



Université du Québec
à Rimouski

RÉPONSE DE LA FLORE DE SOUS-BOIS 12 ANS APRÈS ÉCLAIRCIES COMMERCIALES ET CRÉATION DE TROUÉES DANS DES PEUPELEMENTS RÉSINEUX

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **Raphaël Turquin**

Février 2023

Composition du jury :

Martin-Hugues Saint-Laurent, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Luc Sirois, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Robert Schneider, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Isabelle Aubin, codirectrice de recherche, Centre de foresterie des Grands Lacs

Marie-Hélène Brice, examinateur externe, Université de Montréal

Dépôt initial le 15 août 2022

Dépôt final le 16 février 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski 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 Rimouski 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 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

Tout d'abord, j'aimerais remercier la « dream team » qui m'a supervisée tout au long de ce projet. Merci Luc Sirois de m'avoir fait confiance dès le début pour mener à bien ce projet qui a été ô combien formateur et passionnant ! Ton support, tes critiques et tes connaissances sans limite des plantes ont été d'une aide considérable dans la rédaction de ce mémoire. Un jour, peut-être, je serai un biologiste de ta grandeur ! Merci Isabelle Aubin pour ton expertise et ton enthousiasme à toute épreuve ! Tu as toujours su me guider à travers les méandres de la recherche et tu as réussi à me convertir aux traits fonctionnels ! Ta bienveillance, ton dynamisme et tes conseils m'ont permis de ne pas baisser les bras face aux difficultés et la réalité de la recherche. Merci Robert Schneider pour ton accueil dans ta chaire de recherche et surtout ton aide dans ce projet ! Tu as toujours été là pour me ramener sur terre et éclairer mes idées brouillées de ta lanterne de sagesse. Merci infiniment à vous trois, merci pour tout, merci d'avoir cru en moi, je suis heureux d'avoir fait ce bout de chemin avec vous et peut-être que nous allons collaborer de nouveaux dans de futurs projets (je l'espère !).

Merci également à mes assistant.e.s de terrain et ami.e.s Chléo Pelletier, Catherine Fortin-Tanguay, Daphnée Delisle et Aurélien Martin. Vous m'avez suivi dans cet été 2020 à travers les branches denses des épinettes et les trouées envahies de framboisiers. Vous avez été d'une écoute et d'un professionnalisme incroyable. Vous avez également été d'un grand support lors des moments de doute et de grande fatigue. Merci encore ! Merci Laura Boisvert-Marsh et Kierann Santala de m'avoir aidé dans le traitement et dans l'analyse des données. Merci Françoise Cardou d'avoir collaboré avec moi pour appliquer et tester la nouvelle analyse de structure et d'avoir aidé dans la rédaction de cette partie.

Pour finir, merci à mes parents et mon papi Jean-Louis de m'avoir toujours supporté dans mes choix et dans mes aventures même si elles sont de l'autre côté de l'Atlantique ! Sans votre aide, je ne serai pas là aujourd'hui à être épanouie dans mon travail et dans ma vie personnelle. Merci infiniment pour tout !

RÉSUMÉ

L'éclaircie commerciale a gagné en popularité au cours des dernières décennies, et de nouvelles méthodes ont été introduites pour mieux atteindre les objectifs de gestion écosystémique. Le sous-bois, qui remplit de nombreuses fonctions écologiques (e.g. recyclage des nutriments, décomposition), peut être altéré par ces pratiques sylvicoles. Lorsqu'elle est utilisée comme première étape du rétablissement de la structure inéquienne-irrégulière, l'éclaircie commerciale et les trouées pourraient contribuer à la restauration de la structure complexe des peuplements régénérés naturellement et plantés. Cependant, la réponse du sous-bois à ces traitements est encore mal connue. Notre objectif était d'évaluer les effets de ces traitements sur les communautés de la flore du sous-bois dans des peuplements de sapin baumier (*Abies balsamea*) régénérés naturellement et des plantations d'épinette blanche (*Picea glauca*) dans l'est du Québec. Les inventaires floristiques ont été réalisés immédiatement avant les traitements sylvicoles et 1, 2 et 12 ans après les traitements. Le dispositif d'étude se compose d'unités expérimentales où un type d'éclaircie commerciale a été appliqué (aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élités/ha) combiné avec 3 tailles de trouée (aucune, 100m² et 500m²). La composition spécifique, l'assemblage fonctionnel et la structure verticale ont été comparés entre toutes les combinaisons de traitement. Nos résultats ont montré des différences de composition, de richesse fonctionnelle et de structure verticale entre les peuplements régénérés naturellement et les plantations. Les trouées ont eu le plus d'effet sur les trois composantes de diversité, particulièrement les grandes trouées (500m²) qui ont engendré le plus de changements dans les communautés végétales. Comparé aux petites trouées (100m²), les grandes trouées ont favorisé les espèces intolérantes et rudérales (e.g. *Hieracium sp*, *Rubus ideus*, *Pteridium aquilinum*) ainsi que le développement d'une strate dense d'arbustes et d'herbacées. L'effet des grandes trouées a été plus important dans les plantations que les peuplements régénérés naturellement. L'éclaircie commerciale, en revanche, n'a pas affecté les communautés du sous-bois. Nos résultats suggèrent que l'éclaircie commerciale a eu un effet limité sur la diversité des plantes du sous-bois, mais que les changements floristiques persistent jusqu'à 12 ans après la création de trouées petites à modérées, en particulier dans les plantations.

Mots clés : Éclaircie par arbre élite, trouée, flore de sous-bois, diversité spécifique, diversité fonctionnelle, structure verticale

ABSTRACT

Commercial thinning has increased in popularity over the last few decades, with new methods being introduced to better attain ecosystem-based management objectives. The understory, which fulfills numerous ecosystem functions (e.g. nutrient recycling, decomposition), can be altered by these silvicultural practices. When used as the first step in restoring the uneven-irregular structure, commercial thinning and gaps could help in the restoration of the complex structure of naturally regenerated and planted stands. However, the response of the understory to these treatments is still not well known. Our objective was to evaluate the effect of these treatments on the understory communities in balsam fir (*Abies balsamea*) naturally regenerated stands and white spruce (*Picea glauca*) plantations in Eastern Québec. Understory communities were surveyed before thinning and gap creation, and 1, 2 and 12 years after treatment. The experimental design was composed of experimental units that were commercially thinned (none, thinning from below and thinning by the release of 50 or 100 crop trees per hectare) combined with 3 types of gaps (none, 100m² and 500m²) where we compared the understory composition, functional assemblage and structure. Our results showed differences in specific diversity, functional richness and vertical structure between naturally regenerated stands and plantations. Gaps had the greatest effect on all three biodiversity measures. Large gaps (500m²) caused the most change on the understory communities. When compared to small gaps (100m²), large gaps favoured intolerant, ruderal species (e.g. *Hieracium sp.*, *Rubus ideus*, *Pteridium aquilinum*) as well as the development of dense shrub and herbaceous layers. The effect of large gaps was greater in planted stands than in naturally regenerated ones. Commercial thinning, on the other hand, did not affect the understory communities. Our results suggest that commercial thinning had limited effect on understory plant diversity but floristic changes persist up to 12 years after small to moderate gap creation, particularly in plantations.

Keywords: Thinning by crop-tree release, gap creation, understory, specific diversity, functional diversity, vertical structure

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT	xi
LISTE TABLEAUX	xv
LISTES FIGURES	xvii
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 2 : PERSISTANCE DE PLANTES PIONNIÈRES 12 ANS APRÈS LA CRÉATION DE TROUÉES	8
RÉSUMÉ	8
INTRODUCTION	9
MATÉRIEL ET MÉTHODES	11
Aire d'étude.....	11
Échantillonnage.....	13
Traits fonctionnels et métriques associées	13
Analyses des données	14
Analyse environnementale.....	14
Évolution temporelle de la composition taxonomique.....	15
Analyse de la composition fonctionnelle	17
Analyse de la structure verticale	18
RÉSULTATS	19
Variables environnementales 12 ans après traitement.....	19
Diversité spécifique	20
Réponse fonctionnelle 12 ans après traitement.....	29
Analyses structurales.....	32
DISCUSSION	35
Résilience de la flore de sous-bois face aux traitements d'éclaircies commerciales.....	35
Effet de la taille de trouée sur la flore de sous-bois.....	35
Effet de l'origine du site sur la réponse de la flore de sous-bois aux trouées	36
Résilience de la flore de sous-bois en forêts régénérées naturellement.....	38
Implication pour l'aménagement des peuplements résineux	38
CONCLUSION GÉNÉRALE	39
ANNEXES	41

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES48

LISTE TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques des sites à l'étude	12
Tableau 2 : Valeurs de F de l'analyse de variance pour les trois indices de diversité spécifique. (N1 : nombre de Hill d'ordre 1; Trouée : aucune/100m ² /500m ² ; Éclaircie : aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élités/ha; Origine : naturelle/plantation; Année : 2008/2009/2010/2020). Les valeurs en gras sont significativement différentes au seuil de $p < 0,05$ (*) ou $< 0,01$ (**).	22
Tableau 3 : Effet de la taille des touées et de l'origine des peuplements sur l'occurrence des espèces présumément sensibles à l'aménagement forestier et des espèces compétitrices potentiellement récalcitrantes. L'occurrence relative moyenne est présentée pour chaque combinaison de traitement. Les résultats de l'analyse de variance sont indiqués avec leur valeur de p associée. Les valeurs significatives sont en gras ($p < 0,05$). Les variables prises en compte sont indiquées telles que suit : type de trouée (T) et l'origine (O). Un test post-hoc Tuckey HSD par paire a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA. Les lettres à côté des occurrences relatives moyennes indiquent les différences significatives.	26
Tableau 4 : Valeurs de F de l'analyse de variance de l'indice de richesse fonctionnelle (FRic). (Trouée : aucune/100m ² /500m ² ; Éclaircie : aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élités/ha; Origine : naturelle/plantation). Les valeurs en gras sont significativement différentes au seuil de probabilité $p < 0,05$ (*), $< 0,01$ (**).	31
Tableau 5 : Valeurs de F de l'analyse de variance pour les métriques de trajectoire (Long. S. : Longueur de la trajectoire spécifique ; Long. F. : Longueur de la trajectoire fonctionnelle ; Direct. S. : Direction de la trajectoire spécifique ; Direct. F. : Direction de la trajectoire fonctionnelle ; Trouée : aucune/100m ² /500m ² ; Éclaircie : aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élités/ha ; Origine : naturelle/plantation). Les valeurs en gras sont significativement différentes au seuils de probabilité $p < 0,05$ (*), $< 0,01$ (**).	33
Tableau 6 : Valeurs moyennes (\pm erreur type) des différentes mesures de trajectoire en fonction de l'origine du site et du type de trouée pratiquée. Un test post-hoc Tuckey HSD par paire a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA (Tableau 6). Les lettres à côté des valeurs moyennes indiquent les différences significatives. Voir annexes V et VI pour la représentation graphique des analyses de trajectoire.	33

LISTES FIGURES

- Figure 1 :** Les différents jeux de données nécessaires pour cette étude et leur utilisation dans l'analyse de la réponse de la flore de sous-bois. (CMW : community-weighted-means matrice; N1 : nombre de Hill d'ordre 1; ACP : analyse en composantes principales; PRC : principale response curve; ANOVA : analyse de variance). 15
- Figure 2 :** Schématisation de l'analyse « community trajectory analysis » développée par De Cáceres et al. (2019) pour l'étude de la structure verticale. On considère les strates 1 à 4 comme les strates inventoriées. A) Situation où un gradient de diversification s'observe entre le sol forestier et la canopée. Ceci résulte dans l'analyse à une trajectoire rectiligne (direction ≈ 1) et une grande distance entre les différentes strates inventoriées (longueur de trajectoire grande). B) Situation où la composition des strates est relativement homogène. Ceci résulte en une trajectoire rectiligne et une courte distance entre les différentes strates (longueur de trajectoire faible). Dans la situation A) et B), la valeur de direction de la trajectoire est proche de 1 (direction rectiligne). C) Situation où une couche arbustive et/ou arborescente se trouve dans les strates intermédiaires. Ceci résulte en une trajectoire non-rectiligne (direction ≈ 0). 19
- Figure 3 :** Dispersion des sites et des caractéristiques environnementales (nature du substrat et ouverture de la canopée) dans l'espace d'ordination des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice environnementale pour chaque sous-bloc échantillonné 12 ans après traitement (FN12 : n = 48, FN 22 = 46, PL12 = 55, PL22 = 60 ; voir tableau 1 pour les codes de site). Les trois traitements de trouées sont représentés avec AT pour aucune trouée, PT pour petite trouée et GT pour grande trouée. Voir annexe II pour la correspondance des codes. 21
- Figure 4 :** Indices de diversité spécifique (A : Richesse spécifique, B : Indice de Hill d'ordre 1, C : Équitabilité spécifique) au cours des 4 années d'inventaire en fonction des types de trouée pratiquée dans les sous-blocs (AT : Aucune trouée ; PT : Petite trouée ; GT : Grande trouée), tous sites confondus. Les barres d'erreur montrent l'erreur type associée aux moyennes. Un test post-hoc Tuckey HSD a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA (Tableau 3). Les lettres indiquent des différences significatives entre les moyennes des indices de diversité calculées avant (0) puis 1, 2 et 12 ans après traitements d'éclaircies commerciales et de trouées. 23
- Figure 5 :** Dispersion des sites dans l'espace d'ordination des deux premiers axes d'ACP obtenus à partir des matrices d'occurrence relative des espèces, après transformation d'Hellinger, retrouvées dans chaque sous-bloc 12 ans après traitement (FN12 : n = 48, FN22 = 46, PL12 = 55, PL22 = 60; voir tableau 1 pour les codes de site). Les trois traitements de trouées sont représentés avec AT : aucune trouée, PT : petite trouée, GT : grande trouée. Les espèces présentes sur le graphique ont un \cos^2 (cosinus directeur ; qualité de représentation des espèces sur le graphique) $\geq 0,15$. Le niveau des ellipses d'équiprobabilité est à 75%. Voir annexe IV pour la signification des codes d'espèces. 25
- Figure 6 :** Courbes de réponse principale pour le premier axe de la RDA testant l'effet des traitements sylvicoles et du temps sur la composition spécifique. Les courbes représentent la trajectoire temporelle dominante pour les deux sites en forêt naturellement régénérée (a) et en plantation (b). Les courbes de réponse sont illustrées par rapport à la valeur zéro représentant les sites témoin. Les trois traitements de trouées sont représentés avec AT : aucune trouée, PT : petite trouée, GT : grande trouée. Les 4 types d'éclaircies sont

représentées avec TM : témoin, EB : éclaircie par le bas, 50AE/100AE : dégagement de 50/100 arbres élités/ha. Les espèces présentées sur le côté droit possèdent un *species score* > 0.15. Voir annexe IV pour la signification des codes d'espèces. 28

Figure 7 : Dispersion des sites et des traits fonctionnels dans l'espace d'ordination des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice CWM pour chaque unité expérimentale échantillonnée lors de l'inventaire 12 ans après traitement (FN12 : n = 48, FN 22 = 46, PL12 = 55, PL22 = 60; voir tableau 1 pour les codes de site). Les trois traitements de trouées sont représentés avec AT pour aucune trouée, PT pour petite trouée et GT pour grande trouée. Le niveau des ellipses d'équiprobabilité est à 75%. Pour les traits binaires et ordinaux, une seule catégorie est présentée. Voir annexe III pour la signification des codes. 30

Figure 8 : Indices de diversité fonctionnelle selon l'origine du site et les types de trouée pratiquée (AT : Aucune trouée ; PT : Petite trouée ; GT : Grande trouée). Les barres d'erreur montrent l'erreur type associée aux moyennes. Un test post-hoc Tuckey HSD a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA (Tableau 5). Les lettres en légende indiquent les différences statistiques significatives entre les moyennes obtenues à l'aide d'un test post-hoc. 31

Figure 9 : Occurrence relative moyenne cumulée en fonction des groupes d'espèces de la flore de sous-bois selon les 4 classes de hauteur inventoriées et en fonction de l'origine du site ainsi que le type de trouée appliqué. Les groupes d'espèces sont séparées en 2 sous-groupes : Les espèces intolérantes à l'ombre (.i) et les espèces tolérante à l'ombre (.t). Les teintes claires représentent les espèces intolérantes et les teintes sombres les espèces tolérantes. Les cases supplémentaires simplifient et schématisent la trajectoire dans l'analyse de la structure basée sur les résultats du tableau 7 et montrent les différences de longueur et de direction de trajectoire en fonction de la combinaison de facteurs. Voir annexes V et VI pour la représentation graphique des analyses de trajectoire. 34

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE

Dynamique des forêts naturelles

En forêt naturelle, la structure des peuplements est déterminée par le régime de perturbation naturelle (feux, chablis, épidémies d'insectes, etc.) (Fourrier et al., 2015). Dans les forêts mixtes du sud-est canadien, les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) sont le principal agent de perturbation qui surviennent à intervalle moyen de 40 ans depuis les derniers 500 ans (Boulanger & Arseneault, 2004). Cet agent de perturbation engendre la mortalité des essences résineuses telle que l'épinette blanche (*Picea glauca*) et particulièrement le sapin baumier (*Abies balsamea*) sur de petites à moyennes étendues (Boulanger & Arseneault, 2004; Bouchard et al., 2006). Ce régime de perturbation crée une dynamique de trouées où la sénescence des arbres défoliés va engendrer des ouvertures partielles dans le couvert forestier (Messier et al., 1999; Franklin et al., 2007). De plus, les arbres morts tombent éventuellement, contribuant ainsi à la formation d'ouvertures partielles (Messier et al., 1999). La régénération va différer suivant la taille de l'ouverture, par exemple une petite trouée (<200-400m²) va favoriser les espèces tolérantes à l'ombre alors qu'une grande trouée (>400m²) va permettre la colonisation d'arbres intolérants tels que le peuplier faux tremble (*Populus tremuloides*) et le bouleau blanc (*Betula papyrifera*) (Busing, 1994; Vepakomma et al., 2011). Un tel régime de perturbation est associé à la prépondérance de vieux peuplements avec une structure et une composition hétérogène dans les forêts naturelles.

Aménagement équiennne intensif et plantations

Cependant, la foresterie industrielle a rapidement provoqué des changements importants dans la composition et la structure des forêts (Etheridge et al., 2005; Johann, 2006; Boucher et al., 2009). En Amérique du Nord, l'industrialisation de la foresterie a commencé au début des années 1900 et elle est responsable d'une altération importante de la structure des forêts (Boucher et al., 2009; Danneyrolles et al., 2019). Par exemple, il y a aujourd'hui au Bas Saint-Laurent une diminution importante des vieilles forêts irrégulières-inéquiennes au profit de jeunes forêts équiennes en régénération (40 ans et moins) avec une plus grande proportion d'essences feuillues (Boulanger & Arseneault, 2004). Les écarts structuraux et

de composition entre les forêts naturelles et aménagées sont d'autant plus importants lorsque les coupes totales sont régénérées par des plantations. Au Bas Saint-Laurent, l'épinette blanche a été beaucoup plantée (Thiffault et al., 2003). C'est une espèce longévive et avec une forte valeur économique (Prégent et al., 2011). Plusieurs éclaircies commerciales sont réalisées dans ces peuplements afin de maximiser l'accroissement ligneux des tiges restantes (Thiffault et al., 2003; Prégent et al., 2011). Ces plantations ont pour seul but de produire du bois et sont récoltées dans leur entièreté lorsque le peuplement atteint sa maturité qui se situe entre 45 et 60 ans dans le cas de l'épinette blanche (Thiffault et al., 2003). Dans ces peuplements aménagés intensivement, on observe une raréfaction du bois mort, sous forme de chicot ou de débris au sol, posant un enjeu de conservation de la biodiversité (Patry et al., 2017; Haughian, 2018). En forêt boréale, les débris ligneux constituent des sites essentiels à l'établissement et la germination de bryophytes, de lichens, de champignons, de plantes vasculaires (Haughian & Frego, 2017; Kumar et al., 2018a) et accueillent une importante diversité d'insectes xylophages (Sippola & Renvall, 1999; Similä et al., 2002), d'oiseaux (Doyon et al., 2005), de micromammifères (Le Blanc et al., 2010), de reptiles et d'amphibiens (Kellner et al., 2019). Une autre composante à la mise en place de la plantation est la préparation de terrain réalisée peu de temps après la coupe totale (Wei et al., 2019; Chaves Cardoso et al., 2020). Cette préparation de terrain vise à créer des conditions environnementales plus favorables à l'établissement et la survie des semis plantés en retournant mécaniquement le sol pour mélanger l'humus et le substrat minéral (Chaves Cardoso et al., 2020). Cette pratique représente une seconde perturbation dans un court intervalle de temps après coupe (Pidgen & Mallik, 2013; Chaves Cardoso et al., 2020). Ce scénario sylvicole s'éloigne des principes de la gestion écosystémique des forêts préconisée dans les forêts publiques du Québec (Gouvernement du Québec, 2021).

Aménagement inéquienne

Face à l'altération de la structure des peuplements aménagés, on souhaite maintenant réaliser un aménagement extensif d'une partie de ces peuplements et identifier des pratiques sylvicoles qui permettent de transformer la structure régulière du peuplement vers une structure irrégulière tout en assurant une production adéquate de bois et la régénération du peuplement (Schütz, 2002). Afin d'amorcer ce processus de conversion

structurale, l'une des méthodes retenues est l'éclaircie par arbre élite. Cette éclaircie vise à sélectionner une proportion prédéterminée des arbres les plus vigoureux dans un peuplement et les dégager de leurs compétiteurs les plus proches (Gagné et al., 2016). Ceci permet de promouvoir la croissance des arbres résiduels (Weiskittel et al., 2011; Gagné et al., 2016; Champagne et al., 2022) et pourrait favoriser de l'hétérogénéité dans la répartition des tiges lorsque plusieurs éclaircies sont réalisées (Schütz, 2002). Ce type d'éclaircie semble intéressant pour permettre le renouvellement du peuplement en favorisant la régénération préétablie (Prévost & Charette, 2017; Begni, 2022) sans favoriser la végétation compétitrice (Schütz, 2001). De plus, dans les forêts mixtes, l'éclaircie par arbre élite permet la croissance des arbres résiduels tout en gardant une diversité dans le couvert forestier (Champagne et al., 2022) et en favorisant la régénération d'essence cible (Weiskittel et al., 2011). D'autres interventions peuvent être utilisées pour imiter la dynamique naturelle et commencer la conversion structurale des jeunes peuplements équiennes. La création de trouées artificielles s'inscrit dans ce contexte et permet d'amorcer le processus de conversion. Les trouées permettent de favoriser l'hétérogénéité dans la structure et la composition du peuplement (Schneider, Franceschini, et al., 2021) en favorisant des espèces liées à des milieux ouverts (Busing, 1994; Vepakomma et al., 2011). Cependant, suivant la taille de la trouée, ce type d'intervention peut parfois contribuer à un développement de la végétation compétitrice et défavoriser la régénération préétablie (Deb & Sundriyal, 2007; Kern et al., 2012).

