



BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION DE SOUS-BOIS EN FORÊT BORÉALE
MIXTE, À L'OUEST DU QUÉBEC

Mémoire
présenté
comme exigence partielle
à la maîtrise en écologie

Par
Manon Carboni

Août 2024

REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier ma directrice de recherche Nicole J. Fenton pour son soutien continu tout au long de ce projet. Son écoute, ses conseils et son enthousiasme ont été précieux pour la réalisation de ce projet. Merci également d'avoir partagé ta passion pour les bryophytes. Je tiens également à remercier mon codirecteur Yves Bergeron, pour le partage de ces nombreuses connaissances, ces conseils avisés et son aide. Merci d'avoir partagé votre passion pour la recherche et la forêt avec moi. Je remercie les membres du comité d'encadrement, Sophie Gachet et Xavier Cavard pour leurs critiques constructives qui ont contribué à enrichir ce projet. Ainsi que Maxence Martin et Daniel Kneeshaw pour leur révision finale.

Un grand merci à Danielle Charron et Julie Arsenault pour leur aide précieuse dans l'organisation et la réalisation des travaux de terrain et de laboratoire, ainsi que pour le partage enrichissant de leurs connaissances. Merci à Édouard Fillion pour son aide sur le terrain et à toutes les personnes qui ont réalisé les inventaires des plantes vasculaires. Merci également à Valentina Buttò pour ces précieux conseils en statistiques. Merci également à Danièle Laporte, Marie-Hélène Longpré, Mélissa Lacroix pour leurs soutiens techniques et administratifs ainsi que pour leur dynamisme au sein de l'IRF.

Merci aux partenaires financiers qui ont permis à ce projet d'être réalisé : MITACS et Chantier Chibougamau. Mais également au Centre d'Étude de la Forêt qui par l'octroi de bourses m'a permis de participer à plusieurs conférences. Merci au Fond Céline Saucier.

Merci à tous les membres du laboratoire de bryologie, et pour ces réunions de labo enrichissantes. Finalement, un grand merci à tous mes amis rencontrés pendant cette maîtrise, pour les bons moments passés ensemble. Vous avez rendu cette période vraiment spéciale. Merci à ma famille de m'avoir soutenue à distance. Et merci à toi Alex pour tout ce que tu m'as apporté.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise présente trois parties. La première est une introduction générale portant sur le sujet d'étude. Le chapitre 1 est présenté sous la forme d'un article rédigé en français, il sera par la suite traduit en anglais et soumis à une revue scientifique, avec comme auteur « Manon Carboni, Yves Bergeron et Nicole J. Fenton ». Je suis la principale responsable de l'étude, j'ai collecté les données de la partie plante vasculaire en 2021 et des bryophytes avec l'aide d'assistant de terrain. J'ai également traité et produit les données. L'identification des bryophytes a été faite sous la supervision de ma directrice de recherche et l'aide de Julie Arsenault. J'ai fait la rédaction de cet article. Ma directrice et mon co-directeur de recherche ont contribué à la conception de l'étude et m'ont assisté dans l'interprétation des résultats. Ils ont également révisé de manière critique et constructive le contenu de l'article. Enfin la dernière partie correspond à une conclusion générale de l'étude.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	II
AVANT-PROPOS	III
TABLE DES MATIÈRES	IV
LISTE DES FIGURES.....	VI
LISTE DES TABLEAUX.....	IX
LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS.....	X
RÉSUMÉ	XI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION DE SOUS-BOIS EN FORÊT BORÉALE MIXTE DU NORD-OUEST DU QUÉBEC.....	18
1.1 Introduction.....	18
1.2 Méthodes.....	21
1.2.1 Échantillonnage.....	23
1.2.1.1 Échantillonnage des plantes vasculaires	24
1.2.1.2 Échantillonnage des bryophytes.....	24
1.2.2 Analyse statistique	25
1.2.2.1 Analyse des plantes vasculaires	25
1.2.2.2 Analyse des bryophytes.....	26
1.3 Résultats.....	26
1.3.2 Composition du couvert forestier.....	26
1.3.3 Point de départ des plantes vasculaires : l'inventaire de 1991.....	29
1.3.3.1 La richesse spécifique en 1991	31
1.3.3.2 Le recouvrement des groupes structurels en 1991	32
1.3.4 Évolution de la végétation du sous-bois sur 30 ans	34
1.3.4.1 Évolution de la richesse spécifique sur 30 ans.....	37
1.3.4.2 Évolution du recouvrement des groupes structurels sur 30 ans	39
1.3.5 Résultats des bryophytes.....	43

