bedford, L., Leduc, A., Bergeron, Y., & Kranabetter, J. (2002). Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36(1).
- Halpern, C. B. (1989). Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology*, 70(3), 704–720.

- Hart, J. L., & Grissino-Mayer, H. D. (2009). Gap-scale disturbance processes in secondary hardwood stands on the Cumberland Plateau, Tennessee, USA. *Forest Ecology: Recent Advances in Plant Ecology* (pp. 131–146).
- Hart, S. A., & Chen, H. Y. H. (2006). Understory vegetation dynamics of north American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381–397.
- Hayes, P., Turner, B. L., Lambers, H., & Laliberté, E. (2014). Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence. *Journal of Ecology*, 102(2), 396–410.
- Hébert, F., Bachand, M., Thiffault, N., Paré, D., & Gagné, P. (2016). Recovery of plant community functional traits following severe soil perturbation in plantations: a case-study. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 12(1–2), 116–127.
- Heinrichs, S., & Schmidt, W. (2009). Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 667–678.
- Hendershot, W. H., Lalande, H., & Duquette, M. (2008). Soil reaction and exchangeable acidity. In M. R. Carter & E. G. Gregorich (Eds.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* (2nd ed., pp. 173–178).
- Hilmers, T., Friess, N., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., & Müller, J. (2018). Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, 55(6), 2756–2766.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35.
- Hooper, David U., & Vitousek, P. M. (1998). Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 68(1), 121–149.
- Hume, A. M., Chen, H. Y., & Taylor, A. R. (2018). Intensive forest harvesting increases susceptibility of northern forest soils to carbon, nitrogen and phosphorus loss. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 246–255.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of

- animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145–159.
- Hylander, K. (2009). No increase in colonization rate of boreal bryophytes close to propagule sources. *Ecology*, 90(1), 160–169.
- Ives, A. R., & Carpenter, S. R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317(5834), 58–62.
- Jang, W., Page-Dumroese, D. S., & Keyes, C. R. (2016). Long-term soil changes from forest harvesting and residue management in the northern Rocky Mountains. *Soil Science Society of America Journal*, 80(3), 727–741.
- Jenkins, M. A., & Parker, G. R. (1999). Composition and diversity of ground-layer vegetation in silvicultural openings of southern Indiana forests. *The American Midland Naturalist*, 142(1), 1–16.
- Jensen, A. M., & Löf, M. (2017). Effects of interspecific competition from surrounding vegetation on mortality, growth and stem development in young oaks (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management*, 392, 176–183.
- Jerabkova, L., Prescott, C. E., Titus, B. D., Hope, G. D., & Walters, M. B. (2011). A meta-analysis of the effects of clearcut and variable-retention harvesting on soil nitrogen fluxes in boreal and temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(9), 1852–1870.
- Jobidon, R. (1995). Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec. Mémoire de recherche forestière n°117. Gouvernement du Québec. Direction de la recherche forestière.
- Johansson, M.-B. (1994) The influence of soil scarification on the turn-over rate of slash needles and nutrient release. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9:1-4, 170-179.
- Johansson, K., Ring, E., Högbom, L. (2013). Effects of pre-harvest fertilization and subsequent soil scarification on the growth of planted *Pinus sylvestris* seedlings and ground vegetation after clear-felling. *Silva Fennica*, 47(4), 1016.
- Karlsson, C., & Örlander, G. (2000). Soil scarification shortly before a rich seed fall improves seedling establishment in seed tree stands of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 15(2), 256–266.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O., & Garnier, E. (2009). Litter quality and decomposability of species from a mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*, 104(6), 1151–

1161.