L'éclaircie par arbre élite et plus globalement l'adoption d'un aménagement extensif des forêts, fut adoptée depuis la fin du 19^{ème} siècle en Europe (Johann, 2006). À cette époque, la foresterie était tournée vers le libéralisme économique et la mise en place de plantations de pins (*Pinus sylvestris*) et d'épinettes (*Picea abies*) était devenue courant afin de remplacer les peuplements feuillus surexploités (Zerbe, 2002; Johann, 2006; Naudts et al., 2016). Ce n'est qu'à partir des années 1850 que l'aménagement extensif réintégra les pratiques sylvicoles afin de restaurer les peuplements dégradés (Zerbe, 2002; Johann, 2006). Au Québec, la pratique d'éclaircie de conversion est encore peu utilisée. Puisque les effets à long terme sur la productivité forestière de ces éclaircies ne sont pas connus, les forestiers se montrent peu favorables à l'application de ces nouvelles méthodes sylvicoles de peur de voir diminuer la productivité des peuplements (CCSMAF, 2003;

Laflèche et al., 2013). Pourtant, des études récentes en plantations d'épinettes blanches ont montré que ces éclaircies de conversion ne diminuaient pas la productivité des peuplements (Gagné et al., 2016; Schneider, Franceschini, et al., 2021). Gagné et al. (2016) ont montré que l'éclaircie par arbre élite n'entraînait pas la dégradation par écrémage du peuplement, c'est-à-dire que les tiges résiduelles sont en bonne état, et fournissait davantage de produits à haute valeur économique comparativement à une éclaircie conventionnelle par le bas. D'autres études sont encore à réaliser afin de démontrer que l'éclaircie par arbres élites est plus bénéfique aux plans économique et écologique que l'aménagement intensif. Au Bas-Saint-Laurent, la forte proportion de jeunes peuplements régénérées naturellement ou plantés fait de cette région un cadre d'étude adéquat pour tester les effets de ces éclaircies et trouées de conversion.

La flore de sous-bois

Bien que les effets des éclaircies commerciales sur la structure du peuplement ont été documentés (Juodvalkis et al., 2005; Del Río et al., 2017; Dupont-Leduc et al., 2020), leurs effets sur la flore de sous-bois restent encore peu connus. La flore de sous-bois est une composante majeure de la biodiversité de l'écosystème forestier (Violle et al., 2007; Gilliam & Roberts, 2014) et elle supporte de nombreuses fonctions écologiques telles que le recyclage des nutriments, la production de nourriture et d'habitats pour la faune, etc. (Willson & Comet, 1996; Zak et al., 2003; Nilsson & Wardle, 2005). On tente alors de voir si la restauration de la structure à l'aide d'éclaircie commerciale n'a pas d'effet négatif sur la flore de sous-bois et si elle permet de restaurer une communauté végétale avec des attributs proches des communautés observées en vieilles forêts naturelles. La diversité de la flore de sous-bois peut-être estimée à l'aide de trois composantes à savoir la composition spécifique, l'assemblage fonctionnel et la structure verticale des communautés (Carnus et al., 2006). La diversité taxonomique permet de détecter à une fine échelle les espèces à statut précaire ou exotique. Les traits fonctionnels (morphologiques, phénologiques, physiologiques) reflètent la capacité d'une espèce à s'adapter à un habitat et à des changements environnementaux dans son milieu (Grime, 1977; Roscher et al., 2012). Ainsi, l'approche par traits fonctionnels permet une compréhension de la réponse de la flore de sous-bois face à des filtres environnementaux et des perturbations qui surviennent

dans le milieu (Díaz & Cabido, 2001; Violle et al., 2007). Enfin, l'analyse de la structure verticale améliore la compréhension de la dynamique de succession au sein de la communauté (Bartemucci et al., 2006). À l'aide de la complémentarité de ces trois composantes de diversité, on peut dresser un portrait plus global de la dynamique de la flore de sous-bois dans un contexte d'aménagement forestier.

Importance du suivi à long terme

Après une perturbation, la flore de sous-bois va réagir aux nouvelles conditions environnementales et on va observer des changements dans la composition des communautés (Ramovs & Roberts, 2003). Combiné à un inventaire pré-perturbation, les changements observés tôt après une perturbation permettent d'estimer la résistance des communautés (ampleur des changements floristiques engendrés par la perturbation) (Pimm, 1984). Ceci nous permet de voir si les nouvelles conditions environnementales induisent un changement marqué ou non dans la composition des communautés floristiques (Vanha-Majamaa et al., 2017). En forêt boréale, la lumière est l'un des facteurs les plus importants pour expliquer la diversité des communautés floristiques (McCarthy, 2001; Messier et al., 2009). Dès lors que la quantité de lumière arrivant au sol augmente, on observe une augmentation de la diversité spécifique souvent dû à la colonisation du site par des espèces de milieux ouverts (Fahey & Puettmann, 2007; Chávez & Macdonald, 2010). Ces espèces vont perdurer jusqu'à ce que les conditions de lumière ne soient plus favorables et laisseront place à des espèces tolérantes à l'ombre (Whitney, 1986; Brown, 1992). Le temps nécessaire pour que cette succession opère va différer selon la sévérité de la perturbation (Haeussler et al., 2004). Plus une perturbation est sévère et crée de grandes ouvertures dans le couvert forestier, plus le temps de rétablissement de la communauté est long (Vanha-Majamaa et al., 2017). La résilience des communautés réfère à la vitesse à laquelle la composition floristique retourne à son état initial après une perturbation (Pimm, 1984). Pour estimer cette résilience, il est impératif de réaliser un suivi à long terme de la dynamique de la flore de sous-bois. La plupart des études (Smith et al., 2008; Hekkala et al., 2014; Eler et al., 2018; Haughian, 2018) analysent la réponse de la flore de sous-bois à court terme après perturbation (<5 ans) et estiment donc seulement le niveau de résistance des communautés de sous-bois face aux perturbations (Pimm, 1984). Qui plus est, elles ne

considèrent généralement qu'une ou deux composantes de la diversité de la flore de sous-bois (principalement la composition spécifique). Quelques études ayant suivi à moyen terme (≈ 10 ans) la dynamique de la végétation de sous-bois après perturbation ont montré que la résilience des communautés diminuait avec l'augmentation de la sévérité de l'intervention (Vanha-Majamaa et al., 2017) et que la création de trouées provoquait des changements dans la composition du sous-bois à moyen terme avec le recrutement d'herbacées et d'arbustes intolérants (Ares et al., 2010; De Grandpré et al., 2011). Puisque peu d'études à moyen terme (≈ 10 ans) ont été réalisées en prenant en compte les 3 composantes de la diversité de la flore de sous-bois, la présente étude est l'une des rares à estimer de manière globale la réponse à moyen terme de la végétation de sous-bois face à des traitements sylvicoles de conversion.

Objectifs et hypothèses

Cette étude compare les changements de composition spécifique, fonctionnelle et structurelle de la flore de sous-bois 12 ans après les différents types d'éclaircies commerciales (aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élites/ha) et tailles de trouées (aucune, 100m² et 500m²) et dresse un portrait de la dynamique à moyen terme des communautés végétales. L'évolution temporelle de la composition spécifique a aussi été analysée à l'aide des inventaires pré-traitements et des inventaires réalisés 1, 2 et 12 ans après traitements. Nous émettons l'hypothèse que la réaction de la flore de sous-bois est proportionnelle à la sévérité des perturbations sylvicoles dans les sites. De plus, nous posons l'hypothèse que la perturbation du sol (e.g. préparation de terrain) favorise la présence d'espèces rudérales. Nous présumons que les changements dans la composition de la flore de sous-bois seront plus importants lorsqu'une trouée est pratiquée comparativement aux traitements d'éclaircies et que ces changements seront encore visibles 12 ans après traitements. De plus, les plantations, qui ont subi un plus grand nombre de perturbations (coupe totale et préparation de terrain), auront des différences plus marquées dans la composition des communautés du sous-bois comparativement aux forêts régénérées naturellement. Le dispositif expérimental de cette étude se compose de quatre sites dont deux forêts régénérées naturellement et deux plantations d'épinette blanche. Des éclaircies par arbres élites et des trouées ont été

pratiquées en 2008 et la réaction à court terme de la flore de sous-bois a été documentée par Deshaies (2012).

CHAPITRE 2 : PERSISTANCE DE PLANTES PIONNIÈRES 12 ANS APRÈS LA CRÉATION DE TROUÉES

RÉSUMÉ

L'éclaircie commerciale a gagné en popularité au cours des dernières décennies, et de nouvelles méthodes ont été introduites pour mieux atteindre les objectifs de gestion écosystémique. Le sous-bois, qui remplit de nombreuses fonctions écologiques (e.g. recyclage des nutriments, décomposition), peut être altéré par ces pratiques sylvicoles. Dans certaines circonstances, l'éclaircie commerciale et les trouées pourraient contribuer à la restauration de la structure complexe des peuplements régénérés naturellement et plantés. Cependant, la réponse du sous-bois à ces traitements est encore mal connue. Notre objectif était d'évaluer les effets de ces traitements sur les communautés de la flore du sous-bois dans des peuplements de sapin baumier (*Abies balsamea*) régénérés naturellement et des plantations d'épinette blanche (*Picea glauca*) dans l'est du Québec. Les inventaires floristiques ont été réalisés avant les traitements sylvicoles et 1, 2 et 12 ans après les traitements. Le dispositif d'étude se compose d'unités expérimentales où un type d'éclaircie commerciale a été appliqué (aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élités/ha) combiné avec 3 tailles de trouée (aucune, 100m² et 500m²). La composition spécifique, l'assemblage fonctionnel et la structure verticale ont été comparés entre toutes les combinaisons de traitement. Nos résultats ont montré des différences de composition, de richesse fonctionnelle et de structure verticale entre les peuplements régénérés naturellement et les plantations. Les trouées ont eu le plus d'effet sur les trois composantes de diversité, particulièrement les grandes trouées (500m²) qui ont engendré le plus de changements dans les communautés végétales. Comparé aux petites trouées (100m²), les grandes trouées ont favorisé les espèces intolérantes et rudérales (e.g. *Hieracium sp.*, *Rubus ideus*, *Pteridium aquilinum*) ainsi que le développement d'une strate dense d'arbustes et d'herbacées. L'effet des grandes trouées a été plus important dans les plantations que les peuplements régénérés naturellement. L'éclaircie commerciale, en revanche, n'a pas affecté les communautés du sous-bois. Nos résultats suggèrent que l'éclaircie commerciale a eu un effet limité sur la diversité des plantes du sous-bois, mais que les changements floristiques persistent jusqu'à 12 ans après la création de trouées petites à modérées, en particulier dans les plantations.

Mots clés : Conversion structurale, flore de sous-bois, diversité spécifique, diversité fonctionnelle, structure verticale

INTRODUCTION

Depuis plusieurs siècles le principal agent naturel de perturbation des forêts résineuses du sud-est canadien est la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) (Morin et al., 1993; Boulanger & Arseneault, 2004). Les épidémies récurrentes créent des trouées et sont à l'origine des vieilles forêts irrégulières qui dominaient la forêt préindustrielle (Boucher et al., 2009; De Grandpré et al., 2011). L'aménagement intensif des forêts depuis le début des années 1900 a engendré de grands écarts structuraux et de composition entre les forêts naturelles et celles aménagées, notamment lorsque les coupes totales sont régénérées par des plantations (Boucher et al., 2009; Dupuis et al., 2011). Ces peuplements qui sont régénérés naturellement ou par plantation sont de structure équienne et peuvent subir de multiples interventions sylvicoles comme des éclaircies commerciales afin de favoriser l'accroissement des tiges restantes jusqu'à la coupe finale (Thiffault et al., 2003; Prigent et al., 2011). Le temps de révolution des peuplements varie en fonction des espèces régénérées. Dans le cas d'une sapinière, la récolte finale est réalisée lorsque le peuplement avoisine les 60 ans (Pothier & Savard, 1998). Pour une plantation d'épinette blanche (*Picea glauca*), le peuplement est récolté lorsqu'il atteint entre 45 et 60 ans (Prigent et al., 2011). Ainsi on a un écart majeur entre la dynamique naturelle et celle engendrée par l'aménagement. De plus, la mise en place d'une plantation après coupe totale est précédée d'une préparation de terrain où l'humus et le substrat minéral sont mélangés mécaniquement afin de favoriser la croissance et la survie des semis (Chaves Cardoso et al., 2020). Cette pratique représente une seconde perturbation dans un cours intervalle de temps après coupe (Pidgen & Mallik, 2013; Chaves Cardoso et al., 2020). Face à ces constats, de nouvelles approches sylvicoles doivent être utilisées afin de restaurer des peuplements de structure irrégulière pour réduire les écarts entre les forêts naturelles et les forêts aménagées.

Le recours à l'éclaircie commerciale combinée à la création de trouées fut envisagé comme première étape de conversion structurale des peuplements aménagés équiennes vers des peuplements irréguliers. Certains types d'éclaircies, comme le dégagement d'arbres élites, peuvent favoriser la croissance des arbres résiduels (Weiskittel et al., 2011; Gagné et al., 2016; Champagne et al., 2022) et peuvent engendrer une hétérogénéité dans la répartition des tiges lorsque plusieurs interventions sont réalisées (Schütz, 2002) alors que la création de trouées induit une hétérogénéité dans la structure et la composition du peuplement (Schneider, et al., 2021). Une petite trouée (e.g. <200-400m²) va promouvoir la régénération préétablie composée principalement d'espèces tolérantes comme le sapin baumier (*Abies balsamea*) alors qu'une grande trouée (>400m²) stimule la régénération préétablie et favorise des espèces intolérantes telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) ou le bouleau blanc (*Betula papyrifera*) (Busing, 1994; Vepakomma et al., 2011).

Bien que les effets à court terme de l'éclaircie commerciale sur le peuplement aient été documentés (Juodvalkis et al., 2005; Del Río et al., 2017; Dupont-Leduc et al., 2020), leurs effets sur les communautés végétales du sous-bois restent encore peu connus. La flore de sous-bois est une composante majeure de la biodiversité de l'écosystème forestier (Violle et al., 2007; Gilliam & Roberts, 2014) et elle supporte de nombreuses fonctions écologiques telles que le recyclage des nutriments, source de nourriture et d'habitats pour la faune, etc. (Willson & Comet, 1996; Zak et al., 2003; Nilsson & Wardle, 2005). Des variations dans la disponibilité des ressources (lumière, nutriments, etc.) suite à un traitement sylvicole peuvent provoquer des changements de diversité de la flore de sous-bois (Bartels & Chen, 2010; De Grandpré et al., 2011; Kumar et al., 2018b). D'autres facteurs peuvent moduler cette réponse comme la diversité des communautés avant traitement, la sévérité de l'intervention sylvicole et les conditions du site comme la fertilité (Roberts, 2004; Carter et al., 2022). La diversité de la flore peut se diviser en 3 composantes à savoir la diversité spécifique, la diversité fonctionnelle et la diversité structurale (Figure 1) (Carnus et al., 2006). La diversité spécifique permet l'identification des différentes espèces présentes dans un milieu et permet une détection fine des espèces à statut précaire ou exotiques envahissantes. Les traits fonctionnels reflètent la capacité d'une espèce à s'accommoder aux conditions environnementales pouvant influencer directement la valeur adaptative de l'espèce dans son milieu (Grime, 1977; Roscher et al., 2012). Ainsi, l'approche par traits fonctionnels permet une compréhension mécanistique de la réponse de la flore de sous-bois face à des perturbations dans le milieu (Díaz & Cabido, 2001; Violle et al., 2007). Enfin, l'analyse de la structure verticale procure une meilleure compréhension de la dynamique de succession au sein de la communauté (Bartemucci et al., 2006).

Combinée à un inventaire pré-perturbation, la mesure de la réponse de la flore de sous-bois post-perturbation permet d'estimer le niveau de résistance de la communauté (ampleur des changements floristiques engendrés par la perturbation) et un suivi temporel permet d'évaluer la résilience de la communauté (la vitesse à laquelle la composition floristique retourne à son état initial après la perturbation) (Pimm, 1984). La plupart des études (Smith et al., 2008; Hekkala et al., 2014; Eler et al., 2018; Haughian, 2018) ont analysé la réponse de la flore de sous-bois moins de 5 ans après perturbation; elles estiment donc seulement le niveau de résistance des communautés de sous-bois face aux perturbations (Pimm, 1984). De plus, la plupart de ces études ne considèrent généralement que la diversité spécifique et/ou la diversité fonctionnelle de la flore. Quelques études ayant suivi à plus long terme (≈ 10 ans) ont montré que la résilience des communautés diminuait avec l'augmentation de la sévérité de la perturbation sylvicole (Vanha-Majamaa et al., 2017) et que la création de trouée provoquait des changements dans la composition du sous-bois à moyen terme avec le recrutement d'herbacées et d'arbustes intolérants (Ares et al., 2010; De Grandpré et al., 2011).

Cette étude compare les changements de composition spécifique, fonctionnelle et structurelle de la flore de sous-bois 12 ans après différents types d'éclaircies commerciales (aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élités/ha) et tailles de trouées (aucune, 100m² et 500m²) en forêts régénérées naturellement et en plantations d'épinettes blanches. L'évolution temporelle de la composition spécifique a aussi été analysée à l'aide des inventaires pré-traitements et des inventaires réalisés 1, 2 et 12 ans après traitements. Nous émettons l'hypothèse que la réaction de la flore de sous-bois est proportionnelle à la sévérité des perturbations sylvicoles dans les sites. De plus, nous posons l'hypothèse que la perturbation du sol (e.g. préparation de terrain) favorise la présence d'espèces rudérales. Nous présumons que les changements dans la composition de la flore de sous-bois seront plus importants lorsqu'une trouée est pratiquée comparativement aux traitements d'éclaircies et que ces changements seront encore visibles 12 ans après traitements. De plus, les plantations, qui ont subis un plus grand nombre de perturbations (coupe totale et préparation de terrain), auront des différences plus marquées dans la composition des communautés du sous-bois comparativement aux forêts régénérées naturellement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Aire d'étude

L'aire d'étude est localisée au Bas-Saint-Laurent (48°19'N 67°58'W), une région de basses collines dont l'altitude moyenne varie entre 200 et 400m. Les dépôts de surface sont majoritairement d'origine glaciaire (till) ou d'altération en place d'épaisseur variant de 0 à plus de 1 m (Blouin & Berger, 2012). Le climat est caractérisé par une température annuelle moyenne de 2,9°C et 1325 degrés-jours (>5°C) (CDAQ, 2021), accompagnée de précipitations totales annuelles comprises entre 750 et 1250mm, dont 38% tombent sous forme de neige (Gagnon et al., 2018).

Les sites d'étude sont localisés dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Est, dans la région écologique des collines des moyennes Appalaches dominée par une forêt constituée de sapin baumier (*Abies balsamea*), d'épinette blanche, de thuya occidental (*Thuja occidentalis*) de bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) et de bouleau blanc (*Betula papyrifera*) (Blouin & Berger, 2012). L'étude a été réalisée dans quatre sites régénérés à la suite d'une coupe totale survenue 35 à 50 ans plus tôt. Deux sites sont régénérés naturellement et deux sites ont été reforestés avec de l'épinette blanche (ci-après « plantation »). L'historique sylvicole est différent selon les deux origines de site. Pour les plantations, une préparation de terrain a été réalisée par scarifiage avant de planter les semis d'épinette blanche. Ensuite, un dégagement mécanique ou chimique de la végétation compétitrice a été pratiqué pour faciliter la croissance des semis. Pour chaque origine, deux types écologiques représentant deux niveaux de fertilité sont à l'étude : MS12

(site riche) et MS22 (site pauvre) (Tableau 1). Les forêts naturellement régénérées étaient composées de sapin baumier accompagné d'épinette blanche, d'épinette noire (*Picea mariana*) et de bouleau blanc. Dans les plantations, du sapin baumier, de l'épinette noire et de rares feuillus s'étaient régénérés au travers des épinettes blanches.

Le dispositif implanté en 2008 se compose de plusieurs unités expérimentales (Deshaies, 2012; Gagné et al., 2016) ayant reçu de façon aléatoire une éclaircie commerciale (témoin : TM, éclaircie par le bas : EB, dégagement de 50 ou de 100 arbres élités/ha : AE50 et AE100). Ainsi, dans chaque plantation il y a 20 unités expérimentales (5 témoins, 5 EB, 5 AE50 et 5 AE100) et dans chaque forêt naturellement régénérée il y a 16 unités expérimentales (4 témoins, 4 EB, 4 AE50 et 4 AE100). Toutes les unités expérimentales sont subdivisées en trois sous-blocs : témoin sans trouée (AT), une petite trouée de 100m² (PT) et une grande trouée de 500m² (GT) (Annexe I).