1.3.5.1	La richesse alpha des bryophytes	45
1.3.5.2	Richesse gamma en fonction des groupes de bryophytes	46
1.4	Discussion	48
1.4.2	Diversité et composition du sous-bois à travers un gradient temporel .	49
1.4.2.1	Succession forestière après feu	49
1.4.2.2	Les épidémies d'insectes.....	51
1.4.2.3	Variabilité stochastique.....	54
1.4.3	Les bryophytes	54
1.4.4	Conclusion	56
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	58
	ANNEXE A - NOMS DES ESPÈCES ET CODE TROUVÉ DANS LA PARTIE PLANTES VASCULAIRES.....	62
	ANNEXE B - ACOMPARAISON DE LA COMPOSITION EN ESPÈCES DES SITES ENTRE 1991 ET 2021	65
	ANNEXE C - RÉSULTAT DE L'ANOVA ET DES EMMEANS POUR LE GROUPE DES FOUGÈRES (FIGURE 9)	72
	ANNEXE D - LISTE DES BRYOPHYTES TROUVÉ	73
	LISTE DE RÉFÉRENCES	77

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Carte montrant les différents sites composant la chronoséquence, utilisée pour cette étude (le site du feu 1964 est manquant)	22
Figure 2 Composition du peuplement forestier pour chaque site de feu au cours du temps, entre 1991 et 2021. Les sites sont indiqués en haut sur l'axe des x et l'année d'inventaire sur l'axe des y à droite. La composition du peuplement forestier est exprimée en pourcentage, elle utilise le nombre de tige comme mesure principale et représente les espèces inventoriées selon leur statut, vivant ou mort (en rayé).....	28
Figure 3 Analyse en Coordonnées Principales effectuée sur les données de recouvrement de l'année d'inventaire 1991. À gauche, les points représentent les 12 quadrats d'inventaire de 1m ² . Les centroïdes de chaque site sont représentés par l'étiquette portant la date du feu. À droite, on retrouve les vecteurs d'espèces qui influencent le plus la PCoA (p.max = 0,005). Le site du feu de 1847 n'est pas représenté puisque les données sont manquantes pour ce site en 1991	30
Figure 4 Résultats de l'ANOVA et <i>emmeans</i> pour la richesse spécifique des quadrats d'inventaire en 1991. Ici, les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du nombre d'espèces par quadrats de 1m ² est présentée par le point noir. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recoupent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$).....	31
Figure 5 Résultats de l'ANOVA et des <i>emmeans</i> pour le recouvrement (en %) moyen de chaque groupe structurel par site en 1991. Les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du recouvrement par site de 1m ² est présentée par les points noirs. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recoupent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$). Le recouvrement dépasse 100 %,	

car plusieurs étages en dessous des 1 mètre de haut sont pris en compte. Mais seules les espèces en dessous de 1m de haut sont prises en compte..... 33

Figure 6 Analyse en Coordonnées Principales (PCoA), effectuée sur toutes les données de recouvrement des plantes vasculaires. Pour une visualisation plus simple, les résultats ont été séparés, chaque carrée montre seulement une année d'inventaire. Les différents sites de feux sont présentés en couleurs. Chaque site à 12 points, qui correspond au 12 quadrats d'inventaire de 1m². Le dernier carré correspond aux vecteurs d'espèces qui influencent le plus la PCoA (p.max = 0,005)..... 35

Figure 7 Variation de la richesse gamma sur 30 ans. La richesse gamma est définie comme le nombre total d'espèces trouvées sur chaque site pour les différentes années d'inventaire. L'axe des abscisses représente les années d'inventaire, l'axe des ordonnées indique le nombre d'espèces trouvé dans chaque site, et les feux sont représentés par différentes couleurs 37

Figure 8 Résultats de l'ANOVA et *emmeans* pour la richesse spécifique (alpha) moyenne de chaque quadrat de 1m² par site et année d'inventaire. Ici, les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du nombre d'espèces par quadrats de 1m² est présentée par le point noir. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recoupent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$) 39

Figure 9 Résultats des ANOVA et des *emmeans* de chaque groupe structurel pour le recouvrement (en %) moyen par année d'inventaire. Les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du recouvrement par site de 1m² est présentée par les points noirs. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recoupent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$). Le recouvrement dépasse 100 %,

car plusieurs étages sont pris en compte. Mais seules les espèces en dessous de 1m de haut sont recensées. L'échelle change en fonction des groupes	42
Figure 10 Analyse en Coordonnées Principales réalisée sur les données d'inventaire des bryophytes. À gauche, les résultats de la PCoA, chaque point correspond à un micro-habitat échantillonné. mh =Microhabitat. Les terricoles des sites de 1760, 1847 et 1944 sont regroupés sous l'ensemble « Terricole ». À droite les espèces qui influencent le plus la PCoA (p.max=0,005).....	44
Figure 11 Résultats du modèle linéaire mixte généralisé et des <i>emmeans</i> pour la richesse alpha. Ici, les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du nombre d'espèces par quadrats de 1m ² est présentée par le point noir. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recourent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$)	46
Figure 12 Richesse gamma représentée par le nombre d'espèces pour chaque groupe fonctionnel (acrocarpes, hépatiques et pleurocarpes) pour chaque type d'habitats (micro-habitat et terricoles) et chaque site de feu	47
Figure 13 Chronologie simplifié des perturbations.....	48