- Keenan, R. J., & Kimmins, J. P. (1993). The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews*, 1(2), 121–144.
- Kneeshaw, D. D., & Prévost, M. (2007). Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed-species forests of central Quebec, Canada. Uneven-aged silvicultural research group conference on natural disturbance-based silviculture: managing for complexity. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1534–1544.
- Laliberté, E., Zemunik, G., & Turner, B. L. (2014). Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science*, 345(6204), 1602–1605.
- Lessard, G. & Blouin, D. (1998). Comparaison de l'installation de la régénération naturelle de bouleau jaune dans une érablière à bouleau jaune de l'Estrie suite à divers procédés de régénération. Centre d'enseignement et de recherche de Sainte-Foy inc. (CERFO). 39 p. + annexes.
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., & Fischer, J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 131(3), 433–445.
- Lookingbill, T.R., Goldenberg, N.E., Williams, B.H. (2004). Understory species as soil moisture indicators in Oregon's Western Cascades old-growth forests. *Northwest Science*, 78(3):214-22.
- Lorimer, C. G. 1989. The oak regeneration problem: new evidence on causes and possible solutions. Forest Resource Analyses No. 8, Agricultural bulletin R3484. Department of Forestry, School of Natural Resources, College of agricultural and life sciences, University of Wisconsin-Madison, USA, 34 pp.
- Lyons, K. G., Brigham, C. A., Traut, B. H., & Schwartz, M. W. (2005). Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*, 19(4), 1019–1024.
- Mallik, A. U. (1995). Conversion of temperate forests into heaths: role of ecosystem disturbance and ericaceous plants. *Environmental Management*, 19(5), 675–684.
- Mallik, A. U. (2003). Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(3–4), 341–366.
- Malmer, A., & Grip, H. (1990). Soil disturbance and loss of infiltrability caused by

- mechanized and manual extraction of tropical rainforest in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 38(1), 1–12.
- Márialigeti, S., Tinya, F., Bidló, A., & Ódor, P. (2016). Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology*, 217(5), 549–563.
- Matias, M. G., Combe, M., Barbera, C., & Mouquet, N. (2013). Ecological strategies shape the insurance potential of biodiversity. *Frontiers in Microbiology*, 3.
- Mayer, P., Abs, C., & Fischer, A. (2004). Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian forest - key factors and relevance for forest dynamics. *Forest Ecology and Management*, 188(1–3), 279–289.
- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4), 423–431.
- Meier, A. J., Bratton, S. P., & Duffy, D. C. (1995). Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecological Applications*, 5(4), 935–946.
- Messier, C., & Kimmins, J. P. (1990). Nutritional stress in *Picea sitchensis* plantations in coastal British Columbia: the effects of *Gaultheria shallon* and declining site fertility. In *Management of nutrition in forests under stress*. pp 257-267.
- Messier, C., Bauhus, J., Doyon, F., Maure, F., Sousa-Silva, R., Nolet, P., Mina, M., Aquilué, N., Fortin, M.-J., & Puettmann, K. (2019). The functional complex network approach to foster forest resilience to global changes. *Forest Ecosystems*, 6(1), 21.
- Mestre, L., Toro-Manríquez, M., Soler, R., Huertas-Herrera, A., Martínez-Pastur, G., & Lencinas, M. V. (2017). The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. *Forest Ecosystems*, 4(1).
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being : synthesis*. Island Press, Washington, DC
- Ministère des Ressources Naturelles du Québec. (1998). *Manuel d'aménagement forestier*. MRN, Direction des programmes forestiers. Québec.
- Moffatt, S. ., & McLachlan, S. (2004). Understorey indicators of disturbance for riparian forests along an urban–rural gradient in Manitoba. *Ecological Indicators*,

4(1), 1–16.