Tableau 1 : Caractéristiques des sites à l'étude

Origine	Type écologique/Code	Historique sylvicole	Surface terrière (m ² /ha)*	Richesse spécifique 2022 (erreur type)**	Espèces les plus abondantes
Forêt naturellement régénérée	MS12 (Site riche, Sapinière à bouleau blanc) / FN12	Coupe totale : 1979 Éclaircie précommerciale : 1992 Éclaircie commerciale : 2008	33.5	AT : 25.5 (1.7) PT : 28.8 (1.9) GT : 31.4 (1.8) Totale : 83	1 : <i>Cornus canadensis</i> 2 : <i>Maianthemum canadense</i> 3 : <i>Abies balsamea</i> 4 : <i>Clintonia borealis</i> 5 : <i>Aralia nudicaulis</i> 6 : <i>Dryopteris carthusiana</i>
Forêt naturellement régénérée	MS22 (Site pauvre, Sapinière à bouleau jaune) / FN22	Coupe totale : 1972 Éclaircie précommerciale : 1985 et 1990 Éclaircie commerciale : 2008	41.5	AT : 20.2 (1.6) PT : 22.0 (1.1) GT : 26.7 (1.2) Totale : 75	1 : <i>Cornus canadensis</i> 2 : <i>Maianthemum canadense</i> 3 : <i>Abies balsamea</i> 4 : <i>Oxalis montana</i> 5 : <i>Linnaea borealis</i> 6 : <i>Rubus idaeus</i>
Plantation d'épinette blanche	MS12 (Site riche, Sapinière à bouleau blanc) / PL12	Plantation : 1984 (Scarification) Phytocide/Dégagement mécanique : 1987 Éclaircie commerciale : 2008	36.1	AT : 32.8 (1.6) PT : 38.1 (1.6) GT : 46.5 (1.6) Totale : 109	1 : <i>Cornus canadensis</i> 2 : <i>Maianthemum canadense</i> 3 : <i>Diervilla lonicera</i> 4 : <i>Aralia nudicaulis</i> 5 : <i>Linnaea borealis</i> 6 : <i>Coptis trifoliata</i>
Plantation d'épinette blanche	MS22 (Site pauvre, Sapinière à bouleau jaune) / PL22	Plantation : 1982 (Scarification) Phytocide/Dégagement mécanique : 1985 Éclaircie commerciale : 2008	35.1	AT : 29.5 (0.9) PT : 32.3 (1.2) GT : 36.6 (1.3) Totale : 88	1 : <i>Cornus canadensis</i> 2 : <i>Maianthemum canadense</i> 3 : <i>Abies balsamea</i> 4 : <i>Aralia nudicaulis</i> 5 : <i>Oxalis montana</i> 6 : <i>Trientalis borealis</i>

* Surface terrière moyenne du peuplement estimée en 2013 (Dupont-Leduc et al., 2020)

**Richesse spécifique moyenne observée en 2022 selon les tailles de trouée dans les sous-blocs (AT : Aucune trouée, PT : Petite trouée, GT : Grande trouée) et totale dans le site

Échantillonnage

La flore vasculaire des sites fut inventoriée 4 fois selon la même procédure, soit au mois d'août 2008, avant les interventions sylvicoles d'automne 2008, et de la mi-juillet jusqu'à la mi-août en 2009, 2010 et 2020 (Deshaies, 2012). La composition floristique de chaque sous-bloc a été relevée à l'intérieur de 2 transects de 40m, parallèles entre eux et aux chemins de débardage. Chaque transect se retrouvait à une distance d'au moins 10m des chemins de débardage pour minimiser l'effet de bordure. Les deux transects étaient espacés de 10m sauf dans les sous-blocs avec une petite trouée, où 5m séparaient les transects, afin de mieux couvrir la zone d'échantillonnage. Des micro-placettes d'échantillonnage de 15cm de rayon étaient systématiquement placées à tous les 2m le long de chaque transect, représentant un total de 40 micro-placettes par sous-bloc. La présence des espèces dans chaque micro-placette était recensée dans 4 strates verticales : 0-50cm, 50-100cm, 100-200cm et 200-500cm. Pour chacune des strates, toutes les espèces ayant leur feuillage présent dans la micro-placette se voyaient attribuer une occurrence de 1. Les espèces présentes dans un couloir de 2m de chaque côté du transect, mais absentes des micro-placettes, se voyaient attribuer une occurrence de 0,5. Toutes les plantes furent identifiées à l'espèce, à l'exception des *Salix*, des *Carex* au stade végétatif seulement, des *Nabalus* et des *Viola* qui n'ont été identifiés qu'au genre et des *Poaceae* qui n'ont été identifiés qu'au niveau taxonomique de la famille. La nomenclature utilisée est celle de VASCAN (Brouillet et al., 2010). Les essences ligneuses de plus de 9cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et/ou dépassant les 500 cm de hauteur n'ont pas été inventoriées. Dû à des contraintes sur le terrain, deux sous-blocs en forêt naturellement régénérée pauvre et cinq sous-blocs en plantation riche n'ont pas pu être inventoriés.

En plus du relevé floristique dans chaque micro-placette, les types de substrat avec le plus grand recouvrement étaient identifiés en ordre d'importance (trois substrats maximum par micro-placette). Les substrats identifiés étaient : aiguilles, cônes, bryophytes, litière de mousse, brindilles, litière d'arbres à feuillage décadu, litière de framboisier, litière de fougère, litière de graminées, lichen, roche, fèces, humus, débris ligneux de petite taille (de 1 à 5 cm de diamètre, ex : des branches) et les gros débris ligneux (ex : chicot, souche, arbre tombé). Les gros débris ligneux étaient classés selon leur état de décomposition allant de 1 (peu décomposé) à 5 (décomposition très avancée) avec 1 pour un débris peu ou pas décomposé et 5 pour un débris dans un stade de décomposition très avancé (Maser et al., 1979). Pour finir, une estimation visuelle de l'ouverture de la canopée dans un cercle de 1 m de rayon au-dessus de chaque micro-placette fut réalisée selon l'échelle suivante : ouverture $\leq 25\%$, 25 à 75% et $\geq 75\%$, représentant respectivement canopée fermée, intermédiaire et ouverte (Annexe II).

Traits fonctionnels et métriques associées

Les traits fonctionnels de chaque taxon ont été documentés à partir de la base de données TOPIC (Aubin et al., 2020), complétés par les données de la littérature et de prélèvements

sur le terrain (Annexe III). Des données de performance environnementale (tolérance à l'ombre et préférence hydrique), le type biologique et le statut indigène ou exotique de l'espèce ont également été documentés. Par souci de simplifier la lecture des résultats, toutes ces caractéristiques des espèces sont groupées sous l'appellation de traits fonctionnels. Les traits fonctionnels sélectionnés reflètent la capacité des espèces à répondre à une perturbation en incluant la capacité de dispersion, de germination et de survie individuelle.

Analyses des données

Nos analyses portent sur la composition spécifique, fonctionnelle et structurelle de la flore de sous-bois. La figure 1 montre les jeux de données et les différentes analyses réalisées pour dresser un portrait complet de la réponse de la flore du sous-bois. L'occurrence relative est basée sur les occurrences de chaque taxon dans chaque sous-bloc (matrice spécifique : espèces x sous-bloc). Nous avons créé une matrice de traits fonctionnels contenant chaque valeur de trait pour chaque taxon inventorié (matrice de traits : traits-fonctionnels x espèces). Chaque trait fonctionnel a été pondéré par l'occurrence relative portant le trait dans la communauté au sein de la matrice d'importance relative de chaque trait fonctionnel (*community-weighted-means*, matrice CWM) (Garnier et al., 2004). Une transformation d'Hellinger à préalablement été réalisé sur la matrice spécifique avant la création de la matrice CWM. Les valeurs de la matrice CWM sont calculées comme suit :

$$(1) \text{ CWM} = \sum_{i=1}^S p_i x_i$$

avec p_i qui est l'occurrence relative de l'espèce i ($i = 1, 2, \dots, S$) dans la communauté de richesse spécifique S et x_i la valeur de trait pour l'espèce i .

Analyse environnementale

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée à partir de la matrice environnementale regroupant les variables de substrats et d'ouverture de canopée de 2020, donc 12 ans après traitement. Cet ACP a permis d'illustrer la répartition des différents substrats dans nos sites et l'effet des traitements sylvicoles sur la proportion d'ouverture dans la canopée. Une transformation d'Hellinger de la matrice environnementale a préalablement été réalisée pour standardiser les fréquences et donner moins de poids aux variables de faible occurrence (Legendre & Gallagher, 2001). Les occurrences des débris ligneux de classe une, deux et trois ont été regroupées ensemble ainsi que les débris de classe quatre et cinq. Voir l'annexe II pour les définitions et codes illustrés dans la figure 3.

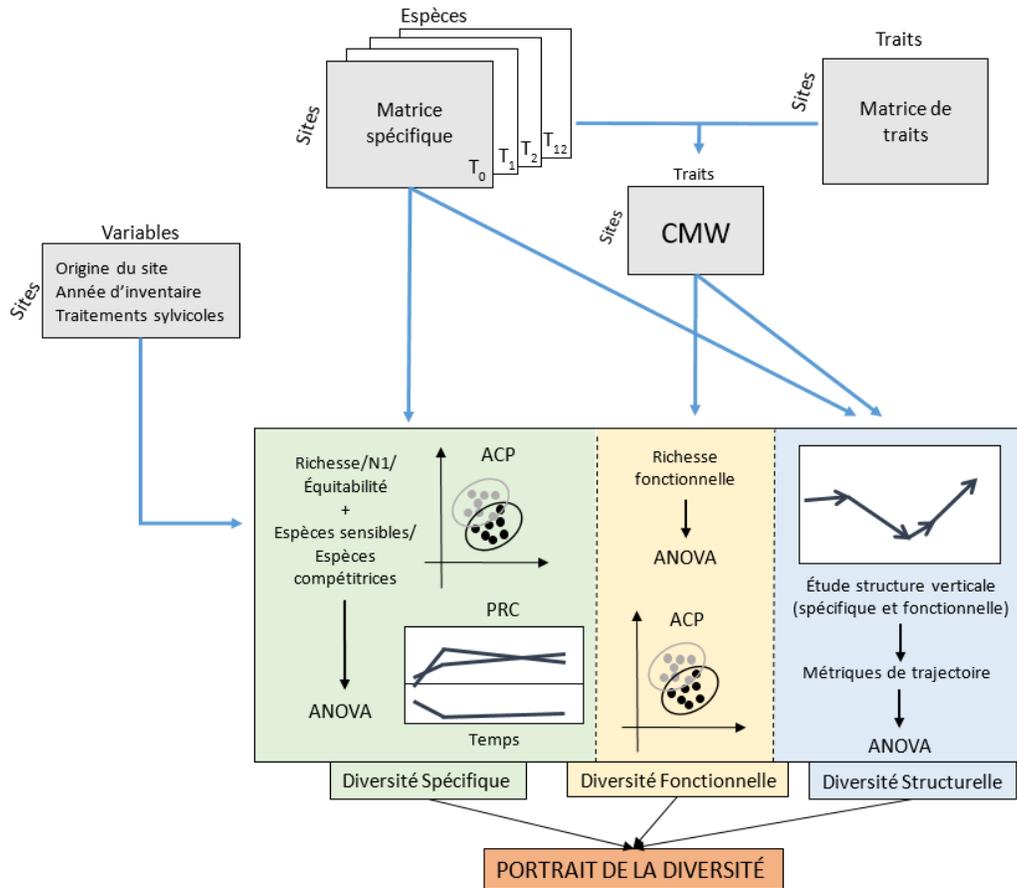


Figure 1 : Les différents jeux de données nécessaires pour cette étude et leur utilisation dans l’analyse de la réponse de la flore de sous-bois. (CMW : community-weighted-mean matrix; N1 : nombre de Hill d’ordre 1; ACP : analyse en composantes principales; PRC : principale response curve; ANOVA : analyse de variance).

Évolution temporelle de la composition taxonomique

La diversité d’une communauté se divise en 3 composantes à savoir la richesse, l’équitabilité et la disparité (Jost, 2006; Daly et al., 2018). Afin de capturer la variation globale des communautés végétales, 3 indices caractérisant les 3 composantes de la diversité ont été calculés. La richesse spécifique, définie comme le nombre d’espèce dans un milieu donné (Daly et al., 2018), a été calculée pour chaque sous-bloc de chaque site pour les 4 années d’inventaire. Pour caractériser la disparité, l’indice de Hill d’ordre 1 (Hill, 1973) a été retenu. Cet indice donne le nombre effectif d’espèces, le rendant facilement comparable entre plusieurs sites (Jost, 2006), et a été calculé à partir de l’indice de diversité de Shannon lui donnant ainsi la propriété de donner un poids plus important aux espèces communes (Daly et al., 2018). Pour un site donné, l’indice de Hill d’ordre 1, noté N_1 , se calcule comme suit :

$$(1) N_1 = e^{(-\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i))}$$

où p_i correspond à la fréquence de l'espèce i ($i = 1, 2, \dots, S$) dans la communauté de richesse spécifique S .

Pour l'équitabilité, l'indice retenu correspond au ratio de Hill (F) modifié par Alatalo (1981). Cet indice est facilement interprétable et en plus il ne repose pas sur l'estimation de la richesse spécifique qui est assez dépendante de la taille de l'échantillon (Alatalo, 1981). Cet indice se calcule comme suit :

$$(2) F = (N_2 - 1)/(N_1 - 1)$$

où N_1 correspond au nombre de Hill d'ordre 1 et N_2 correspond au nombre de Hill d'ordre 2 (Hill, 1973) qui se définit comme l'inverse de l'indice de diversité de Simpson et qui se calcule comme suit :

$$(3) N_2 = 1/\sum_{i=1}^S p_i^2$$

Plus l'indice F tend vers 1 et plus les espèces sont équitablement réparties dans la communauté (Alatalo, 1981). Les effets des différentes combinaisons de traitements sur les 3 indices de diversité ont été analysés à l'aide de modèles avec effets mixtes. Les unités expérimentales ainsi que les sites ont été inclus comme effets aléatoires (Équation 4) :

$$(4) I_{ij} = \mu + \beta_1 \cdot T_{ij} + E_{ij} + S_{ij} + T_{ij} \cdot E_{ij} + T_{ij} \cdot S_{ij} + E_{ij} \cdot S_{ij} + T_{ij} \cdot E_{ij} \cdot S_{ij} + v_i + u_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

avec I_{ij} correspondant à l'indice de diversité considéré pour l'unité expérimentale i et le site j ; T_{ij} est le type de trouée (aucune, petite ou grande trouée); E_{ij} est le type d'éclaircie (témoin, EB, AE50 et AE100) appliqué à l'unité expérimentale; S_{ij} réfère à l'origine du site. Pour finir, v_i correspond à l'effet aléatoire de l'unité expérimentale avec $v_i \sim N(0, \sigma_i^2)$, u_{ij} est l'effet aléatoire du site où $u_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2)$, et ε_{ij} est l'erreur aléatoire inexpliquée avec $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2)$. Un test post-hoc Tuckey HSD a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA. La normalité et l'homoscédasticité des résidus ont été vérifiées visuellement.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée à l'aide de la matrice spécifique de 2020, donc 12 ans après traitement. Cette ACP a permis d'illustrer la composition floristique suivant les sites à l'étude et le type de trouée. Une transformation d'Hellinger de la matrice spécifique a préalablement été réalisée afin de donner moins de poids aux taxons de faible occurrence et résoudre le problème des double zéro (Legendre & Gallagher, 2001; Borcard et al., 2011); les taxons ayant une seule occurrence, tous sites confondus, n'ont pas été inclus dans les analyses.

Afin d'estimer les effets des différents traitements sylvicoles sur la composition spécifique à travers les différents inventaires floristiques réalisés (2008, 2009, 2010 et 2020) dans les sites en forêts naturellement régénérées et en plantation, une analyse de courbe de réponse

principale (Van den Brink & Braak, 1999) a été réalisée sur la matrice spécifique. Les sous-blocs témoins ont été utilisés comme base de comparaison *a priori*. Cette analyse permet d'estimer les effets des traitements sur la dynamique des communautés en comparant avec la dynamique observée dans les sous-blocs témoin. Pour déterminer les différences entre les traitements après 12 ans, un test post-hoc de Tuckey HSD a été réalisé sur la base des *sites scores* calculés par l'analyse de courbe de réponse principale.

Un effort particulier a été investi dans l'analyse des espèces connues pour être sensibles à l'aménagement forestier et des espèces compétitrices potentiellement récalcitrantes dans le sous-bois (sensu Royo & Carson, 2006). Les espèces sensibles retenues sont *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lycopodium spp.*, *Coptis trifoliata*, *Goodyera spp.*, *Oxalis montana*, *Streptopus lanceolatus*, *Monotropa uniflora* et *Trillium spp.* Ces espèces sont associées principalement aux forêts matures et réagissent négativement face aux traitements sylvicoles et aux perturbations du sol (Aubin et al., 2008; Flinn, 2007; Gachet et al., 2007; Haeussler et al., 2002; Moola & Vasseur, 2004; Turcotte, 2008). Les espèces compétitrices retenues sont *Acer spicatum*, *Corylus cornuta*, *Cornus sericea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus idaeus* et *Poaceae spp.* Ces espèces colonisent rapidement les milieux ouverts et perturbés et peuvent empêcher la régénération naturelle d'un site (Jobidon, 1995; Royo & Carson, 2006). Afin d'identifier les différences d'occurrence relative des espèces sensibles et des espèces compétitrices entre les 2 origines de site à l'étude, des modèles avec effets mixtes ont été réalisés avec les unités expérimentales ainsi que les sites comme effets aléatoires (Équation 5) :

$$(5) A_{ij} = \mu + \beta_1 \cdot T_{ij} + S_{ij} + T_{ij} \cdot S_{ij} + v_i + u_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

avec A_{ij} correspondant à l'occurrence relative d'une espèce d'intérêt pour l'unité expérimentale i et le site j ; T_{ij} est le type de trouée (aucune, petite ou grande trouée) et S_{ij} réfère à l'origine du site. Pour finir, v_i correspond à l'effet aléatoire de l'unité expérimentale avec $v_i \sim N(0, \sigma_i^2)$, u_{ij} est l'effet aléatoire du site où $u_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2)$, et ε_{ij} est l'erreur aléatoire inexplicquée avec $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2)$. Un test post-hoc Tuckey HSD a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA. La normalité et l'homoscédasticité des résidus ont été vérifiées visuellement.

Analyse de la composition fonctionnelle

Une analyse en composantes principales a été réalisée à partir des matrices CWM pour l'année 2020. Cet ACP a permis d'illustrer la composition fonctionnelle suivant les sites à l'étude et le type de trouée. Afin d'explorer la composition fonctionnelle des communautés de sous-bois 12 ans après traitement, un indice de richesse fonctionnelle (FRic) a été calculé pour chaque sous-bloc à l'aide de la matrice CWM et de la fonction « FD » dans R (Laliberté & Legendre, 2010). L'indice FRic se définit comme l'espace fonctionnel

correspondant à l'enveloppe convexe minimum comprenant l'ensemble de l'espace des traits rempli par un assemblage d'espèces (Villéger et al., 2008). De plus, cet indice ne prend pas en compte l'abondance des espèces et représente donc la diversité de combinaison de traits au sein de l'assemblage d'espèces (Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010). Les effets des différentes combinaisons de traitements ont été analysés à l'aide de modèles avec effets mixtes. L'équation du modèle est similaire à l'équation 5, à la seule différence que la variable d'intérêt I_{ij} devient la variable $Fric_{ij}$ correspondant à l'indice de richesse fonctionnelle pour l'unité expérimentale i et le site j . Un test post-hoc Tuckey HSD a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA. La normalité et l'homoscédasticité des résidus ont été vérifiées visuellement.

Analyse de la structure verticale

La structure verticale des communautés a été soumise à une analyse de trajectoire (*community trajectory analysis*, CTA) (De Cáceres et al., 2019) pour évaluer l'ampleur du changement (« trajectoire ») floristique en fonction de 4 strates au sein d'une communauté : 0-50cm, 50-100cm, 100-200cm et 200-500cm. La figure 2 schématise l'utilisation de cette méthode dans le contexte de cette étude. Cette analyse permettra de mettre en lumière la formation ou non d'une forte régénération d'espèces compétitrice pouvant former une couche récalcitrante ainsi que le niveau de développement de la structure verticale.

Les trajectoires ont été calculées pour les matrices spécifique et fonctionnelle (CWM) où deux métriques ont été calculées à savoir : la longueur totale et la direction de la trajectoire (De Cáceres et al., 2019). Une longueur de trajectoire élevée traduit un écart important de composition, spécifique et fonctionnelle, entre les strates verticales alors que la direction des trajectoires nous informe sur la complexification de la structure verticale. Une valeur de direction proche de 1 nous indique une trajectoire rectiligne et donc un gradient de composition entre les strates verticales alors qu'une valeur de direction proche de 0 indique que les différentes strates ont des communautés distinctes (De Cáceres et al., 2019; Matthews et al., 2013) (Figure 2). Ces deux métriques ont été calculées pour l'ensemble des sites et des combinaisons de traitements pour l'année 2020. Deux modèles sont construits pour chaque métrique calculée, l'un se basant sur la matrice spécifique (espèces x sous-bloc) et l'autre sur matrice CWM, pour étudier la structure verticale d'un point de vue spécifique et fonctionnel. Les effets des différentes combinaisons de traitements ont été analysés à l'aide de modèles avec effets mixtes. Les unités expérimentales ainsi que les sites ont été inclus comme effets aléatoires. L'équation du modèle est similaire à l'équation 5, à la seule différence que la variable d'intérêt I_{ij} devient la variable M_{ij} correspondant à la métrique d'intérêt (longueur/direction de trajectoire) pour l'unité expérimentale i et le site j . Un test post-hoc Tuckey HSD a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA. La normalité et l'homoscédasticité des résidus ont été vérifiées visuellement.