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Nombre d'échantillons récoltés par site et types d'habitat	43
--	----

LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS

FERLD : Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet

m² : mètre carré

PCoA : Analyse en Coordonnées Principales

TBE : Tordeuse des Bourgeons de l'Épinette

RÉSUMÉ

Les plantes vasculaires et les bryophytes de sous-bois représentent une partie importante de la diversité végétale en forêt boréale mixte au Canada. Leur dynamique est influencée par des facteurs tels que les perturbations naturelles, la succession des espèces composant la canopée forestière (chronoséquence) et les variations environnementales à petite échelle. Mais cette végétation joue également un rôle important dans le cycle de l'eau et le cycle des nutriments et participe indirectement à influencer la succession des peuplements forestiers. L'objectif général de cette étude est de comprendre comment la végétation de sous-bois et la diversité des bryophytes évoluent à la suite de perturbations naturelles successives (feux et épidémies d'insectes). Dans une chronoséquence forestière établie sur 260 ans à la forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet au nord-ouest du Québec, un suivi de la végétation de sous-bois a été mené sur 30 années et complété par un inventaire des bryophytes dans les microhabitats et les milieux terricoles. Les principaux résultats soulignent l'impact des changements dans l'ouverture de la canopée résultant de la succession naturelle post-feu et des épidémies d'insectes sur la dynamique des plantes vasculaires du sous-bois en forêt boréale mixte. Toutefois, l'étude révèle des résultats irréguliers par rapport aux attentes habituelles, notamment en ce qui concerne la richesse spécifique moyenne et la composition des communautés végétales. Ces variations sont principalement associées aux épidémies d'insectes qui ont créé des ouvertures dans la canopée, entraînant une augmentation des ressources lumineuses et nutritives dans le sous-bois, favorisant ainsi, dans certains cas, la diversité de la végétation de sous-bois. La diversité des bryophytes davantage influencées par la diversité de microhabitats disponibles tels que le bois mort que par les environnements terricoles. Ces microhabitats sont principalement influencés par l'apport de bois mort lié à la succession naturelle post-feu, et aux épidémies d'insecte. Plus sensible que le couvert arboré, la végétation de sous-bois est donc un très bon indicateur de la sévérité des perturbations secondaires telles que les épidémies d'insectes dans les peuplements forestiers. Cette étude appuie donc l'importance de continuer à étudier les relations complexes qui lient la végétation de sous-bois et les bryophytes à la couverture arborée et à l'historique des perturbations naturelles, pour informer les prises de décisions dans la gestion durable et écosystémique des peuplements forestiers.

Mots-clés : Plantes de sous-bois, Bryophytes, Feux, Épidémies d'insectes, Dynamique forestière.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique. Au Canada, la forêt occupe une place centrale dans de nombreux domaines tels que l'économie, le socioculturel et l'environnement (Gauthier *et al.*, 2008). L'essor de l'industrie forestière au Canada durant le XIX^e siècle l'a solidement ancrée dans l'économie nationale pendant de nombreuses décennies. Au fil des années, les pratiques et connaissances liées à cette industrie ont évolué, mais certaines méthodes d'exploitation forestière peuvent compromettre les fonctions écosystémiques d'une forêt naturelle (Bergeron *et al.*, 2002 ; Gauthier *et al.*, 2008). Une gestion forestière inadéquate peut entraîner des conséquences négatives sur le plan économique, avec une diminution des rendements, et sur le plan écologique, avec des impacts sur la diversité et la dynamique des peuplements, ainsi qu'une perte de biodiversité due à la fragmentation et à la perte d'habitat (Bergeron *et al.*, 2002 ; Gauthier *et al.*, 2008).

Des études scientifiques sur les conséquences des différentes méthodes d'exploitation forestière ont permis l'établissement de lois et de réglementations visant à encadrer ces pratiques et à les rendre plus durables. L'aménagement écosystémique a émergé comme un principe fondamental pour le développement durable de l'économie et la préservation de la biodiversité. Gauthier *et al.*, (2008) définissent l'aménagement écosystémique comme une pratique visant à maintenir la viabilité et la résilience des écosystèmes, tout en minimisant l'écart entre les forêts aménagées et non aménagées. Ce concept est au cœur de la *Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier* (L.R.Q., c. A-18.1), entrée en vigueur le 1^{er} avril 2013, visant à assurer la persistance des multiples fonctions de l'écosystème forestier à long terme. De plus, cette loi préconise une gestion intégrée des ressources et du territoire forestier, impliquant différentes parties prenantes (L.R.Q., c. A-18.1, chapitre 1), et vise à encadrer l'aménagement en forêt privée tout en contrôlant les opérations dans les forêts du domaine de l'État.