- Moola, F. M., & Vasseur, L. (2008). The maintenance of understory residual flora with even-aged forest management: a review of temperate forests in northeastern North America. *Environmental Reviews*, 16(NA), 141–155.
- Myers, J. A., Chase, J. M., Jiménez, I., Jørgensen, P. M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N., & Seidel, R. (2012). Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16(2), 151–157.
- Naaf, T., & Wulf, M. (2007). Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *Forest Ecology and Management*, 244(1-3), 141–149.
- Nave, L. E., Vance, E. D., Swanston, C. W., & Curtis, P. S. (2010). Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 259(5), 857–866.
- Newmaster, S. G., Parker, W. C., Bell, F. W., & Paterson, J. M. (2007). Effects of forest floor disturbances by mechanical site preparation on floristic diversity in a central Ontario clearcut. *Forest Ecology and Management*, 246(2–3), 196–207.
- Nieminen, M. (2004). Export of dissolved organic carbon, nitrogen and phosphorus following clear-cutting of three Norway spruce forests growing on drained peatlands in southern Finland. *Silva Fennica*, 38(2).
- Nilsson, M.-C., & Wardle, D. A. (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(8), 421–428.
- Nilsson, U., & Örlander, G. (1999). Vegetation management on grass-dominated clearcuts planted with Norway spruce in southern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(7), 1015–1026.
- Nolet, P., Kneeshaw, D., Messier, C., & Béland, M. (2018). Comparing the effects of even- and uneven-aged silviculture on ecological diversity and processes: a review. *Ecology and Evolution*, 8(2), 1217–1226.
- Nyland, R. D., Bashant, A. L., Bohn, K. K., & Verostek, J. M. (2006). Interference to hardwood regeneration in northeastern North America: controlling effects of American beech, striped maple, and hobblebush. *Northern Journal of Applied Forestry*, 23(2):122–132.

- Oliver, C., & Larson, B. (1996). *Forest Stand Dynamics, Update Edition. Yale School of Forestry & Environmental Studies Other Publications.*
- Örlander, G., Egnell, G., & Albrektson, A. (1996). Long-term effects of site preparation on growth in Scots pine. *Forest Ecology and Management, 86(1-3), 27–37.*
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., Virtanen, R. (2010). Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology, 24(1), 101–112.*
- Perry, D.A., Oren, R., Hart, S.C. (2008). *Forest Ecosystems, 2<sup>nd</sup> edn.* John Hopkins University Press, Baltimore.
- Pickett, S. T. A., & White, P. S. (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. *The Journal of Ecology, 74(3), 911.*
- Platt, W. J., & Connell, J. H. (2003). Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs, 73(4), 507–522.*
- Podgaiski, L. R., & Rodrigues, G. G. (2010). Leaf-litter decomposition of pioneer plants and detritivore macrofaunal assemblages on coal ash disposals in southern Brazil. *European Journal of Soil Biology, 46(6), 394–400.*
- Pötzelsberger, E., & Hasenauer, H. (2015). Soil change after 50 years of converting Norway spruce dominated age class forests into single tree selection forests. *Forest Ecology and Management, 338, 176–182.*
- Powers, M. D., & Nagel, L. M. (2009). Pennsylvania sedge cover, forest management and deer density influence tree regeneration dynamics in a northern hardwood forest. *Looking, 82(3), 241–254.*
- Poznanovic, S. K., Webster, C. R., & Bump, J. K. (2013). Maintaining mid-tolerant tree species with uneven-aged forest management: 9-year results from a novel group-selection experiment. *Forestry, 86(5), 555–567.*
- Prévost, M., & Raymond, P. (2012). Effect of gap size, aspect and slope on available light and soil temperature after patch-selection cutting in yellow birch–conifer stands, Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management, 274, 210–221.*
- Prévost, M., Raymond, P., & Lussier, J.-M. (2010). Regeneration dynamics after patch