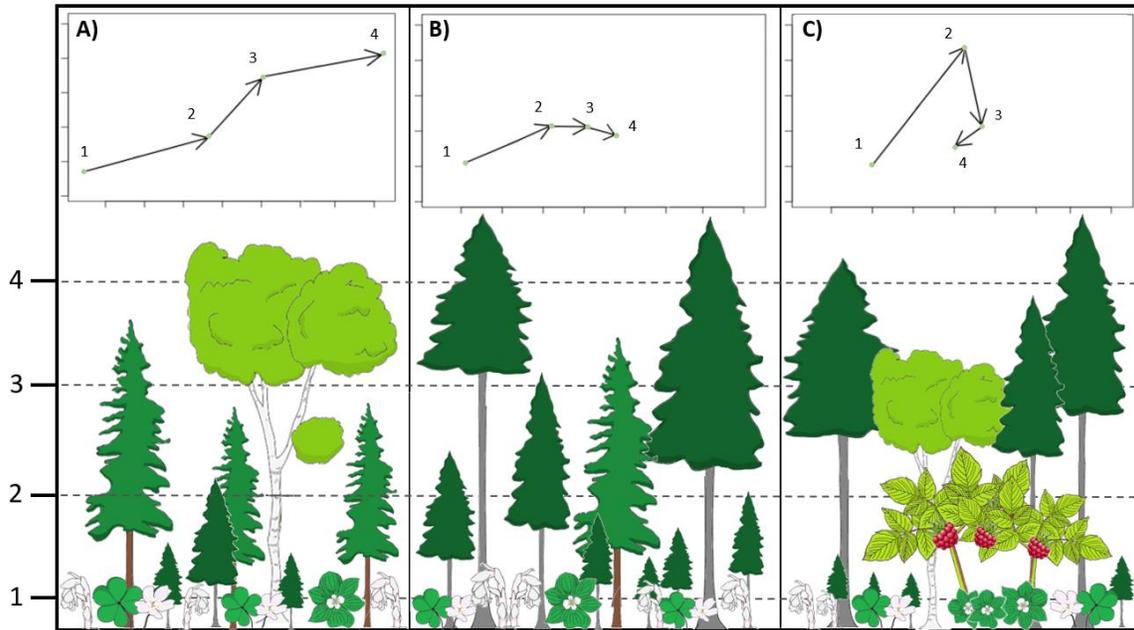


Figure 2 : Schématisation de l'analyse « community trajectory analysis » développée par De Cáceres et al. (2019) pour l'étude de la structure verticale. On considère les strates 1 à 4 comme les strates inventoriées. A) Situation où un gradient de diversification s'observe entre le sol forestier et la canopée. Ceci résulte dans l'analyse à une trajectoire rectiligne (direction ≈ 1) et une grande distance entre les différentes strates inventoriées (longueur de trajectoire grande). B) Situation où la composition des strates est relativement homogène. Ceci résulte en une trajectoire rectiligne et une courte distance entre les différentes strates (longueur de trajectoire faible). Dans la situation A) et B), la valeur de direction de la trajectoire est proche de 1 (direction rectiligne). C) Situation où une couche arbustive et/ou arborescente se trouve dans les strates intermédiaires. Ceci résulte en une trajectoire non-rectiligne (direction ≈ 0).

RÉSULTATS

Variables environnementales 12 ans après traitement

Les deux premiers axes de l'ACP représentent presque 59% de la variance totale des variables environnementales à travers les différentes unités expérimentales inventoriées (Figure 3). Le premier axe (Dim1) montre la démarcation entre les sous-blocs avec grandes trouées associés à des substrats tels que la litière de *Rubus idaeus*, de graminées, de fougères (principalement de *Pteridium aquilinum*) ainsi que la litière de mousse desséchée et les sous-blocs sans trouée et avec de petites trouées, associées principalement aux substrats d'aiguilles, de brindilles ou de cônes d'épinette ou de sapin. Les sous-blocs avec grandes trouées sont principalement associées à une canopée ouverte alors que l'ouverture de la canopée va d'intermédiaire à fermée dans les sous-blocs sans ou avec de petites trouées seulement. L'ACP suggère une répartition relativement homogène de la

composition en substrats entre les sous-blocs de chacun des sites. Seul le site en forêt naturellement régénérée sur sol riche (FN12) semble avoir une plus grande proportion de substrat de mousse ainsi qu'une ouverture de canopée intermédiaire.

Diversité spécifique

La richesse spécifique varie significativement selon l'interaction entre le type de trouée et l'année d'inventaire ($F_{6,571} = 3,20 ; p < 0,01$) (Tableau 2). Aucune différence significative n'a été détecté entre tous les sous-blocs avant les traitements sylvicoles et les valeurs ne diffèrent pas de celles observées dans les sous-blocs sans trouée 12 ans après traitement. (Figure 4). L'augmentation du nombre d'espèces est plus importante dans les grandes trouées et ces valeurs restent similaires deux ans et 12 ans après traitement. Dans les sous-blocs avec petites trouées, la richesse spécifique 12 ans après traitement est plus grande qu'avant traitement, mais est similaire aux valeurs observées un an après traitement. L'indice de Hill d'ordre 1 (N_1) varie significativement entre les années d'inventaire ($F_{3,575} = 3,06 ; p < 0,05$) et selon l'interaction entre le type de trouée et l'année d'inventaire ($F_{6,571} = 3,01 ; p < 0,01$) (Tableau 2). L'indice N_1 affiche sensiblement les mêmes tendances entre sous-blocs avant traitement que celles observées pour la richesse spécifique, mais cet indice a une valeur significativement plus faible dans les sous-blocs sans trouée que dans ceux avec trouées 12 ans après traitement. De plus, on observe que dans les sous-blocs avec petites trouées 12 ans après traitements, l'indice N_1 se rapproche des valeurs pré-traitements (Figure 4). Dans les sous-blocs avec grandes trouées, la valeur maximale de l'indice N_1 est atteinte deux ans après traitement et diminue 12 ans après traitement à des valeurs comparables à celles observées un an après traitement. L'équitabilité spécifique varie significativement selon l'année d'inventaire ($F_{3,575} = 3,89 ; p < 0,01$) (Tableau 2). Cet indice atteint une valeur maximale un an après traitement et plus faible 2 ans après traitements pour tous les types de trouée (Figure 4), avec des valeurs intermédiaires et similaires avant et 12 ans après traitement sylvicole. Pour les trois indices considérés, les traitements d'éclaircies semblent ne pas avoir engendré de changements significatifs dans la composition des communautés au cours des différents inventaires (Tableau 2). Au vues de ces résultats, les traitements d'éclaircies ne seront pas représentés sur les graphiques d'ACP afin de faciliter la lecture de ces derniers.

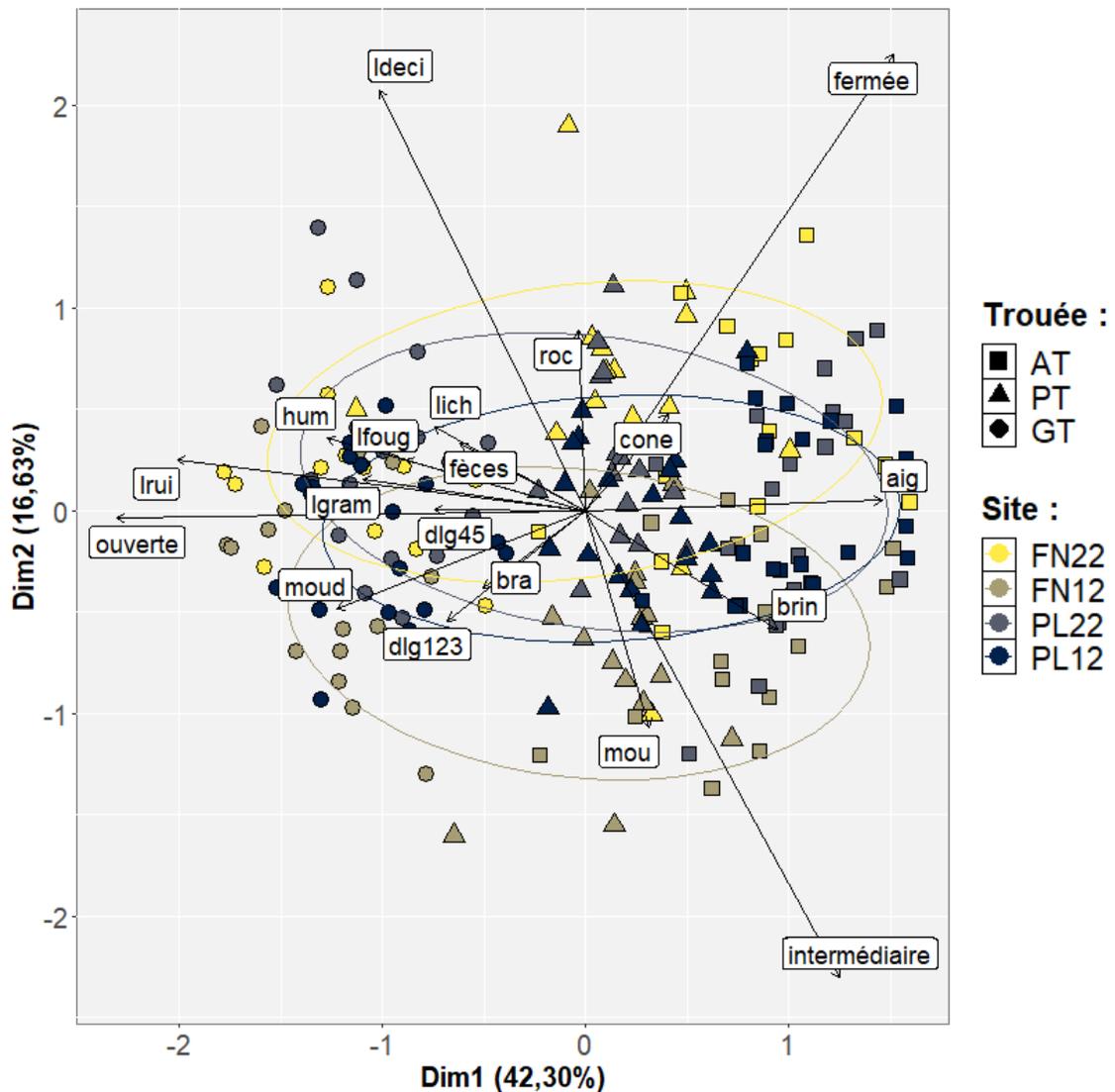


Figure 3 : Dispersion des sites et des caractéristiques environnementales (nature du substrat et ouverture de la canopée) dans l'espace d'ordination des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice environnementale pour chaque sous-bloc échantillonné 12 ans après traitement (FN12 : n = 48, FN 22 = 46, PL12 = 55, PL22 = 60 ; voir tableau 1 pour les codes de site). Les trois traitements de trouées sont représentés avec AT pour aucune trouée, PT pour petite trouée et GT pour grande trouée. Voir annexe II pour la correspondance des codes.

Tableau 2 : Valeurs de F de l'analyse de variance pour les trois indices de diversité spécifique. (N1 : nombre de Hill d'ordre 1; Trouée : aucune/100m²/500m²; Éclaircie : aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élites/ha; Origine : naturelle/plantation; Année : 2008/2009/2010/2020). Les valeurs en gras sont significativement différentes au seuil de $p < 0,05$ (*) ou $< 0,01$ (**).

Source de Variation	dl	dl résiduel	Richesse	N ₁	Équitabilité
Trouée	2	415	1,32	0,51	0,28
Éclaircie	3	393	0,71	0,51	2,08
Origine	1	4	2,21	1,92	0,28
Année	3	575	2,51	3,06*	3,89**
Trouée x Éclaircie	6	411	1,49	1,94	1,35
Trouée x Origine	2	410	1,37	0,71	1,06
Éclaircie x Origine	3	374	0,04	0,49	0,96
Trouée x Année	6	571	3,20**	3,01**	0,83
Éclaircie x Année	9	571	0,82	1,41	1,81
Origine x Année	3	572	1,06	0,34	2,39
Trouée x Éclaircie x Origine	6	408	0,82	0,95	0,41
Trouée x Éclaircie x Année	18	570	0,94	1,19	0,93
Trouée x Origine x Année	6	571	0,61	0,39	1,31
Éclaircie x Origine x Année	9	570	0,38	1,28	0,88
Trouée x Éclaircie x Origine x Année	18	570	0,87	1,10	0,40

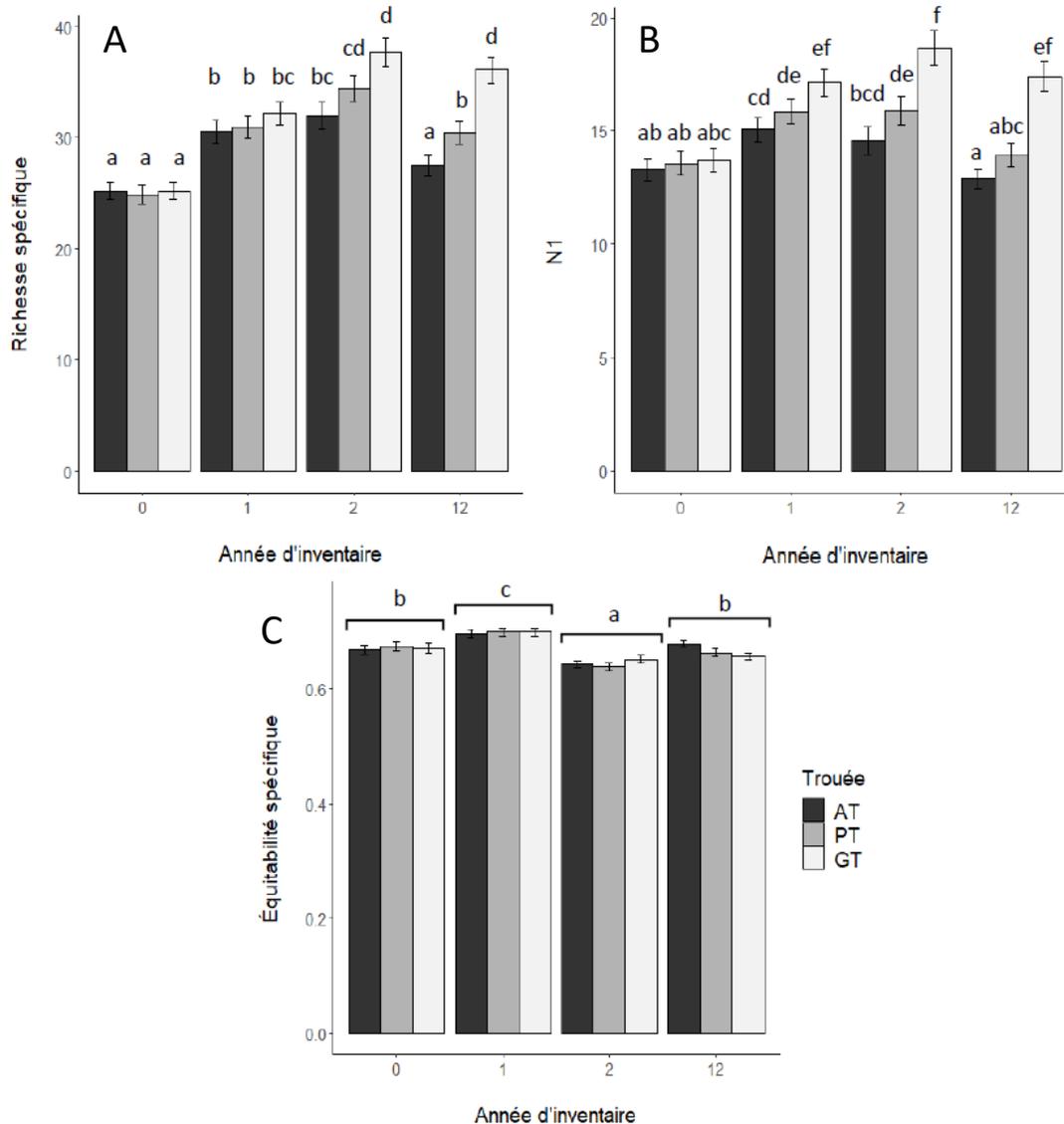


Figure 4 : Indices de diversité spécifique (A : Richesse spécifique, B : Indice de Hill d'ordre 1, C : Équitabilité spécifique) au cours des 4 années d'inventaire en fonction des types de trouée pratiquée dans les sous-blocs (AT : Aucune trouée ; PT : Petite trouée ; GT : Grande trouée), tous sites confondus. Les barres d'erreur montrent l'erreur type associée aux moyennes. Un test post-hoc Tuckey HSD a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA (Tableau 3). Les lettres indiquent des différences significatives entre les moyennes des indices de diversité calculées avant (0) puis 1, 2 et 12 ans après traitements d'éclaircies commerciales et de trouées.

Les deux premiers axes de l'ACP réalisée sur la matrice spécifique représentent environ 19% de la variance totale d'occurrence des espèces (Figure 5). Le premier axe (Dim1) illustre, de gauche à droite, le passage de forêts naturellement régénérées aux plantations avec les sous-blocs en plantation sur sites riches (PL12) montrant la plus grande divergence de composition des assemblages floristiques de sous-bois. Le deuxième axe (Dim2) représente, de bas en haut, la distinction entre les sous-blocs sans trouée, avec petite trouée et avec grande trouée. Les traitements sylvicoles ont engendré une convergence de la composition spécifique des forêts naturellement régénérées et de la plantation sur site pauvre (PL22), même si les sous-blocs avec grandes trouées montrent une plus grande proportion de *Rubus idaeus*, *Sambucus racemosa*, *Lactuca biennis*, *Calamagrostis canadensis* et *Carex trisperma* par rapport à ce qui est observé dans les sous-blocs avec petites trouées ou sans trouées. Les sous-blocs dans la plantation sur site riche développent des compositions spécifiques qui divergent des autres sites 12 ans après traitement. Dans les sous-blocs avec grandes trouées on retrouve une plus grande proportion de carex et de graminées telle que *Bromus ciliatus*, ainsi que *Symphotrichum cordifolium*, *Solidago canadensis*, *Solidago macrophylla*, *Galeopsis tetrahit* et *Cirsium vulgare*. Dans les sous-blocs sans trouée, les espèces caractéristiques sont *Coptis trifoliata*, *Lonicera canadensis*, *Diervilla lonicera*, *Eurybia macrophylla* et *Streptopus lanceolatus*.

Parmi les espèces présumément sensibles à l'aménagement forestier, *Monotropa uniflora*, *Oxalis montana*, *Goodyera spp* présentent une occurrence relative qui diminue significativement dans les grandes trouées (Tableau 3). Bien que l'ANOVA suggère que l'occurrence relative de *Dryopteris carthusiana* varie en fonction de la taille des trouées, le test post-hoc n'a pu détecter de différence significative entre les occurrences moyennes. Seul *Coptis trifoliata* répond significativement à l'interaction de l'origine du site et le type de trouée avec une occurrence maximale dans les sites en plantation sans trouée (Tableau 3). Parmi les espèces compétitrices pouvant développer une couche récalcitrante, l'occurrence relative de *Pteridium aquilinum* et *Rubus idaeus* augmente significativement dans les grandes trouées peu importe l'origine alors que l'occurrence relative de *Chamaenerion angustifolium* augmente significativement seulement dans les grandes trouées des plantations (Tableau 3).

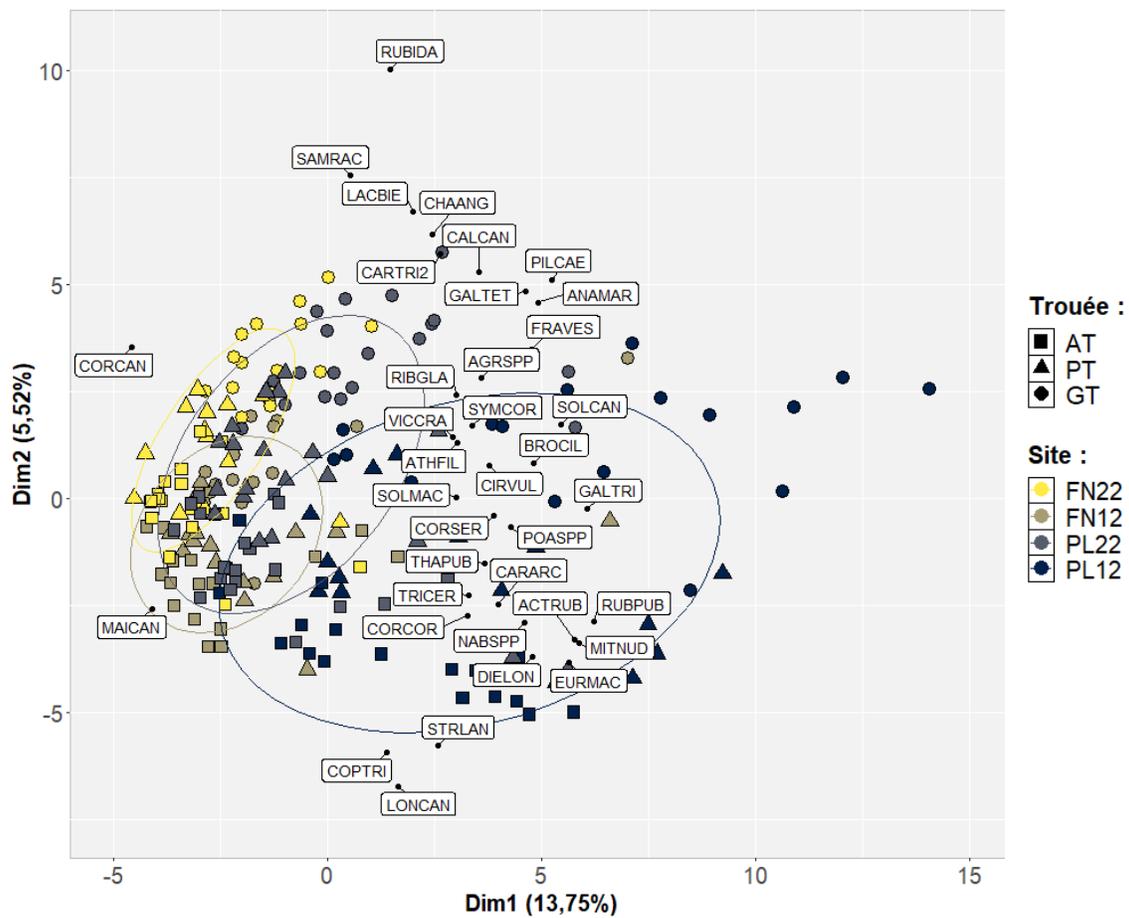


Figure 5 : Dispersion des sites dans l'espace d'ordination des deux premiers axes d'ACP obtenus à partir des matrices d'occurrence relative des espèces, après transformation d'Hellinger, retrouvées dans chaque sous-bloc 12 ans après traitement (FN12 : n = 48, FN22 = 46, PL12 = 55, PL22 = 60; voir tableau 1 pour les codes de site). Les trois traitements de trouées sont représentés avec AT : aucune trouée, PT : petite trouée, GT : grande trouée. Les espèces présentes sur le graphique ont un \cos^2 (cosinus directeur ; qualité de représentation des espèces sur le graphique) $\geq 0,15$. Le niveau des ellipses d'équiprobabilité est à 75%. Voir annexe IV pour la signification des codes d'espèces.