Pour mettre en place un plan d'aménagement écosystémique concret et efficace, une connaissance approfondie de la dynamique naturelle de l'écosystème concerné est essentielle. L'aménagement écosystémique s'inspire en partie des perturbations naturelles telles que les feux ou les épidémies d'insectes, qui sont considérées comme le moteur de la dynamique forestière (Gauthier *et al.*, 2008). Ces perturbations créent une mosaïque diversifiée de peuplements forestiers, affectant à la fois le peuplement, mais aussi le sous-bois, en augmentant la disponibilité des ressources nécessaires aux plantes du sous-bois (De Grandpré *et al.*, 1993).

Moins étudiée que les peuplements forestiers, la végétation de sous-bois joue néanmoins un rôle crucial dans l'écosystème de la forêt boréale (Nilsson & Wardle, 2005 ; Hart & Chen, 2006 ; Gilliam, 2014) avec une participation importante dans le fonctionnement et les services écosystémiques (Hart & Chen, 2006 ; Cavard *et al.*, 2011b ; Gilliam, 2014). En plus d'être une source importante de biodiversité (Gilliam & Roberts, 2003 ; Bergeron & Fenton, 2012), la strate de sous-bois sert d'indicateur permanent de la sévérité des perturbations (Gilliam, 2014). Comprendre comment ces perturbations naturelles agissent sur le sous-bois, comment il évolue et se régénère après plusieurs perturbations, permet d'appliquer ces connaissances dans l'industrie forestière, assurant ainsi un aménagement écosystémique durable.

État des connaissances. Forêt boréale - mixte. La zone boréale canadienne qui s'étend d'est en ouest du pays couvre environ 28 % du territoire (Brandt, 2009). Avec environ 270 millions d'hectares de forêt et 39 millions d'hectares d'autres terres boisées, le Canada abrite une vaste diversité biologique et génétique, jouant un rôle crucial sur Terre que ce soit pour les écosystèmes ou bien pour les êtres humains (Brandt *et al.*, 2013 ; Andrew *et al.*, 2014). La forêt boréale abrite et préserve une part significative de la diversité biologique et génétique des organismes vivants (Brandt *et al.*, 2013 ; Andrew *et al.*, 2014). De plus, elle contribue activement au cycle du carbone en

séquestrant une part importante du carbone atmosphérique (Brandt *et al.*, 2013 ; Andrew *et al.*, 2014). Parallèlement, la forêt boréale offre de nombreux biens et services, notamment en contribuant activement au cycle de l'eau et des nutriments (Brandt *et al.*, 2013 ; Andrew *et al.*, 2014), et en fournissant des matières premières renouvelables (Brandt, 2009 ; Brandt *et al.*, 2013). La forêt boréale du Canada et la zone boréale en général sont essentielles à l'économie nationale en raison du bois d'œuvre et des produits forestiers non ligneux qu'elles offrent, des ressources minérales et énergétiques et du potentiel hydroélectrique de ses rivières régionales (Brandt, 2009 ; Brandt *et al.*, 2013). Enfin, elle constitue une source de nourriture et de matières premières renouvelables à l'usage des humains (Brandt, 2009).

Dans le biome boréal canadien se trouve le sous-domaine bioclimatique thermoboréal (Brandt, 2009), qui correspond à la forêt boréale mixte, dont une partie se trouve au Québec. Cette forêt présente un paysage composé d'une mosaïque de peuplement forestier avec une dominance variable de feuillus et conifères. Cette diversité est le résultat de multiples facteurs, tels que les variations climatiques, topographiques et édaphiques favorables, ainsi que des perturbations agissant à différentes échelles dans le peuplement forestier et les conditions initiales du peuplement (MacDonald, 1995 ; Chen & Popadiouk, 2002). Ces conditions favorisent le développement d'un peuplement où différents types d'arbres prédominent successivement dans la canopée en fonction des conditions locales (MacDonald, 1995). Généralement dominés par le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) ou le bouleau blanc (*Betula papyrifera*) dans les premiers stades de succession, puis l'épinette noire (*Picea mariana*) ou l'épinette blanche (*Picea glauca*) dans les stades intermédiaires de succession, et le sapin baumier (*Abies balsamea*) dans les stades tardifs de succession. De ce fait, la forêt boréale mixte est considérée comme l'écosystème forestier le plus diversifié et le plus productif de la forêt boréale Nord-Américaine (Chen & Popadiouk, 2002 ; MacDonald, 1995).