- cutting and scarification in yellow birch – conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(2), 357–369.
- Prévosto, B., Bousquet-Mélou, A., Ripert, C., & Fernandez, C. (2011). Effects of different site preparation treatments on species diversity, composition, and plant traits in *Pinus halepensis* woodlands. *Plant Ecology*, 212(4), 627–638.
- Prieur-Richard, A.-H., & Lavorel, S. (2000). Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology*, 25(1), 1–7.
- Puettmann, K. J., Coates, K. D., & Messier, C. C. (2012). A critique of silviculture: managing for complexity. *Island Press*.
- Pykälä, J. (2004). Immediate increase in plant species richness after clear-cutting of boreal herb-rich forests. *Applied Vegetation Science*, 7(1), 29–34.
- Raymond, P., Royo, A. A., Prévost, M., & Dumais, D. (2018). Assessing the single-tree and small group selection cutting system as intermediate disturbance to promote regeneration and diversity in temperate mixedwood stands. *Forest Ecology and Management*, 430, 21–32.
- Reader, R. J., & Bricker, B. D. (1992). Response of five deciduous forest herbs to partial canopy removal and patch size. *The American Midland Naturalist*, 127(1), 149–157.
- Renaud, V., Innes, J. L., Dobbertin, M., & Rebetez, M. (2011). Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theoretical and Applied Climatology*, 105(1), 119–127.
- Richardson, D. M., Holmes, P. M., Esler, K. J., Galatowitsch, S. M., Stromberg, J. C., Kirkman, S. P., Pyšek, P., & Hobbs, R. J. (2007). Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*, 13(1), 126–139.
- Ritchie, G. A., & Dunlap, J. R. (1980). Root growth potential : its development and expression in forest tree seedlings. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 31.
- Roberts, M. R. (2004). Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany*, 82(9), 1273–1283.
- Roberts, M. R., & Zhu, L. (2002). Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous–deciduous forest in New Brunswick, Canada. *Forest Ecology and Management*, 155(1–3), 17–31.

- Robitaille, L. (1978). Résultats quinquennaux de plantation et de régénération naturelle du bouleau jaune suite à une coupe rase avec et sans scarification. Symposium de l'IUFRO, Nancy, 1978.
- Robitaille, A., & Saucier, J.-P. (1996). Land district, ecophysiographic units and areas: the landscape mapping of the Ministère des Ressources naturelles du Québec. *Environmental Monitoring and Assessment*, 39(1), 127–148.
- Royer-Tardif, S., Paquette, A., Messier, C., Bournival, P., & Rivest, D. (2018). Fast-growing hybrids do not decrease understorey plant diversity compared to naturally regenerated forests and native plantations. *Biodiversity and Conservation*, 27(3), 607–631.
- Royo, A. A. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: Consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6).
- Royo, A. A., & Carson, W. P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6), 1345–1362.
- Royo, A. A., & Ristau, T. E. (2013). Stochastic and deterministic processes regulate spatio-temporal variation in seed bank diversity. *Journal of Vegetation Science*, 24(4), 724–734.
- Runkle, J. R., & Yetter, T. C. (1987). Treefalls revisited: gap dynamics in the southern Appalachians. *Ecology*, 68(2), 417–424.
- Scheller, R. M., & Mladenoff, D. J. (2002). Understorey species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests. *Ecological Applications*, 12(5), 1329.
- Schütz, J.-P., Saniga, M., Diaci, J., & Vrška, T. (2016). Comparing close-to-naturesilviculture with processes in pristine forests: lessons from central Europe. *Annals of Forest Science*, 73(4), 911–921.
- Serres, A. M.-D., Gélinas, N., & Marcotte, P. (2018). Les produits forestiers non ligneux: une opportunité de développement touristique régional. *Journal of Rural and Community Development*, 12(2–3).
- Seymour, R. S., White, A. S., & de Maynadier, P. G. (2002). Natural disturbance regimes in northeastern North America—Evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 357–

367.

- Shields, J. M., & Webster, C. R. (2007). Ground-layer response to group selection with legacy-tree retention in a managed northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, *37*(10), 1797–1807.
- Shure, D. J., Phillips, D. L., & Edward Bostick, P. (2006). Gap size and succession in cutover southern Appalachian forests: an 18 year study of vegetation dynamics. *Plant Ecology*, *185*(2), 299–318.
- Siemion, J., Burns, D. A., Murdoch, P. S., & Germain, R. H. (2011). The relation of harvesting intensity to changes in soil, soil water, and stream chemistry in a northern hardwood forest, Catskill Mountains, USA. *Forest Ecology and Management*, *261*(9), 1510–1519.
- Smith, K. J., Keeton, W. S., Twery, M. J., & Tobi, D. R. (2008). Understory plant responses to uneven-aged forestry alternatives in northern hardwood–conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research*, *38*(6), 1303–1318.
- Swanson, M. E., Franklin, J. F., Beschta, R. L., Crisafulli, C. M., DellaSala, D. A., Hutto, R. L., Lindenmayer, D. B., & Swanson, F. J. (2011). The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *9*(2), 117–125.
- Thiffault, E., Hannam, K. D., Paré, D., Titus, B. D., Hazlett, P. W., Maynard, D. G., & Brais, S. (2011). Effects of forest biomass harvesting on soil productivity in boreal and temperate forests—A review. *Environmental Reviews*, *19*(NA), 278–309.
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *45*(1), 471–493.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science, New Series*, *277*(5330), 1300–1302.
- Tinya, F., Márialigeti, S., Bidló, A., & Ódor, P. (2019). Environmental drivers of the forest regeneration in temperate mixed forests. *Forest Ecology and Management*, *433*, 720–728.
- van Andel, J., Grootjans, A. P., & Aronson, J. (2012). Unifying concepts. In J. van Andel & J. Aronson (Eds.), *Restoration Ecology* (pp. 9–22).
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, *85*(2), 183–206.

- Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K. M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Calster, H. V., Peterken, G., Graae, B. J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F., & Hermy, M. (2007). Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, *95*(3), 565–573.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892.
- Vivian-Smith, G. (1997). Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology*, *85*(1), 71–82.
- Vockenhuber, E. A., Scherber, C., Langenbruch, C., Meißner, M., Seidel, D., & Tschardtke, T. (2011). Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany’s largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *13*(2), 111–119.
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, *98*(4), 725–736.
- Walmsley, J. D., Jones, D. L., Reynolds, B., Price, M. H., & Healey, J. R. (2009). Whole tree harvesting can reduce second rotation forest productivity. *Forest Ecology and Management*, *257*(3), 1104–1111.
- Wang, W., Sardans, J., Wang, C., Asensio, D., Bartrons, M., & Peñuelas, J. (2018). Species-specific impacts of invasive plant success on vertical profiles of soil carbon accumulation and nutrient retention in the Minjiang River tidal estuarine wetlands of China. *Soil Systems*, *2*(1), 5.
- Wardle, D. A. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, *304*(5677), 1629–1633.
- Wardle, David A., Yeates, G. W., Williamson, W., & Bonner, K. I. (2003). The response of a three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups. *Oikos*, *102*(1), 45–56.
- Webster, C. R., & Lorimer, C. G. (2005). Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: a retrospective approach. *Ecological Applications*, *15*(4), 1245–1262.
- White, P. S., & Jentsch, A. (2001). The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. In K. Esser, U. Lüttge, J. W. Kadereit, & W. Beyschlag (Eds.), *Progress in Botany: Genetics Physiology Systematics Ecology* (pp. 399–

450).

- Willis, A. D. (2019). Rarefaction, Alpha Diversity, and Statistics. *Frontiers in Microbiology*, 10.
- Work, T.T., Jacobs, J.M., Spence, J.R., Volney, W.J. (2010) High levels of green-tree retention are required to preserve ground beetle biodiversity in boreal mixedwood forests. *Ecological Applications*, 20(3), 741-751
- Wyatt, J. L., & Silman, M. R. (2010). Centuries-old logging legacy on spatial and temporal patterns in understory herb communities. *Forest Ecology and Management*, 260(1), 116–124.
- Yeboah, D., Chen, H. Y. H., & Kingston, S. (2016). Tree species richness decreases while species evenness increases with disturbance frequency in a natural boreal forest landscape. *Ecology and Evolution*, 6(3), 842–850.
- Zidia, N., & Tran, T. S. (2008). Mehlich III – Extractable elements. In M. R. Carter & E. G. Gregorich (Eds.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* (2nd ed., pp. 81–88).
- Zöttl, W. & Hüttnl, R.F. (1989). Management of nutrition in forests under stress: proceedings of the international symposium, sponsored by the International Union of Forest Research Organization (IUFRO, Division I) and hosted by the Institute of Soil Science and Forest Nutrition at the Albert-Ludwigs-University in Freiburg, Germany, (pp. 257–267).
- Zummo, L. M., & Friedland, A. J. (2011). Soil carbon release along a gradient of physical disturbance in a harvested northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 261(6), 1016–1026.