Tableau 3 : Effet de la taille des touées et de l'origine des peuplements sur l'occurrence des espèces présumément sensibles à l'aménagement forestier et des espèces compétitrices potentiellement récalcitrantes. L'occurrence relative moyenne est présentée pour chaque combinaison de traitement. Les résultats de l'analyse de variance sont indiqués avec leur valeur de p associée. Les valeurs significatives sont en gras ($p < 0,05$). Les variables prises en compte sont indiquées telles que suit : type de trouée (T) et l'origine (O). Un test post-hoc Tuckey HSD par paire a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA. Les lettres à côté des occurrences relatives moyennes indiquent les différences significatives.

	Origine du site	Type de trouée			ANOVA			
		Aucune	Petite	Grande		dl	F value	P-value
<i>Espèces sensibles</i>								
<i>Athyrium filix-femina</i>	Naturelle	0,47	0,16	0,36	T	2	0,552	0,577
	Plantation	0,16	0,36	0,84	O	1	0,716	0,434
					T x O	2	2,026	0,136
<i>Coptis trifoliata</i>	Naturelle	7,42 ab	6,61 ab	6,77 ab	T	2	0,069	0,933
	Plantation	19,63 b	14,50 ab	12,59 a	O	1	2,898	0,221
					T x O	2	3,424	0,035
<i>Lycopodium spp.</i>	Naturelle	0,94	0,57	0,61	T	2	0,615	0,542
	Plantation	1,28	1,50	1,09	O	1	0,085	0,795
					T x O	2	0,396	0,673
<i>Dryopteris carthusiana</i> *	Naturelle	14,14	14,07	10,20	T	2	3,811	0,025
	Plantation	8,82	10,71	9,03	O	1	0,944	0,424
					T x O	2	1,910	0,152
<i>Goodyera spp.</i>	Naturelle	0,78 a	0,28 ab	0,12 b	T	2	5,673	0,004
	Plantation	0,06 a	0,00 ab	0,00 b	O	1	4,679	0,113
					T x O	2	2,534	0,083
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Naturelle	1,02	1,37	1,33	T	2	0,200	0,818
	Plantation	0,50	1,39	0,34	O	1	0,561	0,477
					T x O	2	0,690	0,503
<i>Monotropa uniflora</i>	Naturelle	1,09 a	0,69 ab	0,48 b	T	2	5,429	0,005
	Plantation	0,35 a	0,14 ab	0,19 b	O	1	1,910	0,287
					T x O	2	1,583	0,209
<i>Oxalis montana</i>	Naturelle	29,96 a	27,30 b	21,09 c	T	2	5,963	0,003
	Plantation	23,45 a	17,07 b	12,16 c	O	1	0,229	0,678
					T x O	2	1,107	0,333
<i>Streptopus lanceolatus</i>	Naturelle	0,12	0,04	0,00	T	2	0,417	0,659
	Plantation	0,63	0,36	0,22	O	1	2,344	0,244
					T x O	2	1,329	0,268
<i>Trillium spp.</i>	Naturelle	0,00	0,00	0,00	T	2	0,000	1,000
	Plantation	0,13	0,21	0,09	O	1	1,447	0,296
					T x O	2	0,925	0,399

Espèces récalcitrantes

<i>Acer spicatum</i>	Naturelle	7,19	7,14	5,12	T	2	1,872	0,158
	Plantation	2,03	2,57	1,56	O	1	0,735	0,478
					T x O	2	0,558	0,573
<i>Corylus cornuta</i>	Naturelle	1,06	2,46	0,97	T	2	2,625	0,076
	Plantation	1,56	2,79	3,09	O	1	0,104	0,771
					T x O	2	2,015	0,137
<i>Cornus sericea</i>	Naturelle	0,00	0,00	0,00	T	2	0,000	1,000
	Plantation	0,09	0,43	0,75	O	1	0,036	0,860
					T x O	2	1,258	0,287
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	Naturelle	0,43 ab	0,69 ab	1,37 ab	T	2	1,798	0,170
	Plantation	0,94 a	1,86 a	3,81 b	O	1	0,305	0,620
					T x O	2	4,223	0,017
<i>Poaceae spp.</i>	Naturelle	0,17	0,28	0,52	T	2	0,181	0,834
	Plantation	1,38	1,71	3,16	O	1	0,797	0,447
					T x O	2	1,414	0,247
<i>Pteridium aquilinum</i>	Naturelle	7,19 a	5,12 a	14,52 b	T	2	5,354	0,006
	Plantation	6,19 a	9,61 a	11,63 b	O	1	0,009	0,931
					T x O	2	1,382	0,254
<i>Rubus idaeus</i>	Naturelle	4,30 a	8,02 b	37,26 c	T	2	218,834	0,001
	Plantation	0,53 a	5,93 b	32,53 c	O	1	0,848	0,438
					T x O	2	0,572	0,565

* : Le test post-hoc n'a identifié aucune différence entre les occurrences relatives de *Dryopteris carthusiana*

Les courbes de réponse principale montrent que les traitements en forêt naturellement régénérée ont engendré un changement de composition au cours des 12 ans de suivi lorsqu'elles sont comparées aux témoins (RDA axe 1 = 42,3% ; F = 24,50 ; $p = 0,001$) (Figure 6a). Le temps explique 11,9% de la variance et l'interaction temps x traitements explique 21,0% de la variance. Le test post-hoc a montré que le traitement de grandes trouées était significativement différent des autres traitements ainsi que du témoin. Les petites trouées et les sous-blocs sans trouée n'étaient pas significativement différents entre eux ni avec le témoin. Pour les sites en plantation, les courbes de réponse principale montrent que les traitements ont engendré un changement de composition au cours des 12 ans de suivi lorsqu'ils sont comparés aux témoins (RDA axe 1 = 40,5% ; F = 23,44 ; $p = 0,001$) (Figure 6b). Le temps explique 10,7% de la variance et l'interaction temps x traitements explique 13,4% de la variance. Le test post-hoc a montré que tous les types de trouées étaient significativement différents entre eux. Seul les sous-blocs sans trouée ne diffèrent pas significativement du témoin. Les *species scores* montrent que pour les deux origines de site, *Rubus idaeus* est l'espèce bénéficiant le plus des conditions créées par les trouées notamment les grandes trouées. À l'inverse, dans les sous-blocs sans trouées *Abies balsamea*, *Oxalis montana* et *Monotropa uniflora* sont favorisés dans les deux origines. De

plus, dans les sites en plantation, d'autres espèces telles que *Clintonia borealis*, *Coptis trifoliata* et *Maianthemum canadense* sont favorisées dans les sous-blocs sans trouée.

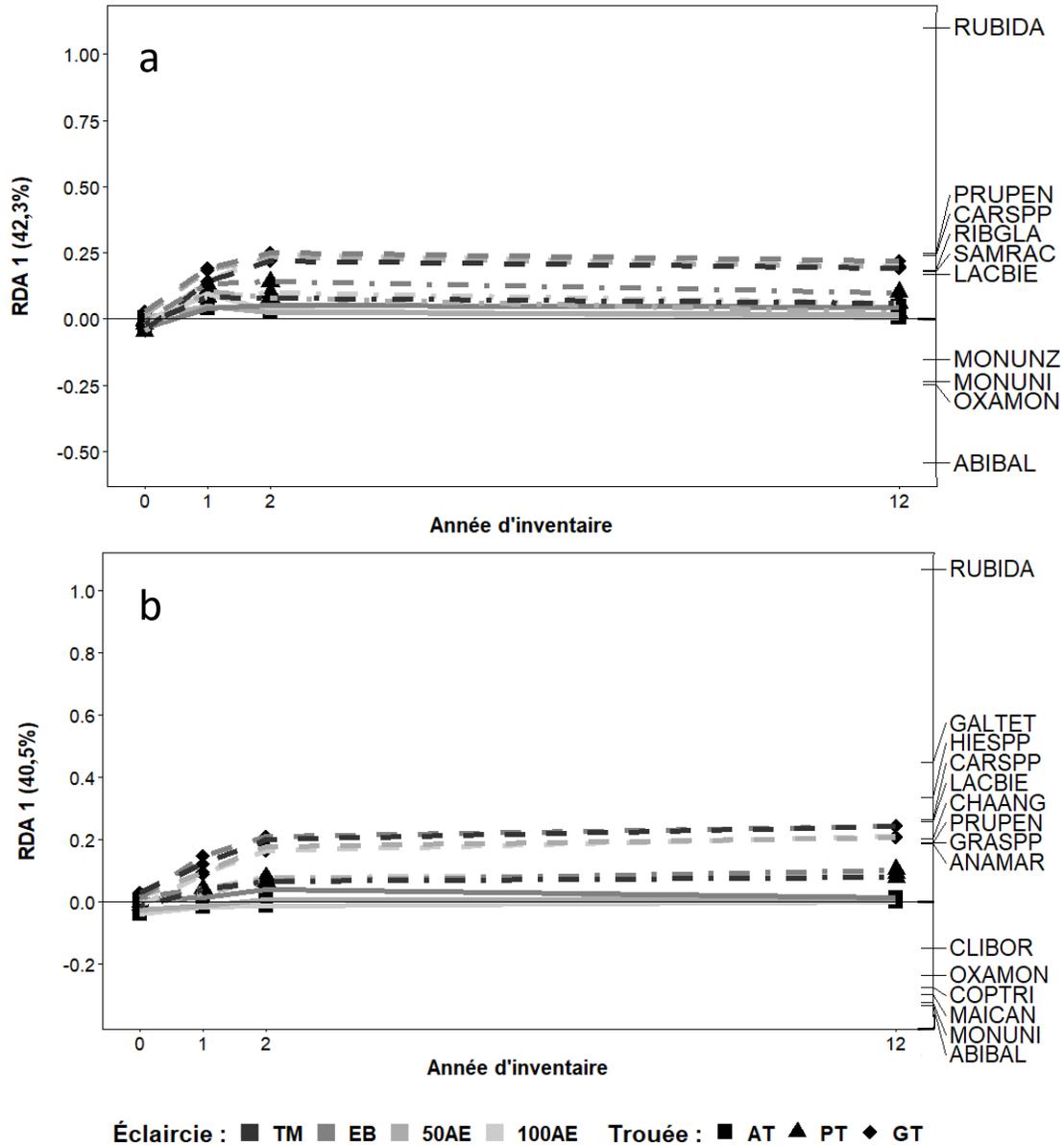


Figure 6 : Courbes de réponse principale pour le premier axe de la RDA testant l'effet des traitements sylvicoles et du temps sur la composition spécifique. Les courbes représentent la trajectoire temporelle dominante pour les deux sites en forêt naturellement régénérée (a) et en plantation (b). Les courbes de réponse sont illustrées par rapport à la valeur zéro représentant les sites témoin. Les trois traitements de trouées sont représentés avec AT : aucune trouée, PT : petite trouée, GT : grande trouée. Les 4 types d'éclaircies sont représentées avec TM : témoin, EB : éclaircie par le bas, 50AE/100AE : dégagement de 50/100 arbres élités/ha. Les espèces présentées sur le côté droit possèdent un *species score* > 0.15. Voir annexe IV pour la signification des codes d'espèces.

Réponse fonctionnelle 12 ans après traitement.

Les deux premiers axes de l'ACP réalisée sur la matrice CWM 12 ans après traitement expliquent 75% de la variation totale de l'importance relative des traits fonctionnels dans les communautés de sous-bois (Figure 7). Le premier axe (Dim1) sépare les sous-blocs avec grandes trouées à gauche de ceux avec petites trouées ou sans trouée à droite. De plus, l'axe Dim1 montre une légère séparation entre les sites en plantations (PL12 et PL22) et les sites en forêts naturellement régénérées (FN12 et FN22). Les traits fonctionnels associés aux grandes trouées incluent entre autre des phanérophytes à tiges multiples (SF_mult), les plantes formant une semi-rosette (SF_sr), celles qui ont des feuilles érigées avec une tige (SF_el) incluant les graminées (SF_g), celles avec une importante profondeur racinaire (RSD), une forte production de semences persistantes (SDPRO et SDPER), celles qui sont intolérantes à l'ombre (LI), avec une forte extension latérale (LE), une reproduction principalement végétative (REP) et une hauteur importante (HT). De plus, les espèces ayant une capacité de dispersion à longue distance (DI) par le vent (D_w) et l'endozoochorie (DI_bi_ez), les hémicryptophytes (R_h) et les microphanérophytes (R_mc), ainsi que les espèces introduites (Statut) ou ayant une préférence hydrique humide/mésique (W_hm) sont favorisées dans les grandes trouées. Le long du deuxième axe (Dim2) se distingue le site FN12 avec une plus grande importance d'espèce mycohétérotrophe (SF_nl), de plantes formant une rosette (SF_r), de chamaephytes (R_ch) ainsi que d'espèces autochore (D_ex).

L'indice de richesse fonctionnelle FRic varie significativement selon l'origine du site ($F_{1,5} = 6,99$; $p < 0,05$) et l'interaction entre le type de trouée et l'origine du site ($F_{2,121} = 5,32$; $p < 0,01$) (Tableau 4). Les valeurs de FRic dans les sites en forêt naturellement régénérée montrent des valeurs similaires entre les trois types de trouée alors que dans les sites en plantation on observe des différences significatives avec des valeurs élevées dans les grandes trouées, intermédiaire dans les petites trouées et faible dans les sous-blocs sans trouée (Figure 8).

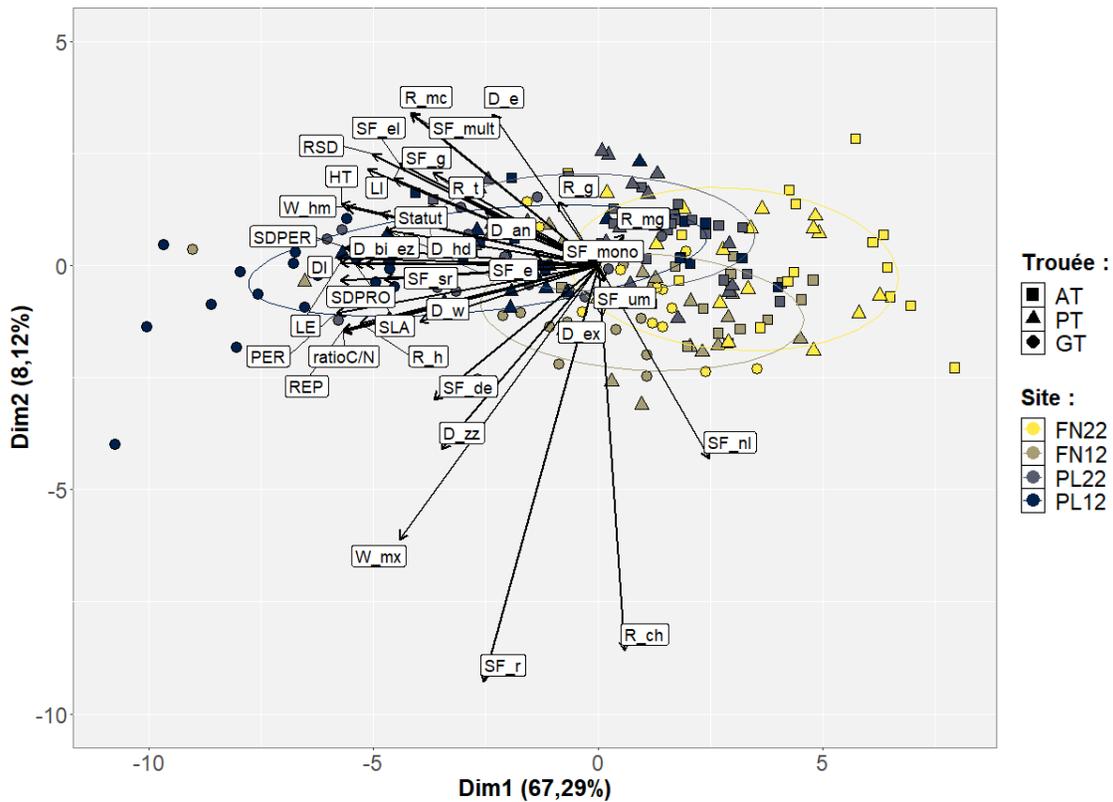


Figure 7 : Dispersion des sites et des traits fonctionnels dans l'espace d'ordination des deux premiers axes de l'ACP obtenue à partir de la matrice CWM pour chaque unité expérimentale échantillonnée lors de l'inventaire 12 ans après traitement (FN12 : n = 48, FN 22 = 46, PL12 = 55, PL22 = 60; voir tableau 1 pour les codes de site). Les trois traitements de trouées sont représentés avec AT pour aucune trouée, PT pour petite trouée et GT pour grande trouée. Le niveau des ellipses d'équiprobabilité est à 75%. Pour les traits binaires et ordinaux, une seule catégorie est présentée. Voir annexe III pour la signification des codes.

Tableau 4 : Valeurs de F de l'analyse de variance de l'indice de richesse fonctionnelle (FRic). (Trouée : aucune/100m²/500m²; Éclaircie : aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élites/ha; Origine : naturelle/plantation). Les valeurs en gras sont significativement différentes au seuil de probabilité $p < 0,05$ (*), $< 0,01$ (**).

Source de Variation	dl	dl résiduel	FRic
Trouée	2	121	0,61
Éclaircie	3	162	1,46
Origine	1	5	6,99*
Trouée x Éclaircie	6	122	0,76
Trouée x Origine	2	121	5,32**
Éclaircie x Origine	3	162	2,04
Trouée x Éclaircie x Origine	6	123	1,25

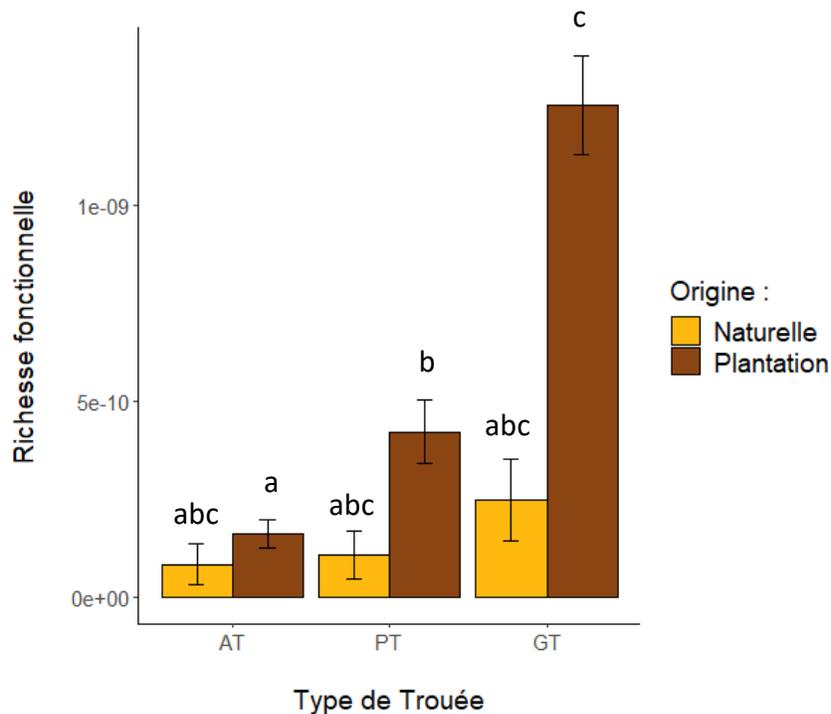


Figure 8 : Indices de diversité fonctionnelle selon l'origine du site et les types de trouée pratiquée (AT : Aucune trouée ; PT : Petite trouée ; GT : Grande trouée). Les barres d'erreur montrent l'erreur type associée aux moyennes. Un test post-hoc Tuckey HSD a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA (Tableau 5). Les lettres en légende indiquent les différences statistiques significatives entre les moyennes obtenues à l'aide d'un test post-hoc.

Analyses structurales

Aucune différence significative n'a été détectée pour la longueur de trajectoire spécifique (Tableau 5). La longueur de trajectoire fonctionnelle varie significativement selon l'interaction entre l'origine du site et les types de trouées ($F_{2,121} = 4,28 ; p < 0,05$) (Tableau 5). La longueur des trajectoires fonctionnelles est similaire entre les types de trouée dans les sites en forêt naturellement régénérée (Tableau 6). En plantation, les longueurs de trajectoire fonctionnelle sont plus grandes dans les petites et grandes trouées comparativement aux sous-blocs sans trouée (Tableau 6). La direction spécifique de la trajectoire varie significativement selon le type de trouée ($F_{2,106} = 5,37 ; p < 0,01$) tout comme la direction fonctionnelle ($F_{2,106} = 3,64 ; p < 0,05$) (Tableau 6). De plus, la direction de la trajectoire fonctionnelle varie significativement selon le type d'éclaircie ($F_{3,159} = 2,69 ; p < 0,05$) (Tableau 6). Les valeurs de direction de trajectoire, spécifique et fonctionnelle, sont plus faibles dans les sites en grandes trouées par rapport aux sous-blocs sans trouée et avec petites trouées (Tableau 6). Pour finir, le test post-hoc n'a détecté aucune différence significative entre les moyennes de direction fonctionnelle de chacune des éclaircies, même si ce dernier facteur était significatif. La répartition de différents groupes de la flore de sous-bois séparés en espèces tolérantes et intolérantes à l'ombre selon les strates inventoriées, l'origine du site et le type de trouée est présentée dans la figure 9. Les petites et les grandes trouées en plantation engendrent une diversification dans les strates de 0 à 200cm, avec l'augmentation d'herbacées, d'arbustes et d'arbres intolérants par rapport aux sous-blocs sans trouée (Figure 9). En forêt naturellement régénérée, les différences de structure sont peu visibles entre les sous-blocs sans trouée et avec une petite trouée comparativement aux grandes trouées où on observe une diversification dans les strates supérieures avec des espèces intolérantes. De plus, une plus grande proportion d'arbres tolérants dans les strates 0-50cm et 50-100cm s'observe en forêt naturellement régénérée comparativement aux plantations. À l'inverse, on observe dans les plantations une plus grande proportion d'herbacées, d'arbustes et d'arbres intolérants par rapport aux forêts naturellement régénérées.