Dynamique forestière. La dynamique des peuplements forestiers se définit par les changements dans la structure du peuplement pendant et après une perturbation (Olivier & Larson, 1996). En forêt boréale mixte, comme différentes espèces sont impliquées dans la succession forestière, cette définition peut être élargie pour inclure les changements dans la composition en espèces au cours du temps (Chen & Popadiouk, 2002). Généralement, les peuplements forestiers passent par quatre stades distincts : l'initiation du peuplement, l'exclusion des tiges, la transition de la canopée et la dynamique des trouées (Chen & Popadiouk, 2002). Cependant, cette vision peut être considérée comme réductrice pour décrire la dynamique des vieilles forêts, car elle ne prend pas en compte leur nature complexe, multifactorielle et multidimensionnelle (Martin *et al.*, 2023). En effet, dans des paysages naturellement dominés par les vieilles forêts, comme c'est le cas en forêt boréale mixte au Québec, les trois premières phases ne représentent qu'une minorité de la dynamique naturelle de ces forêts. La phase de "dynamique des trouées" ne peut pas résumer et capturer pleinement la complexité des perturbations (nature, sévérité, fréquence) et des processus qui caractérisent la dynamique des vieilles forêts (Martin *et al.*, 2023). Chaque phase de cette dynamique forestière est influencée par divers facteurs, comme les conditions initiales du peuplement, les interactions biotiques et abiotiques, et les perturbations (Chen & Popadiouk, 2002). Ainsi en fonction de ces différents éléments, le développement des peuplements de forêt boréale mixte peut suivre plusieurs trajectoires (Bergeron *et al.*, 2014).

Les perturbations, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique, contribuent largement à cette dynamique. Les perturbations sont généralement caractérisées par deux éléments distincts : leur intensité et leur sévérité (Weber & Flannigan, 1997). L'intensité correspond à la force physique de la perturbation, par exemple, pour le feu, elle peut être mesurée en termes de superficie brûlée et de la durée des incendies (Rowe & Scotter, 1973 ; Keeley, 2012). La sévérité représente l'impact et l'effet de la perturbation sur les organismes touchés, comme le pourcentage de mortalité des arbres (Rowe & Scotter, 1973 ; Keeley, 2012).

En forêt boréale mixte, les perturbations naturelles majeures sont les feux, les épidémies d'insectes telles que la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clemens), et les chablis. Cependant, l'impact de ces perturbations sur les peuplements forestiers et le sous-bois varie considérablement. Chaque perturbation possède son propre régime, défini par sa fréquence, sa sévérité, son étendue et son cycle (Chabot *et al.*, 2009). Ces perturbations contribuent à la création d'une mosaïque au sein du peuplement, présentant une variabilité d'espèces dans sa composition.

- **Les feux de forêt**

En région boréale, les feux de forêt constituent la première perturbation naturelle majeure (Johnson, 1996 ; Bergeron *et al.*, 2001). L'impact du feu sur la forêt dépend en partie de sa sévérité et de sa fréquence (Bowman *et al.*, 2009). En général, ils affectent directement le peuplement, le sous-bois et ses composants, provoquant souvent une mortalité instantanée et hétérogène (Bergeron & Fenton, 2012). Les feux exercent une influence significative sur la structure, la composition et la distribution des peuplements et des végétaux (Weber & Flannigan, 1997 ; Bowman *et al.*, 2009 ; Kneeshaw *et al.*, 2011). En ce qui concerne le sous-bois, les feux influencent les mécanismes de régénération et de succession, ainsi que la composition (Rowe, 1983).

Le régime des feux varie en fonction de divers facteurs biotiques et abiotiques, déterminés en partie par la structure et la composition du paysage, ainsi que par le climat (Bergeron *et al.*, 2001). Selon le régime de feu, les espèces qui dominent le paysage diffèrent (Bergeron, 2000). Un cycle de feu long favorise la dominance d'espèces à succession tardive (Bergeron, 2000), laisse de la place aux autres perturbations naturelles secondaires qui sont moins sévères et moins intenses, telles que les épidémies de tordeuses des bourgeons d'épinette ou les événements de chablis. Ces perturbations secondaires auront un impact plus important à court terme sur le

peuplement forestier et la végétation de sous-bois que les feux, si le cycle de ces derniers s'allonge (Bergeron & Fenton, 2012).