Tableau 5 : Valeurs de F de l'analyse de variance pour les métriques de trajectoire (Long. S. : Longueur de la trajectoire spécifique ; Long. F. : Longueur de la trajectoire fonctionnelle ; Direct. S. : Direction de la trajectoire spécifique ; Direct. F. : Direction de la trajectoire fonctionnelle ; Trouée : aucune/100m²/500m² ; Éclaircie : aucune, éclaircie par le bas, éclaircie par dégagement de 50 ou 100 arbres élités/ha ; Origine : naturelle/plantation). Les valeurs en gras sont significativement différentes au seuils de probabilité $p < 0,05$ (*), $< 0,01$ (**).

Source de Variation	dl	dl résiduel	Long. S.	Long. F.	dl résiduel	Direct. S.	Direct. F.
Trouée	2	121	1,64	0,80	106	5,37**	3,64*
Éclaircie	3	162	1,12	0,96	159	1,58	2,69*
Origine	1	5	1,60	1,25	8	0,58	0,54
Trouée x Éclaircie	6	122	1,33	0,71	111	1,88	1,89
Trouée x Origine	2	121	1,57	4,28*	115	0,66	0,45
Éclaircie x Origine	3	162	1,60	2,08	160	1,54	1,81
Trouée x Éclaircie x Origine	6	123	1,72	1,52	112	1,58	1,62

Tableau 6 : Valeurs moyennes (\pm erreur type) des différentes mesures de trajectoire en fonction de l'origine du site et du type de trouée pratiquée. Un test post-hoc Tuckey HSD par paire a été réalisé lorsque l'un des facteurs était significatif dans l'ANOVA (Tableau 6). Les lettres à côté des valeurs moyennes indiquent les différences significatives. Voir annexes V et VI pour la représentation graphique des analyses de trajectoire.

	Origine du site	Type de trouée		
		Aucune	Petite	Grande
Longueur spécifique	Naturelle	1,17 \pm 0,14	1,17 \pm 0,14	1,59 \pm 0,10
	Plantation	0,85 \pm 0,09	1,37 \pm 0,14	1,72 \pm 0,11
Longueur fonctionnelle	Naturelle	0,33 \pm 0,03 ab	0,33 \pm 0,03 ab	0,41 \pm 0,01 ab
	Plantation	0,31 \pm 0,03 a	0,42 \pm 0,03 b	0,51 \pm 0,02 b
Direction spécifique	Naturelle	0,67 \pm 0,07 b	0,69 \pm 0,07 b	0,41 \pm 0,05 a
	Plantation	0,85 \pm 0,05 b	0,64 \pm 0,06 b	0,43 \pm 0,04 a
Direction fonctionnelle	Naturelle	0,76 \pm 0,05 b	0,79 \pm 0,05 b	0,70 \pm 0,03 a
	Plantation	0,89 \pm 0,04 b	0,82 \pm 0,04 b	0,73 \pm 0,03 a

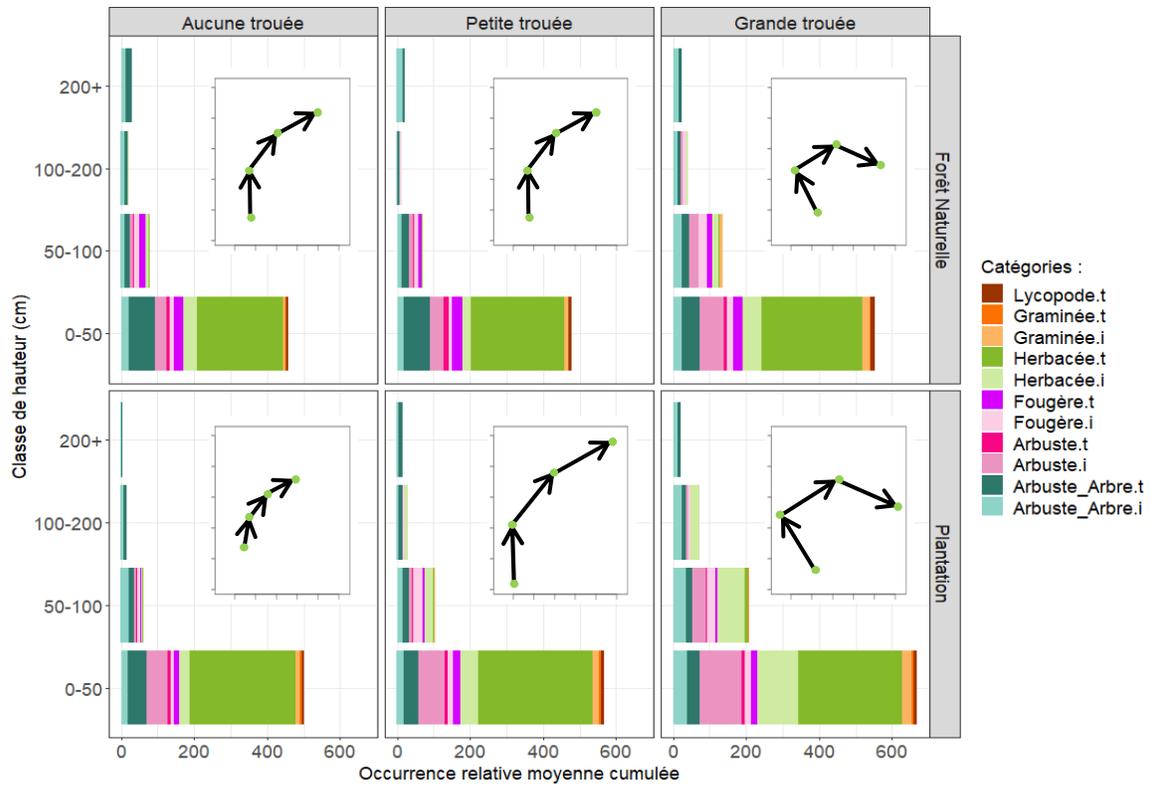


Figure 9 : Occurrence relative moyenne cumulée en fonction des groupes d'espèces de la flore de sous-bois selon les 4 classes de hauteur inventoriées et en fonction de l'origine du site ainsi que le type de trouée appliqué. Les groupes d'espèces sont séparés en 2 sous-groupes : Les espèces intolérantes à l'ombre (.i) et les espèces tolérante à l'ombre (.t). Les teintes claires représentent les espèces intolérantes et les teintes sombres les espèces tolérantes. Les cases supplémentaires simplifient et schématisent la trajectoire dans l'analyse de la structure basée sur les résultats du tableau 7 et montrent les différences de longueur et de direction de trajectoire en fonction de la combinaison de facteurs. Voir annexes V et VI pour la représentation graphique des analyses de trajectoire.

DISCUSSION

À notre connaissance, cette étude est l'une des rares à évaluer à moyen terme (12 ans) la réponse complexe de la flore de sous-bois à différents types de trouées et d'éclaircies commerciales. Dans les peuplements résineux aménagés, les perturbations de faible intensité comme l'éclaircie commerciale n'ont eu aucun effet significatif sur la diversité spécifique, fonctionnelle et structurelle, alors que des perturbations plus sévères comme les trouées modifiaient à moyen terme certaines composantes de la diversité des assemblages floristiques. De plus, des différences marquées ont été observées entre les communautés retrouvées en plantations comparativement aux forêts naturellement régénérées.

Résilience de la flore de sous-bois face aux traitements d'éclaircies commerciales

Aucune différence dans la réponse de la flore de sous-bois n'a été observée entre les sous-blocs ayant subi un traitement sylvicole et les sous-blocs témoins 12 ans après traitement et ce, pour les deux origines de site. Ces résultats suggèrent que la flore de sous-bois est résiliente face à ce type de traitement en forêt mixte tout comme l'ont montré Vanha-Majamaa et al (2017) en Finlande. L'ouverture engendrée dans la canopée par les éclaircies serait trop petite et sur une trop courte durée ce qui n'augmenterait pas assez la quantité de lumière au sol pour permettre à des espèces intolérantes de coloniser et persister dans le milieu (Beggs, 2004). Après une éclaircie, la couronne des arbres résiduels va s'étendre et se réarranger sur une courte période (< 5 ans) et l'ampleur de la réaction va varier selon l'espèce (Juodvalkis et al., 2005; Martin-Ducup et al., 2017). Par exemple, l'augmentation de la surface de projection de la couronne de l'épinette de Norvège (*Picea abies*) va presque doubler durant les 2 ans suivant l'éclaircie commerciale comparativement à des sites témoins (Juodvalkis et al., 2005). Également, il a été observé que 2 ans après une coupe partielle, un réarrangement des branches chez le sapin baumier s'opérait et contribuait à l'expansion horizontale de la couronne (Martin-Ducup et al., 2017). Ainsi, on observe la fermeture rapide (5-10 ans) de la canopée (Stiell, 1980) ce qui entraîne l'exclusion compétitive des espèces intolérantes (Messier et al., 2009) potentiellement favorisées par la récolte d'arbres lors de l'éclaircie commerciale.

Effet de la taille de trouée sur la flore de sous-bois

En forêt boréale, la lumière est l'un des plus importants facteurs expliquant la composition de la communauté floristique du sous-bois (McCarthy, 2001; Messier et al., 2009; Wei et al., 2019). Il est donc possible de lier l'augmentation de la diversité spécifique et fonctionnelle observée dans les grandes trouées 12 ans après traitement à la disponibilité en lumière suffisante pour permettre la persistance des espèces intolérantes à l'ombre (De Grandpré & Bergeron, 1997; Macdonald & Fenniak, 2007; Fahey & Puettmann, 2008). Les résultats de notre étude sont cohérents avec d'autres études réalisées en forêt à dominance résineuse où des espèces intolérantes perdurent plusieurs années (5-10 ans)

dans de telles conditions (Ares et al., 2009, 2010; Vanha-Majamaa et al., 2017). Dans notre étude, les espèces ayant été le plus favorisées dans les grandes trouées sont entre autres *Rubus idaeus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Hieracium spp*, *Lactuca biennis*, *Carex spp*, *Prunus pensylvanica* et *Sambucus racemosa*. Les changements dans la flore de sous-bois étaient moins importants dans les petites trouées, au point que 12 ans après traitement, la composition spécifique et l'assemblage fonctionnel des communautés s'apparentaient davantage aux sous-blocs sans trouée qu'à ceux avec grandes trouées. Ces constats nous montrent que la résilience de la flore de sous-bois diminue avec l'augmentation de la taille de la trouée. Les différences de réponse de la flore de sous-bois entre les petites et grandes trouées étaient aussi visibles dans la structure verticale du sous-bois. La trouée doit avoir une taille minimale afin que des espèces pionnières et intolérantes puissent coloniser et croître (Kneeshaw & Prévost, 2007; Fahey & Puettmann, 2008; Messier et al., 2009). Ce seuil peut varier selon le type de forêt et la région. Par exemple pour les arbres intolérants, Vepakomna et al. (2011) ont déterminé que ce seuil était de 200m² dans les forêts mixtes de l'ouest de l'Abitibi et Busing (1994) a montré que ce seuil était de 400m² dans les vieilles forêts Appalachiennes du Tennessee. Une autre étude a observé qu'après des trouées de 100m² en forêt boréale mixte, la plupart des changements de composition du sous-bois consistaient en une augmentation des espèces déjà présentes dans le milieu (principalement des herbacées)(De Grandpré et al., 2011). Dès lors que la trouée est plus importante, des arbustes intolérants comme *Rubus idaeus* colonisent le milieu et participe à diversifier la structure verticale du sous-bois (Hughes & Fahey, 1991; Ares et al., 2010). Dans notre étude, la taille de la petite trouée (100m²) et de la grande trouée (500m²) sont respectivement plus petite et plus grande que les ouvertures documentées plus haut, ce qui peut expliquer les différences dans la structure du sous-bois. De plus, dans les plantations à l'étude, Begni (2022) a observé que 11-12 ans après les traitements d'éclaircies, 10% de rayonnement photosynthétiquement actif arrivait au sol dans les sous-blocs sans trouée, contre 20% dans les petites trouées et 60% dans les grandes trouées. Dans les petites trouées, la fermeture du couvert forestier par la croissance latérale de la couronne ainsi que l'ombre des arbres adjacents à la trouée (Busing, 1994; Kneeshaw & Prévost, 2007; Vepakomma et al., 2011) provoquent l'exclusion compétitive d'une partie des espèces intolérantes (Messier et al., 2009). Ainsi, dans les petites trouées la diversification spécifique, fonctionnelle et structurelle a été limitée comparativement aux grandes trouées où le couvert forestier reste ouvert plus longtemps. La résilience des communautés du sous-bois a donc été plus importante dans les petites trouées que les grandes trouées.

Effet de l'origine du site sur la réponse de la flore de sous-bois aux trouées

Dans cette étude, même si aucun indice de diversité spécifique ne montrait de différence significative selon l'origine du site, la composition spécifique du sous-bois des plantations différait comparativement aux forêts naturellement régénérées, particulièrement lorsqu'une trouée était pratiquée. De plus, la richesse fonctionnelle et l'hétérogénéité de la structure verticale étaient plus importantes en plantation qu'en forêts naturellement

régénérées. Bien que la lumière soit un facteur important, lorsqu'il est combiné à l'historique de perturbation d'un peuplement une meilleure compréhension de la réponse de la flore de sous-bois est possible (Newmaster et al., 2007; Wei et al., 2019). De plus, suivant le type de préparation mécanique qui perturbe le sol, le pourcentage de surface perturbée et la sévérité de la préparation vont varier et influencer le microclimat, la quantité de bois mort (Newmaster et al., 2007; Chaves Cardoso et al., 2020) et la quantité de propagules viables des espèces préétablies avant la coupe totale (Haeussler et al., 2002). Ainsi, la perturbation de sol favorise des espèces rudérales comme *Rubus idaeus* ou des graminées qui, à taille de trouée égale, se retrouvent en plus grande abondance comparativement à un site sans préparation de terrain (Vanha-Majamaa et al., 2017). Nos résultats ont montré que seul *Chamaenerion angustifolium* était plus abondant dans les grandes trouées en plantation comparativement aux forêts naturellement régénérées. Wei et al. (2019) ont montré que la préparation de terrain favorise des espèces tolérantes à des perturbations modérées à fortes comme les géophytes ayant une extension latérale importante et celles avec des graines à masse élevée. Dans notre étude, le trait d'extension latérale a été favorisée dans les grandes trouées en plantation mais d'autres traits étaient prépondérants tels que la grande production de semences persistantes, la hauteur importante et la dispersion à longue distance par endozoochorie. Ces traits traduisent une communauté dominée par des espèces rudérales avec un fort pouvoir de colonisation en milieu ouvert (Haeussler et al., 2002; Aubin et al., 2014). De plus, la richesse fonctionnelle était plus importante dans les milieux ouverts en plantations jusqu'à au moins 12 ans après la pratique de trouée, nous informant de la grande variabilité fonctionnelle des communautés qui s'installent dans ces milieux. Des différences sont également visibles dans la structure verticale de la flore de sous-bois avec une diversification plus marquée en plantation dans les trouées comparativement aux sous-blocs sans trouée. Le couvert dense des plantations d'épinette blanche laisse passer une très faible quantité de lumière au sol (Stiell, 1980; Begni, 2022) et explique la structure verticale peu développée dans les sous-blocs sans trouée. Dès lors qu'une trouée est pratiquée, l'augmentation de la lumière provoque la croissance des semis préétablis (Parent & Messier, 1994), favorise la régénération d'espèces intolérantes (Vepakomma et al., 2011) et stimule la germination de la banque de graines du sol (Fahey & Puettmann, 2008; De Grandpré et al., 2011) laquelle contient une forte proportion d'herbacées et d'arbustes rudéraux (Haeussler et al., 2002; Ramovs & Roberts, 2005; Bartemucci et al., 2006). Ces espèces persistent dans le milieu depuis la coupe totale sous forme d'une importante banque de graines et les conditions lumineuses nouvellement engendrées assure la pérennité de ces espèces (Whitney, 1986; Brown, 1992). Ceci nous montre que la pratique de trouées en plantation, particulièrement les grandes trouées, contribue à la persistance d'herbacées et d'arbustes rudéraux favorisés lors de la préparation mécanique et que la résilience des communautés demeure faible 12 ans après traitement.

Résilience de la flore de sous-bois en forêts régénérées naturellement

Les forêts naturellement régénérées démontrent une plus grande résilience après perturbation. Du fait que le sol n'a pas subi de perturbation, la banque de propagules des espèces préétablies reste viable même si une coupe à blanc est réalisée (Prévosto et al., 2011). De nombreuses espèces telles que *Cornus canadensis*, *Aralia nudicaulis*, *Maianthemum canadense* se montrent résistantes face à des perturbations aussi sévères qu'une coupe à blanc (Ramovs & Roberts, 2005; Aubin et al., 2007). Même si ces espèces partagent des traits liés à des espèces sensibles tels qu'une faible production de grosses semences (Aubin et al., 2007), leur capacité de propagation végétative favorise leur persistance après une forte perturbation (Ramovs & Roberts, 2005; Moola & Vasseur, 2008). De plus, le sol non perturbé en forêt naturellement régénérée favorise une plus grande résilience des espèces sensibles aux perturbations comme *Oxalis montana*, *Monotropa uniflora* et *Goodyera spp* qui demandent des micro-habitats particuliers (présence de mycorhizes, bois en décomposition) et ont une dispersion par graine ou végétative limitée (Haeussler et al., 2002; Ramovs & Roberts, 2005; Moola & Vasseur, 2008). Même si nos résultats n'ont pas montré de différences significatives dans l'occurrence de ces espèces sensibles entre les 2 origines de sites, leurs occurrences étaient toujours supérieures en forêt naturellement régénérée et *Goodyera spp.* était presque absente des sites en plantations. Il apparaît donc que la flore de sous-bois est plus résistante et résiliente après perturbation lorsque le sol n'est pas perturbé.

Implication pour l'aménagement des peuplements résineux

L'étude à moyen terme de la réponse du sous-bois sous l'angle de sa diversité spécifique, fonctionnelle et structurelle documente la dynamique complexe de la végétation aux traitements sylvicoles. Ce portrait exhaustif de la réponse du sous-bois fournit de l'information nécessaire pour les aménagistes forestiers pour articuler des directives de gestion plus efficaces permettant à la fois d'atteindre leur objectif d'aménagement et la protection de la biodiversité. Notre étude démontre que les pratiques sylvicoles peu sévères (éclaircies commerciales) et engendrant une ouverture de la canopée de moins de 100m² n'affectent que de manière transitoire le sous-bois. Des pratiques sylvicoles provoquant une plus grande ouverture dans la canopée peuvent être utilisées afin de promouvoir l'hétérogénéité dans la composition et la structure du sous-bois mais ces pratiques doivent être réalisées avec précaution dans des peuplements ayant été aménagés de manière intensive. Nos résultats suggèrent que la pratique d'un traitement sylvicole de forte sévérité dans des sites plantés engendre des communautés ayant des attributs similaires à des sites fortement perturbés. Ceci implique que plus de temps est requis après traitement pour permettre le rétablissement et la convergence de la flore de sous-bois vers celles observées en forêts régénérées naturellement.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Nos résultats ont confirmé notre première hypothèse et ont montré que des perturbations de faible intensité comme l'éclaircie commerciale n'ont eu aucun effet significatif sur la diversité spécifique, fonctionnelle et structurelle. À l'inverse, des perturbations plus sévères comme les trouées modifiaient à moyen terme certaines composantes de la flore de sous-bois. Ces résultats concordent avec les études précédentes réalisées en peuplements résineux (Ares et al., 2010; De Grandpré et al., 2011; Vanha-Majamaa et al., 2017).

À la lumière de ces constats, il apparaît que la flore de sous-bois se montre résiliente face aux traitements d'éclaircie et que sa composition 12 ans après traitement se rapproche de celle observée dans les sites témoins. Ceci s'expliquerait par la faible ouverture de la canopée engendrée par l'éclaircie et/ou la fermeture rapide de la canopée par le réarrangement de la couronne des arbres résiduels. La proportion de lumière n'augmente que sur une courte durée et ne permet pas à des espèces intolérantes de coloniser et/ou perdurer dans le milieu. En revanche, les trouées ont favorisé l'établissement et la persistance d'espèces rudérales qui bénéficient 12 ans après coupe de conditions lumineuses adéquates. De plus, elles ont engendré le développement de la structure verticale des communautés du sous-bois. Ces conditions ont été favorables pour des arbres intolérants comme *Prunus pensylvanica*, des arbustes intolérants, principalement *Rubus idaeus*, mais également des herbacées hautes telles que *Chamaenerion angustifolium* et *Pteridium aquilinum*. L'évaluation de la structure verticale est encore très peu étudiée alors que c'est l'une des premières composantes à réagir après une perturbation et qu'elle constitue un élément clé pour comprendre la dynamique de succession dans les écosystèmes forestiers (Connell et al., 1997; Nilsson & Wardle, 2005; Wilson et al., 2007). Elle permet de calculer des métriques simples qui sont reliées directement au développement et aux caractéristiques de la structure verticale. Cependant, cette approche demande encore des ajustements et elle doit être testée dans d'autres études afin de s'assurer de sa pertinence et son efficacité. Par exemple, il serait intéressant de considérer plus que quatre strates verticales lors de l'inventaire floristique afin d'avoir une détection plus fine des patrons observables ou encore d'utiliser cette approche dans des écosystèmes forestiers où la structure verticale du sous-bois est très présente et diversifiée.