Après une perturbation par le feu qui remplace totalement ou partiellement un peuplement forestier, différents stades de succession se produiront au cours du temps (Chen & Popadiouk, 2002). Les peuplements des forêts boréales mixtes, selon Chen & Popadiouk (2002), se caractérisent par quatre stades de succession : initiation du peuplement, exclusion des tiges, transition de la canopée et dynamique des trouées. Au cours de ces stades, l'établissement des espèces varie en fonction de leurs caractéristiques (compétition, tolérance à l'ombre, etc.), générant divers patrons de succession pouvant être étudiés par la méthode des chronoséquences. Au Québec, le peuplier faux-tremble, le bouleau à papier et le pin gris sont souvent les espèces pionnières après un feu en raison de leur croissance rapide et de leurs affections pour la lumière. S'installent ensuite les résineux, en fonction de leur longévité, et de la disponibilité des semences.

- **La Tordeuse des bourgeons de l'épinette et la livrée des forêts**

Après les feux, la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) est la deuxième perturbation naturelle en forêt boréale mixte (Morin *et al.*, 1993). La TBE est un insecte défoliateur qui cible principalement les conifères, en particulier le sapin baumier, puis l'épinette blanche et l'épinette noire dans une moindre mesure (Morin *et al.*, 2008). Les peuplements matures, en particulier ceux dominés par le sapin baumier, sont les plus vulnérables, tandis que des conifères présents dans des peuplements de feuillus sont rarement touchés par cet insecte (Bergeron *et al.*, 1995).

Lors d'une épidémie, la mort des arbres au sein d'un peuplement ne survient pas au même moment dépendamment de la sévérité avec laquelle il est touché, cette variation de mortalité entraîne alors la création d'une dynamique de trouée dans le peuplement

forestier (Kneeshaw & Bergeron, 1999). Ces trouées vont créer des puits de lumière dans le sous-bois et diminuer la compétition pour la ressource à l'endroit où elles se sont produites (De Grandpré *et al.*, 1993). Certains semis ou gaulis vont en profiter pour accroître leur vitesse de croissance. Ainsi la TBE participe activement à la formation d'une mosaïque de peuplement forestier (Morin *et al.*, 2008 ; Kneeshaw & Bergeron, 1999). Les épidémies de TBE influencent la composition et la structure forestière à différentes échelles spatiales et temporelles en fonction de leurs fréquences et sévérités (Pickett *et al.*, 1989).

Un allongement du cycle des feux entraîne la formation d'un paysage forestier contenant davantage de vieilles forêts, où la présence du sapin baumier est importante (Bergeron & Dansereau, 1993). En conséquence, dans ces conditions, le taux de mortalité des arbres, en particulier celui du sapin baumier, pourrait augmenter pendant une épidémie (Bergeron & Leduc, 1998). En effet, le taux de mortalité général des arbres est directement lié à la présence du sapin baumier, montrant une augmentation de sa mortalité dans les peuplements où il domine, tandis qu'il semble être plus résistant lorsqu'il est mélangé à des feuillus (Bergeron & Leduc, 1998).

En plus de la TBE, la forêt boréale mixte fait face à un autre insecte défoliateur, la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hübner), qui est un autre perturbateur important des forêts mixtes et de feuillus en Amérique du Nord (Witter, 1979). En forêt boréale mixte, la livrée des forêts affecte majoritairement les peuplements en début de succession, puisque sa cible principale est le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) (Witter, 1979). Lorsque des épidémies surviennent, elles jouent un rôle important dans l'ouverture de la canopée, en particulier dans les peuplements de début de succession, principalement composés de peupliers faux-trembles (Moulinier *et al.*, 2011).

La végétation de sous-bois. La végétation de sous-bois qui comprend ici les plantes vasculaires et invasculaires, comme les bryophytes jouent un rôle crucial dans la forêt boréale (Nilsson & Wardle, 2005 ; Hart & Chen, 2006 ; Gilliam, 2014). Souvent considérée comme le « moteur » de cet écosystème (Nilsson & Wardle, 2005), la végétation de sous-bois contribue activement au fonctionnement et aux services écosystémiques (Hart & Chen, 2006 ; Gilliam, 2014). Elle est impliquée dans le cycle et la séquestration du carbone et dans celui des nutriments, en raison de son taux de renouvellement plus élevé que celui de la canopée (Gilliam, 2014 ; Cavard *et al.*, 2011a). Elle constitue une source de nourriture et offre un habitat essentiel pour la faune et les macro-invertébrés (Hart & Chen, 2006). En plus de ses nombreuses fonctions écosystémiques, la végétation de sous-bois exerce une influence directe et indirecte sur la succession et la structure de la canopée (Messier *et al.*, 1998 ; Macdonald & Fenniak, 2007). Elle peut ainsi restreindre l'établissement des arbres dans les peuplements en modifiant les conditions microclimatiques où les semis s'établissent, tout en rivalisant avec eux pour l'accès aux différentes ressources (Hart & Chen, 2006 ; Macdonald & Fenniak, 2007).