Nos résultats montrent aussi une différence dans la diversité spécifique selon l'origine des sites, naturel ou en plantation. La richesse fonctionnelle et la diversification de la structure étaient plus importantes en plantation qu'en forêt naturellement régénérée 12 ans après traitement. La préparation de terrain réalisée avant la mise en place de la plantation pourrait être à l'origine de ces différences de diversité. Le mélange mécanique du sol altère la banque de propagules des espèces préétablies avant la coupe totale et favorise la colonisation des espèces rudérales, ce qui peut expliquer la plus grande

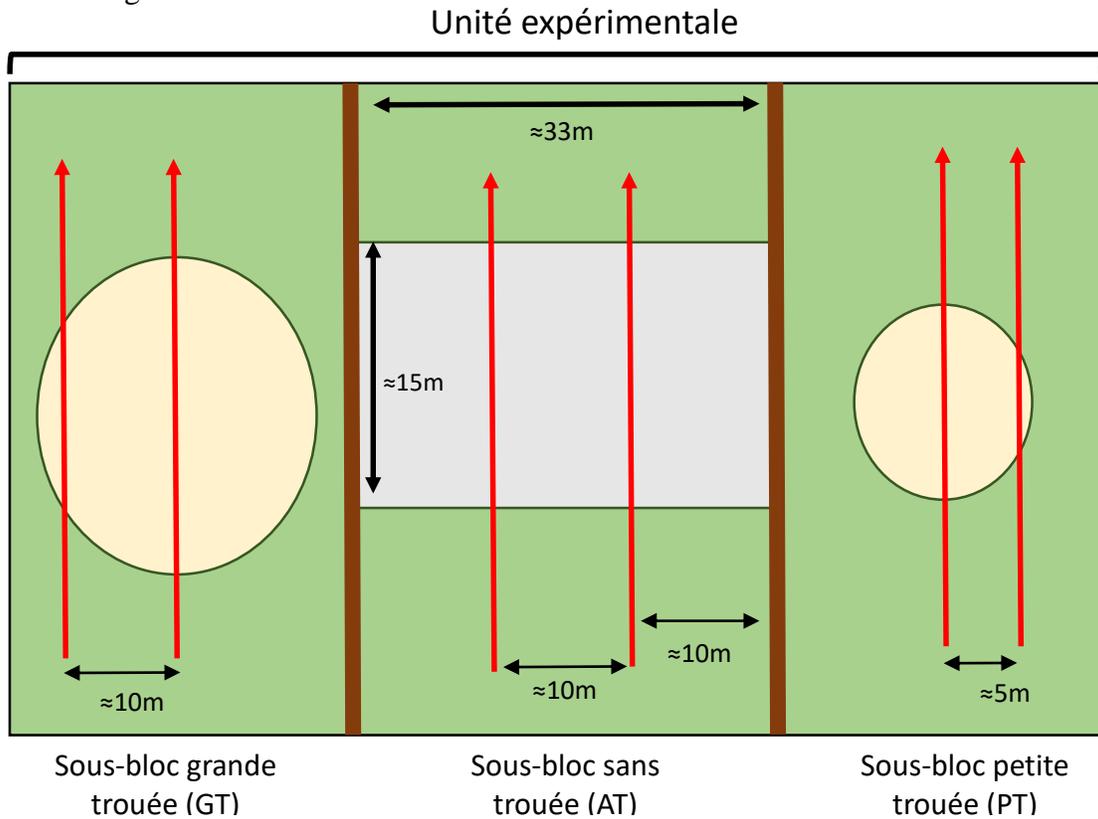
proportion de ces espèces dans les sites plantés. De plus, ces espèces associées à des milieux perturbés forment une importante banque de graines et la pratique de trouées en plantation contribue à la persistance de ces espèces dans le milieu.

Il est important de souligner que la composition végétale était différente dans chacun des sites. En effet, les analyses en composantes principales montrent que chaque site accueille une composition spécifique propre et qu'il y a un effet du niveau de fertilité. Les sites se trouvant sur des sols riches (MS12) accueillent des communautés plus divergentes comparativement à leurs homologues sur des sols pauvres (MS22), particulièrement en plantations. De plus, aucune différence significative n'a été observée entre les deux origines de sites pour les indices de diversité spécifique. Pourtant, on remarque que les sites en forêt naturellement régénérée sur dépôts pauvres ont une richesse spécifique plus faible que les sites en plantation sur dépôts riches avec une différence de près 20 espèces dans chaque type de trouée. Il serait pertinent d'inventorier d'autres sites ayant les mêmes combinaisons d'origine et de fertilité afin d'explorer leurs effets combinés. Il est primordial d'inspecter l'effet de la fertilité car, d'après nos résultats, la composition des communautés est plus divergente dans les forêts plantées sur sites riches et une plus grande proportion d'espèces rudérales colonisent ces milieux après perturbation.

L'étude des 3 composantes de la diversité de la flore de sous-bois à moyen terme après la pratique de traitements sylvicoles montre que la réponse de la végétation est complexe et varie selon l'intensité de la perturbation et de l'historique sylvicole des sites. Notre étude démontre que les pratiques sylvicoles peu sévères qui engendrent une ouverture de la canopée de moins de 100 m² telles qu'une éclaircie commerciale ou une petite trouée, peuvent permettre une conversion des jeunes peuplements résineux vers une structure irrégulière, tout en affectant que de manière transitoire la flore de sous-bois. Des pratiques sylvicoles provoquant une plus grande ouverture dans la canopée peuvent être utilisées afin de promouvoir l'hétérogénéité dans la composition et la structure du sous-bois en favorisant des espèces intolérantes mais ces pratiques doivent être réalisées avec précaution dans des peuplements ayant été aménagés de manière intensive comme des plantations. Nos résultats suggèrent que la pratique d'un traitement sylvicole de forte sévérité dans des sites plantés engendre des communautés ayant des attributs similaires à des sites fortement perturbés. Ceci implique que plus de temps est requis pour permettre la convergence de ces communautés floristiques vers celles observées en forêts régénérées naturellement. Le suivi de la dynamique de la flore de sous-bois dans ces sites est essentiel afin de mieux comprendre la réponse de la communauté végétale face aux interventions sylvicoles. Le suivi à long terme permettra d'estimer le temps de convergence des communautés floristiques en plantation vers des communautés de forêts naturellement régénérées.

ANNEXES

Annexe I : Représentation schématique d'une unité expérimentale. Chaque unité expérimentale a reçu aléatoirement un traitement d'éclaircie (aucune, éclaircie par le bas ou un dégagement de 50 ou 100 arbres élités/ha) et toutes les unités expérimentales sont subdivisées en trois sous-blocs : témoin sans trouée (AT), une petite trouée de 0.01ha (100m² ; PT) et une grande trouée de 0.05ha (500m² ; GT). Les flèches rouges représentent la disposition des transect dans les sous-blocs. Les traits marrons représentent les chemins de débardage.



Annexe II : Correspondance des codes de substrats et d'ouverture de canopée.

Code	Description
<u>Substrats</u>	
aig	aiguilles de conifères
brin	brindilles
bra	petit débris ligneux (1 à 5 cm de diamètre, ex: branches)
mou	mousse
moud	mousse desséchée
lich	lichen
roc	roche
ldec	litière d'arbres à feuillage décadu
hum	humus
lgram	litière de graminées
lru	litière de framboisier <i>Rubus idaeus</i>
lfoug	litière de fougère (principalement <i>Pteridium aquilinum</i>)
dlg123	gros débris ligneux faiblement décomposé
dlg45	gros débris ligneux avec un stade de décomposition avancé
fèces	fèces d'animaux
<u>Canopée</u>	
fermée	canopée ouverte $\leq 25\%$
intermédiaire	canopée ouverte de 25 à 75%
ouverte	canopée ouverte $\geq 75\%$

Annexe III : Traits fonctionnels et autres métriques utilisés dans la présente étude.

Trait fonctionnel	Code	Description et unité	Type de données
Types biologiques (selon Raunkiaer) ^{1,2}	R_	mg : mésophanérophyte (<i>bourgeons ≥ 8m au-dessus du sol</i>) mc : microphanérophyte (<i>bourgeons entre 25cm et 8m au-dessus du sol</i>) ch : chamaephyte (<i>herbacées ou arbustes, bourgeons entre 1mm et 25cm au-dessus du sol</i>) h : hémicryptophyte (<i>herbacée avec bourgeons à la surface du sol</i>) g : géophyte (<i>herbacée avec bourgeon souterrain</i>) t : thérophyte (<i>annuelle</i>)	Qualitative
Extension latérale ^{1,2}	LE	0 : aucune propagation végétative 0.1 : propagation végétative limitée (non-phanérophyte) 0.2 : propagation végétative par rejet de souche ou drageon (phanérophyte) ou par bulbe ou tubercule (non-phanérophyte) 0.3 : propagation végétative par marcottage (non-phanérophyte) 0.5 : propagation végétative par rhizome, stolon ou fragment de la plante mère (non-phanérophyte) 0.8 : propagation végétative par marcottage, drageon ou rhizome (phanérophyte) 1 : propagation végétative extensive par drageon ou rhizome (phanérophyte)	Ordinale
Structure foliaire ^{1,2}	SF_	mono : tige érigée unique (<i>phanérophyte seulement</i>) multi : tige érigée multiple (<i>phanérophyte seulement</i>) r : rosette sr : semi-rosette g : graminoïde um : en ombelle de : décombante* e : feuille érigée sans tige el : feuille érigée avec tige nl : tige non feuillue (<i>mycohétérotrophe</i>)	Qualitative
Mode de reproduction ^{1,2}	REP	0 : reproduction par graine seulement 0.5 : reproduction végétative possible mais principalement par graine 1 : reproduction végétative principalement	Ordinale
Cycle de vie ^{1,2}	PER	0 : cycle de vie court (<i>annuelle, bisannuelle</i>) 1 : pérenne	Ordinale
Production de graine ^{1,2}	SDPRO	0 : faible (<i>1-20 graines par plant</i>) 0.5 : semi-abondante (<i>20-1000 graines par plant</i>) 1 : abondante (<i>>1000 graines par plant</i>)	Ordinale
Persistance de la banque de graine ^{1,2}	SDPER	0 : annuelle (<i>viabilité inférieure à 1 an</i>) 0.5 : semi-persistante (<i>viabilité entre 1 et 5 ans</i>) 1 : persistante (<i>viabilité supérieure à 5 ans</i>)	Ordinale
Vecteur de dispersion ^{** 1,2}	D_	w : anémochore bi_ez : endozoochore et avichore	Qualitative

		zz : épizoochore hd : anthropochore ant : myrmécochore e : hydrochore ex : autochore (éjection mécanique des semences)	
Distance de dispersion ^{1,2}	DI	0 : dispersion uniquement par gravité 0.1 : myrmécochore 0.5 : dispersion sur une moyenne distance 1 : dispersion sur une grande distance	Ordinale
Régime hydrique préférentiel ^{1,2}	W_	hm : habitat préférentiel humide et/ou mésique mx : habitat préférentiel xérique et/ou xérique-mésique	Qualitative
Tolérance à l'ombre ^{1,2}	LI	0 : intolérant à l'ombre 0.5 : mi-tolérant 1 : tolérant à l'ombre	Ordinale
Hauteur ^{1,2}	HT	La distance la plus courte entre la limite supérieure des principaux tissus photosynthétiques d'une plante et le niveau du sol (<i>Si une espèce possède une hampe florale sans feuille, seule la hauteur des feuilles est considérée</i>)	Quantitative
Persistance du feuillage ^{1,2}	PFO	0 : caduque 1 : persistant	Ordinale
Surface foliaire spécifique ³	SLA	Rapport de la surface foliaire et le poids sec de la feuille (mm ² /g)	Quantitative
Ratio Carbone/Azote ^{2,3}	ratioC/N	Ratio de la concentration (%) de carbone et d'azote foliaire	Quantitative
Profondeur Racinaire ^{2,3}	RSD	Profondeur racinaire moyenne (cm)	Quantitative
Statut au Québec ¹	Statut	0 : indigène 1 : exotique	Ordinale

*1 seule espèce possédait une structure de feuillage en vigne et en tige courbée en forme d'arc, elles ont été regroupées dans la catégorie structure décombante.

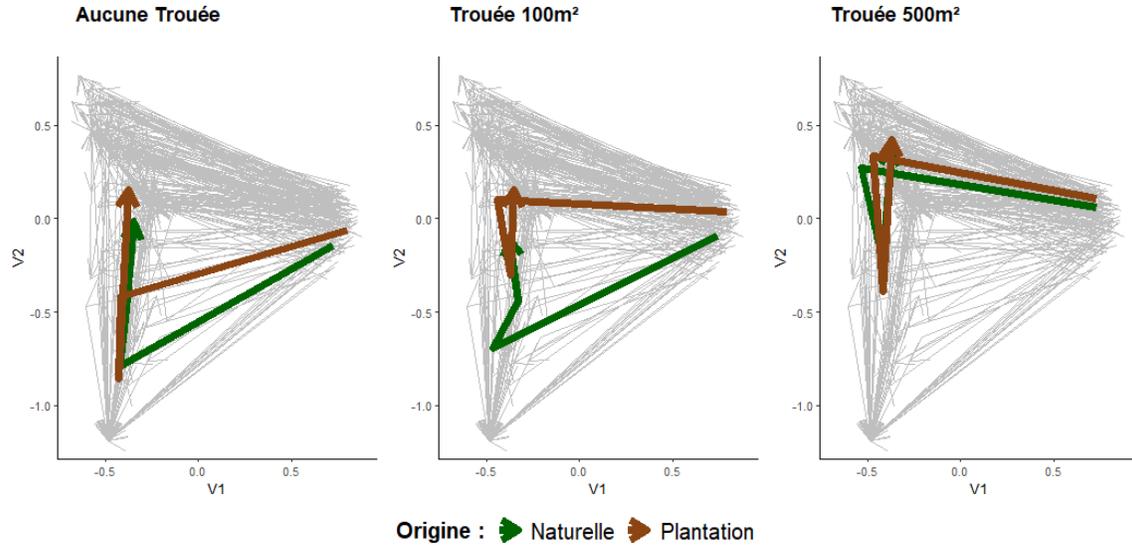
**Les espèces dispersant leurs semences uniquement avec la gravité (barochore) ne se voyaient attribuer aucune catégorie.

Source des données : ¹Base de données TOPIC ; ²Revue de littérature ; ³Données récoltées sur le terrain

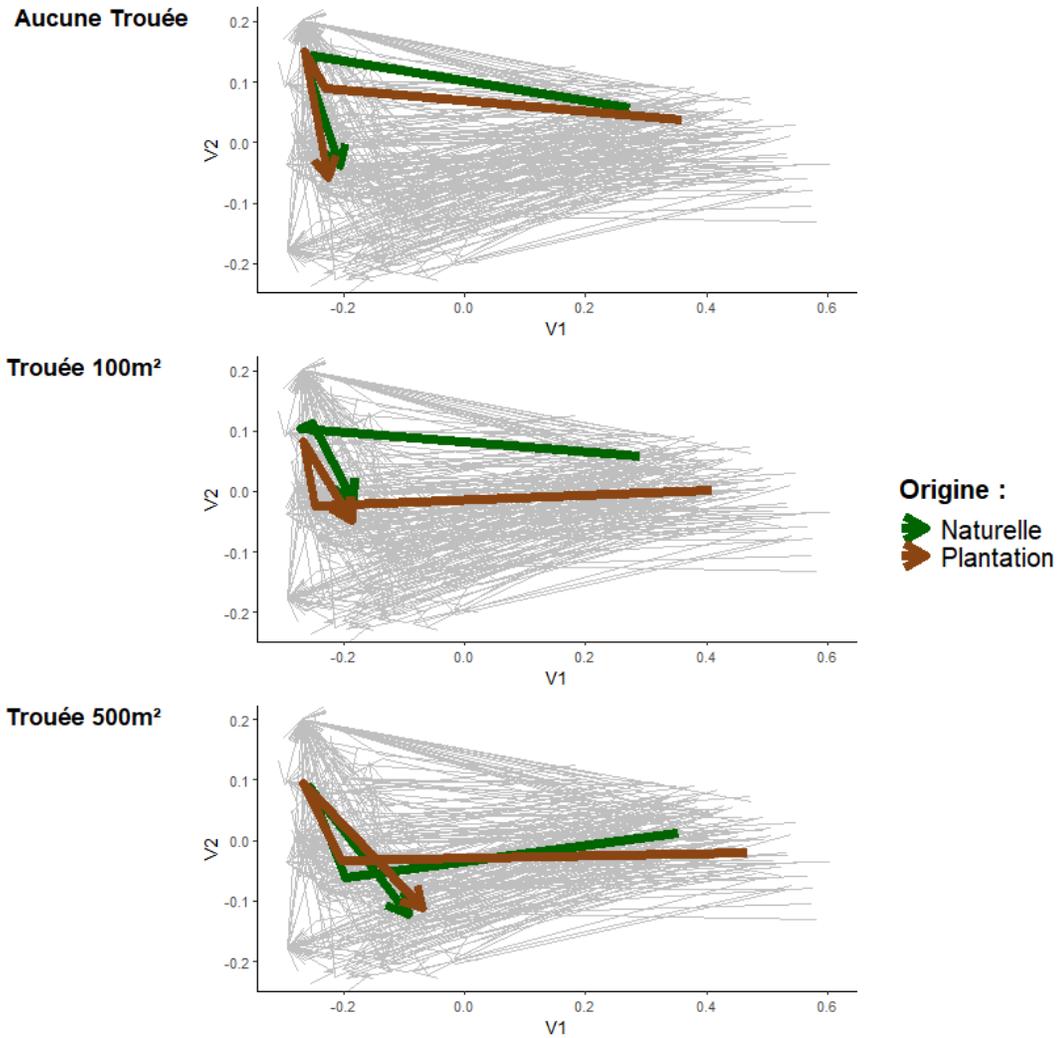
Annexe IV : Correspondance des codes d'espèces avec le nom latin. La nomenclature est établie sur la base de données VASCAN.

Code	Nom latin	Code (suite)	Nom latin (suite)
ABIBAL	<i>Abies balsamea</i>	MAICAN	<i>Maianthemum canadense</i>
ACESPI	<i>Acer spicatum</i>	MITNUD	<i>Mitella nuda</i>
ACTRUB	<i>Actaea rubra</i>	MONUNI	<i>Moneses uniflora</i>
AGRSPP	<i>Agrostis spp</i>	MONUNZ	<i>Monotropa uniflora</i>
ALNINC	<i>Alnus incana</i>	NABSPP	<i>Nabalus spp</i>
ANAMAR	<i>Anaphalis margaritacea</i>	PARNOV	<i>Parathelypteris noveboracensis</i>
ATHFIL	<i>Athyrium filis-femina</i>	PHECON	<i>Phegopteris connectilis</i>
BROCIL	<i>Bromus ciliatus</i>	PILCAE	<i>Pilosella caespitosa</i>
CALCAN	<i>Calamagrostis canadensis</i>	POAPRA	<i>Poa pratensis</i>
CARARC	<i>Carex arctata</i>	POASPP	<i>Poa spp</i>
CARDEW	<i>Carex deweyana</i>	POTNOR	<i>Potentilla norvegica</i>
CARSPP	<i>Carex spp</i>	PRUPEN	<i>Prunus pensylvanica</i>
CARTRI2	<i>Carex trisperma</i>	PRUVIR	<i>Prunus virginiana</i>
CHAANG	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	PYRASA	<i>Pyrola asarifolia</i>
CIRVUL	<i>Cirsium vulgare</i>	RANABO	<i>Ranunculus abortivus</i>
CLIBOR	<i>Clintonia borealis</i>	RIBGLA	<i>Ribes glandulosum</i>
COPTRI	<i>Coptis trifolia</i>	RIBLAC	<i>Ribes lacustre</i>
CORCAN	<i>Cornus canadensis</i>	RIBTRI	<i>Ribes triste</i>
CORCOR	<i>Corylus cornuta</i>	RUBIDA	<i>Rubus idaeus</i>
CORSER	<i>Cornus sericea</i>	RUBPUB	<i>Rubus pubescens</i>
DIELON	<i>Diervilla lonicera</i>	SALERI	<i>Salix eriocephala</i>
DOEUMB	<i>Doellingeria umbellata</i>	SALSPP	<i>Salix spp</i>
DRYCAR	<i>Dryopteris carthusiana</i>	SAMRAC	<i>Sambucus racemosa</i>
EPICIL	<i>Epilobium ciliatum</i>	SCHPUR	<i>Schizachne purpurascens</i>
EURMAC	<i>Eurybia macrophylla</i>	SOLCAN	<i>Solidago canadensis</i>
FRAVES	<i>Fragaria vesca</i>	SOLMAC	<i>Solidago macrophylla</i>
GALTET	<i>Galeopsis tetrahit</i>	SORAME	<i>Sorbus americana</i>
GALTRI	<i>Galium triflorum</i>	SPIANN	<i>Spinulum annotinum</i>
GRASPP	<i>Graminées spp</i>	STRLAN	<i>Streptopus lanceolatus</i>
GRASPP2	<i>Graminées spp 2</i>	SYMCOR	<i>Symphyotrichum cordifolium</i>
GRASPP3	<i>Graminées spp 3</i>	SYMPUN	<i>Symphyotrichum puniceum</i>
GYMDRY	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	TAROFF	<i>Taraxacum officinale</i>
HERMAX	<i>Heracleum maximum</i>	THAPUB	<i>Thalictrum punescens</i>
HIESPP	<i>Hieracium spp</i>	TRICER	<i>Trillium cernuum</i>
LACBIE	<i>Lactuca biennis</i>	VIBOPU	<i>Viburnum opulus var. americanum</i>
LINBOR	<i>Linnaea borealis</i>	VICCRA	<i>Vicia cracca</i>
LONCAN	<i>Lonicera canadensis</i>		
LUZACU	<i>Luzula acuminata</i>		
LYCCLA	<i>Lycopodium clavatum</i>		

Annexe V : Trajectoire moyenne entre les strates verticales pour les deux origines de site obtenue à partir de la matrice spécifique. Les flèches grises représentent toutes les trajectoires obtenues lors de l'analyse de trajectoire pour tous les sous-blocs inventoriés et ayant au minimum 2 strates verticales avec des espèces présentes.