La végétation de sous-bois se distingue également comme la composante la plus diversifiée de la forêt boréale (Gilliam & Roberts, 2003), en raison de la présence de plantes invasculaires, telle que les bryophytes (Fenton & Bergeron, 2013). Elles sont d'ailleurs la principale couche de végétation terrestre dans la forêt boréale (Bond-Lamberty & Gower, 2007 ; Fenton & Bergeron, 2011 ; Fenton & Bergeron, 2013).

La végétation de sous-bois est sous l'influence de plusieurs paramètres au cours du temps (Chipman & Johnson, 2002). Sa composition et sa diversité sont notamment influencées par divers facteurs, le principal étant la structure et la composition du peuplement forestier (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Légaré *et al.*, 2002). Des éléments tels que le type de substrat, ainsi que la disponibilité en nutriments et en lumière influencent également cette végétation (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Kumar *et al.*, 2018b). Un autre

paramètre important est le temps écoulé depuis la dernière perturbation naturelle, puisque celle-ci affecte le peuplement forestier et donc la végétation de sous-bois (De Grandpré *et al.*, 1993). Ainsi la végétation du sous-bois est dynamique et évolue au fil du temps en fonction de ces paramètres (Chipman & Johnson, 2002).

- **Composition et influence du couvert forestier sur le sous-bois**

Dans les forêts boréales mixtes, la dominance variable de conifères ou de feuillus crée une mosaïque de peuplements dans le paysage forestier (Hart & Chen, 2006) et donc une mosaïque de canopées (Chávez & Macdonald, 2010). Ce mélange d'espèces crée des conditions environnementales hétérogènes au sous-bois. L'influence et l'accès aux différentes ressources telles que la lumière, l'eau, les éléments nutritifs ou les propriétés de la litière varient selon le type de peuplement forestier (Légaré *et al.*, 2002 ; Barbier *et al.*, 2006). Cela favorise l'établissement de diverses plantes de sous-bois, chaque espèce étant liée à une espèce spécifique de la canopée (Cavard *et al.*, 2011b).

Les couverts composés majoritairement de feuillus offrent des conditions environnementales plus avantageuses aux plantes vasculaires, avec une diversité plus élevée (Légaré *et al.*, 2002). Le sous-bois reçoit plus de lumière sous les feuillus, surtout lors de leur phase de défeuillaison (Messier *et al.*, 1998). De plus, ces arbres produisent une litière riche en nutriments, qui se décompose plus rapidement que celle des conifères, favorisant ainsi les cycles des éléments nutritifs du sol (Paré & Bergeron, 1996 ; Légaré *et al.*, 2001 ; Cote *et al.*, 2000). Cette litière a également un pH plus élevé, augmentant ainsi la fertilité du sol (Paré & Bergeron, 1996).

En revanche, un couvert composé majoritairement de conifères est moins favorable aux plantes vasculaires (Légaré *et al.*, 2002 ; Barbier *et al.*, 2006), principalement en raison d'une canopée plus dense, qui transmet moins de lumière, et d'une litière plus acide qui abaisse le pH du sol, réduisant ainsi la disponibilité des nutriments (Chávez &

Macdonald, 2010 ; Macdonald & Fenniak, 2007). Cependant, ces couverts à dominance de conifères sont les plus propices aux développements des communautés de bryophytes (Barbier *et al.*, 2006). Les bryophytes sont affectées négativement par l'abondance des feuillus (Légaré *et al.*, 2002 ; Kumar *et al.*, 2018b) puisque la litière que les feuillus produisent peut constituer une barrière physique à leurs développements (Beatty & Scholes, 1988). Ainsi, en fonction de la structure et de la composition du couvert forestier, la présence et le développement des communautés végétales du sous-bois varient (Chen *et al.*, 2004).

- **Dynamique de la végétation du sous-bois**

À mesure que le peuplement forestier évolue dans la succession, les espèces d'arbres changent, modifiant ainsi l'environnement pour les plantes du sous-bois. Par conséquent, l'accès aux différentes ressources par les plantes de sous-bois sera différent. Par exemple, la disponibilité et l'hétérogénéité de la lumière atteignant le sous-bois varient en fonction des espèces d'arbres, car chaque essence crée des conditions différentes de la canopée (Cavard *et al.*, 2011a).

- **Colonisation**

Après une perturbation majeure telle que le feu, le peuplement forestier recommence au stade initial de succession forestière. À ce stade, le milieu offre une forte disponibilité en ressources nécessaires à la croissance des plantes vasculaires telles que la lumière et les éléments nutritifs abondant, le tout dans un espace pratiquement dépourvu de compétition (Kumar *et al.*, 2018a). À la suite d'un incendie, les caractéristiques du sol changent radicalement, l'épaisseur du tapis forestier est réduite, augmentant ainsi la disponibilité des éléments nutritifs du sol (Brais *et al.*, 2000), ce

qui rend les sols plus riches et favorise le développement des plantes vasculaires du sous-bois.