Annexe VI : Trajectoire moyenne entre les strates verticales pour les deux origines de site obtenue à partir de la matrice CWM. Les flèches grisent représentent toutes les trajectoires obtenues lors de l'analyse de trajectoire pour tous les sous-blocs inventoriés et ayant au minimum 2 strates verticales avec des espèces présentes.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alatalo, R. V. (1981). Problems in the Measurement of Evenness in Ecology. *Oikos*, 37(2), 199-204.
- Ares, A., Berryman, S. D., & Puettmann, K. J. (2009). Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. *Applied Vegetation Science*, 12(4), 472-487. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01042.x>
- Ares, A., Neill, A. R., & Puettmann, K. J. (2010). Understory abundance, species diversity and functional attribute response to thinning in coniferous stands. *Forest Ecology and Management*, 260(7), 1104-1113. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.023>
- Aubin, I., Cardou, F., Boisvert-Marsh, L., Garnier, E., Strukelj, M., & Munson, A. D. (2020). Managing data locally to answer questions globally : The role of collaborative science in ecology. *Journal of Vegetation Science*, 31(3), 509-517. <https://doi.org/10.1111/jvs.12864>
- Aubin, I., Deshaies, O., Cardou, F., & Sirois, L. (2014). Management legacy in the understory of North American mixed boreal regenerating stands. *Forest Ecology and Management*, 320, 129-137. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.001>
- 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. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[259:HRANHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[259:HRANHF]2.0.CO;2)
- Aubin, I., Messier, C., & Bouchard, A. (2008). Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation*, 141(10), 2461-2476. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.007>

- Aubin, I., Munson, A. D., Cardou, F., Burton, P. J., Isabel, N., Pedlar, J. H., Paquette, A., Taylor, A. R., Delagrange, S., Kebli, H., Messier, C., Shipley, B., Valladares, F., Kattge, J., Boisvert-Marsh, L., & McKenney, D. (2016). Traits to stay, traits to move : A review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change. *Environmental Reviews*, 24(2), 164-186. <https://doi.org/10.1139/er-2015-0072>
- 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. <https://doi.org/10.1890/09-1376.1>
- 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. <https://doi.org/10.1139/x06-088>
- Beggs, L. R. (2004). *Vegetation Response Following Thinning in Young Douglas-fir Forests of Western Oregon : Can Thinning Accelerate Development of Late-Successional Structure and Composition?* [Mémoire de maîtrise]. Oregon State University.
- Begni, A. (2022). *Évaluation de la régénération naturelle dans les plantations d'épinettes au Bas St-Laurent* [Mémoire de maîtrise]. Université du Québec à Rimouski.
- Blouin, J., & Berger, J.-P. (2012). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 4f – Collines des moyennes Appalaches* (2ème édition). Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>

- Bouchard, M., Kneeshaw, D., & Bergeron, Y. (2006). Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology*, *87*(9), 2319-2329.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2319:FDASSB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2319:FDASSB]2.0.CO;2)
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., & Blais, L. (2009). Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology*, *24*(2), 171-184. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9294-8>
- Boulanger, Y., & Arseneault, D. (2004). Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research*, *34*(5), 1035-1044.
- Brouillet, L., Coursol, F., Meades, S. J., Favreau, M., Anions, M., Bélisle, P., & Desmet, P. (2010). *VASCAN, la Base de données des plantes vasculaires du Canada*.
<https://data.canadensys.net/vascan/search?lang=en>
- Brown, D. (1992). Estimating the composition of a forest seed bank : A comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Canadian Journal of Botany*, *70*(8), 1603-1612. <https://doi.org/10.1139/b92-202>
- Busing, R. T. (1994). Canopy cover and tree regeneration in old-growth cove forests of the Appalachian Mountains. *Vegetatio*, *115*(1), 19-27. <https://doi.org/10.1007/BF00119383>
- Carnus, J.-M., Parrotta, J., Brockerhoff, E., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O'Hara, K., & Walters, B. (2006). Planted Forests and Biodiversity. *Journal of Forestry*, *104*(2), 65-77.
- Carter, T. A., Fornwalt, P. J., Dwire, K. A., & Laughlin, D. C. (2022). Understory plant community responses to widespread spruce mortality in a subalpine forest. *Journal of Vegetation Science*, *33*(1). <https://doi.org/10.1111/jvs.13109>
- CCSMAF. (2003). Éclaircie commerciale pour le groupe de production prioritaire SEPM - Avis scientifique. *Ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière*, 80.

- CDAQ. (2021). Plan d'adaptation de l'agriculture du Bas Saint-Laurent aux changements climatiques. *Projet Agriculmat*, 44.
- Champagne, E., Dumais, D., & Raymond, P. (2022). Precommercial thinning increased diameter growth while maintaining mixedwood stands composition, 15 years after treatment. *Canadian Journal of Forest Research*, cjfr-2022-0256. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2022-0256>
- Chaves Cardoso, J., Burton, P. J., & Elkin, C. M. (2020). A Disturbance Ecology Perspective on Silvicultural Site Preparation. *Forests*, 11(12), 1278. <https://doi.org/10.3390/f11121278>
- Chávez, V., & Macdonald, S. E. (2010). The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1067-1075. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.013>
- Connell, J. H., Lowman, M. D., & Noble, I. R. (1997). Subcanopy gaps in temperate and tropical forests. *Austral Ecology*, 22(2), 163-168. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1997.tb00655.x>
- Daly, A., Baetens, J., & De Baets, B. (2018). Ecological Diversity : Measuring the Unmeasurable. *Mathematics*, 6(7), 119. <https://doi.org/10.3390/math6070119>
- Danneyrolles, V., Dupuis, S., Fortin, G., Leroyer, M., de Römer, A., Terrail, R., Vellend, M., Boucher, Y., Laflamme, J., Bergeron, Y., & Arseneault, D. (2019). Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature Communications*, 10(1), 1265. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R. B., Wisser, S. K., Fortin, M., Condit, R., & Hubbell, S. (2019). Trajectory analysis in community ecology. *Ecological Monographs*, 89(2), e01350. <https://doi.org/10.1002/ecm.1350>

- De Grandpré, L., & Bergeron, Y. (1997). Diversity and Stability of Understorey Communities Following Disturbance in the Southern Boreal Forest. *Journal of Ecology*, 85(6), 777-784.
<https://doi.org/10.2307/2960601>
- De Grandpré, L., Boucher, D., Bergeron, Y., & Gagnon, D. (2011). Effects of small canopy gaps on boreal mixedwood understory vegetation dynamics. *Community Ecology*, 12(1), 67-77.
<https://doi.org/10.1556/ComEc.12.2011.1.9>
- Deb, P., & Sundriyal, R. C. (2007). Tree species gap phase performance in the buffer zone area of Namdapha National Park, Eastern Himalaya, India. *Tropical Ecology*, 48(2), 209-225.
- Del Río, M., Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H., Löf, M., & Ruiz-Peinado, R. (2017). A review of thinning effects on Scots pine stands : From growth and yield to new challenges under global change. *Forest Systems*, 26(2), eR03S. <https://doi.org/10.5424/fs/2017262-11325>
- Deshaies, O. (2012). *Étude de la végétation sous-couvert dans de jeunes plantations et forêts régénérées naturellement de l'Est du Québec* [Mémoire de maîtrise]. Université du Québec à Rimouski.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence : Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Doyon, F., Gagnon, D., & Giroux, J.-F. (2005). Effects of strip and single-tree selection cutting on birds and their habitat in a southwestern Quebec northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 209(1-2), 101-116.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.01.005>
- Dupont-Leduc, L., Schneider, R., & Sirois, L. (2020). Preliminary Results from a Structural Conversion Thinning Trial in Eastern Canada. *Journal of Forestry*, 118(5), 515-533.
<https://doi.org/10.1093/jofore/fvaa022>

- Dupuis, S., Arseneault, D., & Sirois, L. (2011). Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada : Change from pre-settlement to present-day forest composition. *Journal of Vegetation Science*, 22(3), 564-575. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01282.x>
- Eler, K., Kermavnar, J., Marinšek, A., & Kutnar, L. (2018). Short-term changes in plant functional traits and understory functional diversity after logging of different intensities : A temperate fir-beech forest experiment. *Annals of Forest Research*, 61(2), 223. <https://doi.org/10.15287/afr.2018.1192>
- Etheridge, D. A., MacLean, D. A., Wagner, R. G., & Wilson, J. S. (2005). Changes in landscape composition and stand structure from 1945-2002 on an industrial forest in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(8), 1965-1977. <https://doi.org/10.1139/x05-110>
- Fahey, R. T., & Puettmann, K. J. (2007). Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. *Journal of Ecology*, 95(5), 1098-1109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01283.x>
- Fahey, R. T., & Puettmann, K. J. (2008). Patterns in spatial extent of gap influence on understory plant communities. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2801-2810. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.01.053>
- Flinn, K. M. (2007). Microsite-limited recruitment controls fern colonization of post-agricultural forests. *Ecology*, 88(12), 3103-3114. <https://doi.org/10.1890/06-2124.1>
- Fourrier, A., Bouchard, M., & Pothier, D. (2015). Effects of canopy composition and disturbance type on understorey plant assembly in boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1225-1237. <https://doi.org/10.1111/jvs.12323>

- Franklin, J. F., Mitchell, R. J., & Palik, B. J. (2007). *Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry* (NRS-GTR-19; p. 48). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. <https://doi.org/10.2737/NRS-GTR-19>
- Gachet, S., Leduc, A., Bergeron, Y., Nguyen-Xuan, T., & Tremblay, F. (2007). Understory vegetation of boreal tree plantations : Differences in relation to previous land use and natural forests. *Forest Ecology and Management*, 242(1), 49-57.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.037>
- Gagné, L., Sirois, L., & Lavoie, L. (2016). Comparaison du volume et de la valeur des bois résineux issus d'éclaircies par le bas et par dégagement d'arbres-élites dans l'Est du Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(11), 1320-1329. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0395>
- Gagnon, L., Perreault, M., Ruel, M., St-Hilaire, G., Raby, D., Santerre, M.-H., & Sénéchal, P. (2018). *Sommaire du plan d'aménagement forestier intégré tactique 2018-2023*.
<http://collections.banq.qc.ca/ark:/52327/3429802>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
<https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gilliam, F. S., & Roberts, M. R. (2014). Interactions between the Herbaceous Layer and Overstory Canopy of Eastern Forests. *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*, 233-254. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199837656.003.0009>
- Gouvernement du Québec. (2021). *Sustainable Forest Development Act, CQLR c A-18.1*.
<https://canlii.ca/t/554gp>

- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, *111*(982), 1169-1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Haeussler, S., Bartemucci, P., & Bedford, L. (2004). Succession and resilience in boreal mixedwood plant communities 15–16 years after silvicultural site preparation. *Forest Ecology and Management*, *199*(2-3), 349-370. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.052>
- 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), 307-327. <https://doi.org/10.14214/sf.565>
- Haughian, S. R. (2018). Short-term effects of alternative thinning treatments on the richness, abundance and composition of epixylic bryophytes, lichens, and vascular plants in conifer plantations at microhabitat and stand scales. *Forest Ecology and Management*, *415*, 106-117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.019>
- Haughian, S. R., & Frego, K. A. (2017). Does CWD mediate microclimate for epixylic vegetation in boreal forest understories? A test of the moisture-capacitor hypothesis. *Forest Ecology and Management*, *389*, 341-351. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.011>
- Hekkala, A.-M., Tarvainen, O., & Tolvanen, A. (2014). Dynamics of understory vegetation after restoration of natural characteristics in the boreal forests in Finland. *Forest Ecology and Management*, *330*, 55-66. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.001>
- Hill, M. O. (1973). Diversity and Evenness : A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, *54*(2), 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>

- Hughes, J. W., & Fahey, T. J. (1991). Colonization Dynamics of Herbs and Shrubs in a Disturbed Northern Hardwood Forest. *Journal of Ecology*, 79(3), 605-616.
<https://doi.org/10.2307/2260656>
- Jobidon, R. (1995). *Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec*. [Mémoire de recherche forestière n°117]. Ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière.
- Johann, E. (2006). Historical development of nature-based forestry in Central Europe. *Nature-based forestry in Central Europe. Alternatives to industrial forestry and strict preservation. Biotechnical Faculty, Department of Forestry and Renewable Forest Resources, Ljubljana, Slovenia.*, 1-17.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Juodvankis, A., Kairiukstis, L., & Vasiliauskas, R. (2005). Effects of thinning on growth of six tree species in north-temperate forests of Lithuania. *European Journal of Forest Research*, 124(3), 187-192. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0070-x>
- Kellner, K. F., Renken, R. B., Millspaugh, J. J., Porneluzi, P. A., Wolf, A. J., Fantz, D. K., Gitzen, R. A., Faaborg, J., Timm, S. R., Ehlers, S., Buchanan, M. L., Haslerig, J. M., George, A. D., & Rota, C. T. (2019). Effects of forest management on vertebrates : Synthesizing two decades of data from hardwood forests in Missouri, USA. *Ecological Applications*, 29(8), e01993. <https://doi.org/10.1002/eap.1993>
- Kern, C. C., Reich, P. B., Montgomery, R. A., & Strong, T. F. (2012). Do deer and shrubs override canopy gap size effects on growth and survival of yellow birch, northern red oak, eastern white pine, and eastern hemlock seedlings? *Forest Ecology and Management*, 267, 134-143. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.002>

- Kneeshaw, D. D., & Prévost, M. (2007). Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed-species forests of central Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1534-1544. <https://doi.org/10.1139/X07-112>
- Kumar, P., Chen, H. Y. H., Thomas, S. C., & Shahi, C. (2018a). Epixylic vegetation abundance, diversity, and composition vary with coarse woody debris decay class and substrate species in boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(4), 399-411. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0283>
- Kumar, P., Chen, H. Y. H., Thomas, S. C., & Shahi, C. (2018b). Linking resource availability and heterogeneity to understorey species diversity through succession in boreal forest of Canada. *Journal of Ecology*, 106(3), 1266-1276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12861>
- Lafèche, V., Larouche, C., & Guillemette, F. (2013). L'éclaircie commerciale. In *Le guide sylvicole du Québec, Les concepts et l'application de la sylviculture: Vol. Tome 2* (p. 300-327). Les Publications du Québec.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Le Blanc, M.-L., Fortin, D., Darveau, M., & Ruel, J.-C. (2010). Short term response of small mammals and forest birds to silvicultural practices differing in tree retention in irregular boreal forests. *Écoscience*, 17(3), 334-342.
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271-280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Macdonald, S. E., & Fenniak, T. E. (2007). Understorey plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada : Natural patterns and response to variable-retention

- harvesting. *Forest Ecology and Management*, 242(1), 34-48.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.029>
- Martin-Ducup, O., Schneider, R., & Fournier, R. A. (2017). A method to quantify canopy changes using multi-temporal terrestrial lidar data : Tree response to surrounding gaps. *Agricultural and Forest Meteorology*, 237-238(Supplement C), 184-195.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.02.016>
- Maser, C., Cromack Jr, K., Martin, R. E., Anderson, R. G., & Williams, J. T. (1979). Dead and Down Woody Material. In *Wildlife Habitats in Managed Forests : The Blue Mountains of Oregon and Washington* (p. 78-95). U.S. Department of Agriculture.
- Matthews, W. J., Marsh-Matthews, E., Cashner, R. C., & Gelwick, F. (2013). Disturbance and trajectory of change in a stream fish community over four decades. *Oecologia*, 173(3), 955-969. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2646-3>
- McCarthy, J. (2001). Gap dynamics of forest trees : A review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews*, 9(1), 1-59.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.-C., Claveau, Y., Kelly, C., & Lechowicz, M. J. (1999). Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 812-823. <https://doi.org/10.1139/x99-070>
- Messier, C., Posada, J., Aubin, I., & Beaudet, M. (2009). Functional Relationships Between Old-Growth Forest Canopies, Understorey Light and Vegetation Dynamics. In *Old Growth Forest* (p. 115-139). Springer Berlin, Heidelberg.
- Moola, F. M., & Vasseur, L. (2004). Recovery of late-seral vascular plants in a chronosequence of post-clearcut forest stands in coastal Nova Scotia, Canada. *Plant Ecology (Formerly Vegetatio)*, 172(2), 183-197. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000026326.09137.06>

- 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. <https://doi.org/10.1139/A08-005>
- Morin, H., Laprise, D., & Bergeron, Y. (1993). Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(8), 1497-1506. <https://doi.org/10.1139/x93-189>
- Naudts, K., Chen, Y., McGrath, M. J., Ryder, J., Valade, A., Otto, J., & Luysaert, S. (2016). Europe's forest management did not mitigate climate warming. *Science*, 351(6273), 597-600. <https://doi.org/10.1126/science.aad7270>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.058>
- Nilsson, M.-C., & Wardle, D. A. (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver : Evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology*, 8(3), 421-428.
- Parent, S., & Messier, C. (1994). Effet d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Canadian Journal of Forest Research*, 25, 878-885.
- Patry, C., Kneeshaw, D., Aubin, I., & Messier, C. (2017). Intensive forestry filters understory plant traits over time and space in boreal forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 90(3), 436-444. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpx002>
- Pidgen, K., & Mallik, A. U. (2013). Ecology of Compounding Disturbances : The Effects of Prescribed Burning After Clearcutting. *Ecosystems*, 16(1), 170-181. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9607-2>

- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949), 321-326.
- Pothier, D., & Savard, F. (1998). Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec. *Ministère des ressources naturelles et de la Faune du Québec, Québec*.
- Prégent, G., Picher, G., & Auger, I. (2011). *Tarif de cubage, tables de rendement et modèles de croissance pour les plantations d'épinette blanche au Québec* [Mémoire de recherche forestière n°160]. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière du Québec.
- Prévost, M., & Charette, L. (2017). Precommercial thinning of overtopping aspen to release coniferous regeneration in a boreal mixedwood stand. *The Forestry Chronicle*, 93(03), 259-270. <https://doi.org/10.5558/tfc2017-034>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9852-4>
- Ramovs, B. V., & Roberts, M. R. (2003). Understory Vegetation and Environment Responses to Tillage, Forest Harvesting, and Conifer Plantation Development. *Ecological Applications*, 13(6), 1682-1700. <https://doi.org/10.1890/02-5237>
- Ramovs, B. V., & Roberts, M. R. (2005). Response of plant functional groups within plantations and naturally regenerated forests in southern New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(6), 1261-1276.
- Roberts, M. R. (2004). Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany*, 82(9), 1273-1283. <https://doi.org/10.1139/b04-091>

- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B., & Schulze, E.-D. (2012). Using Plant Functional Traits to Explain Diversity–Productivity Relationships. *PLoS ONE*, 7(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036760>
- 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. <https://doi.org/10.1139/x06-025>
- Schneider, R., Dupont-Leduc, L., Gauthray-Guyénet, V., Cattaneo, N., LaraMelo, Simard, T., Begni, A., Turquin, R., Morache-Mercier, A., Pinna, S., Rémillard, U., & Nock, C. (2021). Close-to-nature silviculture in eastern Quebec : Advances over the last decade. *The Forestry Chronicle*, 97(3), 250-262. <https://doi.org/10.5558/tfc2021-027>
- Schneider, R., Franceschini, T., Duchateau, E., Bérubé-Deschênes, A., Dupont-Leduc, L., Proudfoot, S., Power, H., & de Coligny, F. (2021). Influencing plantation stand structure through close-to-nature silviculture. *European Journal of Forest Research*, 140(3), 567-587. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01349-6>
- Schütz, J. P. (2001). Opportunities and strategies of transforming regular forests to irregular forests. *Forest Ecology and Management*, 151(1), 87-94.
- Schütz, J. P. (2002). Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry*, 75(4), 329-337.
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., & Uotila, A. (2002). Conservation of beetles in boreal pine forests : The effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation*, 106(1), 19-27. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00225-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00225-7)

- Sippola, A.-L., & Renvall, P. (1999). Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting : A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115(2-3), 183-201.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00398-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00398-3)
- 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. <https://doi.org/10.1139/X07-236>
- Stiell, W. M. (1980). Response of White Spruce Plantation to Three Levels of Thinning from Below 1958-1978. *The Forestry Chronicle*, 56(1), 21-27.
<https://doi.org/10.5558/tfc56021-1>
- Thiffault, N., Roy, V., Prigent, G., & Cyr, G. (2003). La sylviculture des plantations résineuses au Québec. *Le Naturaliste Canadien*, 127(1), 63-80.
- Turcotte, E. (2008). *Sensibilité aux perturbations et microhabitat des orchidées Goodyera en forêt boréale méridionale du Québec* [Mémoire de maîtrise]. Université du Québec à Montréal.
- Van den Brink, P. J., & Braak, C. J. F. T. (1999). Principal response curves : Analysis of time-dependent multivariate responses of biological community to stress. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 18(2), 138-148. <https://doi.org/10.1002/etc.5620180207>
- Vanha-Majamaa, I., Shorohova, E., Kushnevskaya, H., & Jalonen, J. (2017). Resilience of understory vegetation after variable retention felling in boreal Norway spruce forests – A ten-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 393, 12-28.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.040>
- Vepakomma, U., St-Onge, B., & Kneeshaw, D. (2011). Response of a boreal forest to canopy opening : Assessing vertical and lateral tree growth with multi-temporal lidar data. *Ecological Applications*, 21(1), 99-121. <https://doi.org/10.1890/09-0896.1>

- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Moullot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology*, *89*(8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wei, L., Fenton, N. J., Lafleur, B., & Bergeron, Y. (2019). The Combined Role of Retention Pattern and Post-Harvest Site Preparation in Regulating Plant Functional Diversity : A Case Study in Boreal Forest Ecosystems. *Forests*, *10*(11), 1006. <https://doi.org/10.3390/f10111006>
- Weiskittel, A. R., Kenefic, L. S., Li, R., & Brissette, J. (2011). Stand Structure and Composition 32 Years after Precommercial Thinning Treatments in a Mixed Northern Conifer Stand in Central Maine. *Northern Journal of Applied Forestry*, *28*(2), 92-96. <https://doi.org/10.1093/njaf/28.2.92>
- Whitney, G. G. (1986). A demographic analysis of *Rubus idaeus* and *Rubus pubescens*. *Canadian Journal of Botany*, *64*(12), 2916-2921. <https://doi.org/10.1139/b86-385>
- Willson, M. F., & Comet, T. A. (1996). Bird Communities of Northern Forests : Ecological Correlates of Diversity and Abundance in the Understory. *The Condor*, *98*(2), 350-362. <https://doi.org/10.2307/1369153>
- Wilson, M. F. J., O'Connell, B., Brown, C., Guinan, J. C., & Grehan, A. J. (2007). Multiscale Terrain Analysis of Multibeam Bathymetry Data for Habitat Mapping on the Continental Slope. *Marine Geodesy*, *30*(1-2), 3-35. <https://doi.org/10.1080/01490410701295962>
- Zak, D. R., Holmes, W. E., White, D. C., Peacock, A. D., & Tilman, D. (2003). Plant Diversity, Soil Microbial Communities, and Ecosystem Function : Are There Any Links? *Ecology*, *84*(8), 2042-2050. <https://doi.org/10.1890/02-0433>

Zerbe, S. (2002). Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 167(1-3), 27-42.

[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00686-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00686-7)