Ainsi, la couverture végétale du sous-bois augmente rapidement, atteignant pratiquement une couverture continue en quelques années (De Grandpré *et al.*, 1993). Cette couverture végétale atteint son maximum au cours des vingt premières années après un feu (De Grandpré *et al.*, 1993). La diversité maximale des plantes vasculaires est atteinte au cours des quarante années suivant la perturbation par le feu (Hart & Chen, 2006).

- **Fermeture de la canopée**

Le développement du peuplement entraîne progressivement la fermeture de la canopée, engendrant des modifications des conditions abiotiques du site (De Grandpré *et al.*, 1993). La principale modification concerne la disponibilité en lumière, qui diminue considérablement (Macdonald & Fenniak, 2007). Lorsque la canopée est fermée, la lumière doit traverser trois couches successives (canopée, arbustes et herbacées) pour atteindre le sol. Ainsi, la lumière atteignant le sol forestier est estimée entre 2 à 5,6 % de la lumière incidente (Hart & Chen, 2006). Des modifications surviennent également dans les caractéristiques du sol. Plus le temps après le feu augmente, plus la disponibilité des éléments nutritifs du sol diminue et le pH devient acide (Paré & Bergeron, 1995 ; Hart & Chen, 2008). Cela résulte du fait que les éléments nutritifs sont progressivement immobilisés dans des composés organiques (Paré & Bergeron, 1995) et que les conifères augmentent dans le peuplement (Roberts, 2004). Ces changements abaissent la fertilité du sol. Enfin, les peuplements plus anciens présentent une quantité plus importante de débris ligneux grossiers (Hély *et al.*, 2000 ; Cole *et al.*, 2008), contribuant à la diversité biologique en offrant des habitats essentiels pour diverses espèces, tels que les bryophytes (Cole *et al.*, 2008).

Ces changements ont des répercussions sur les plantes vasculaires et les bryophytes. Les espèces de début de succession sont rapidement remplacées par des espèces tolérantes à l'ombre et à faibles besoins nutritifs, qui deviennent dominantes (De Grandpré *et al.*, 1993). Parmi elles se trouvent les bryophytes, dont la présence augmente en raison des conditions plus propices, mais également en raison de leur temps d'établissement plus long (DeLuca *et al.*, 2002 ; Zackrisson *et al.*, 2004). En revanche, la diversité des communautés de plantes vasculaires décline au cours des deux cents années suivant un feu (De Grandpré *et al.*, 1993), car elle tolère moins ces nouvelles conditions.

- **Impact des perturbations mineures**

Lorsque la succession forestière d'un peuplement avance dans le temps, des perturbations secondaires causées par des épidémies d'insectes défoliateurs, des chablis, ou tout simplement le dépérissement du couvert végétal sont susceptibles de se produire (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Bouchard *et al.*, 2006 ; De Grandpré *et al.*, 2018). Lorsque l'intervalle entre les feux s'étend, ces perturbations deviennent de plus en plus cruciales dans le contrôle de la dynamique forestière (De Grandpré *et al.*, 2000). Ces perturbations jouent un rôle essentiel dans la dynamique forestière, le maintien et la régénération de la diversité végétale du sous-bois, ainsi qu'à la résilience des vieilles forêts (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Martin *et al.*, 2019). Leur impact est d'autant plus important pour les vieux peuplements de la forêt boréale (Martin *et al.*, 2019). En créant des ouvertures dans la canopée forestière, ces perturbations augmentent la disponibilité des ressources lumineuses et nutritives tout en éliminant certaines espèces dominantes compétitives (De Grandpré *et al.*, 1993). Elles permettent ainsi une coexistence entre les espèces à successions hâtives et tardives, et augmentent temporairement la diversité végétale dans les vieux peuplements (De Grandpré & Bergeron, 1997). Un régime de perturbations secondaires génère des impacts variés principalement à travers le paysage

des vieilles forêts, en raison de l'hétérogénéité spatiale et de la diversité structurelle des peuplements touchés (Martin *et al.*, 2019). Par exemple l'impact de ces ouvertures varie en fonction de leur taille. Les trouées de petite taille n'augmenteront pas significativement la disponibilité en lumière, mais elles accentueront les précipitations par égouttement, favorisant ainsi la croissance des bryophytes (Økland *et al.*, 1999).

Les bryophytes. Bien que les bryophytes soient d'avantage présentes en fin de succession forestière lorsque la canopée est fermée (DeLuca *et al.*, 2002 ; Zackrisson *et al.*, 2004), les bryophytes vont tout de même jouer un rôle essentiel dans les trajectoires de succession végétale d'après feux (Johnstone *et al.*, 2010). En effet, la présence de certaines bryophytes en début de succession va permettre une préparation du sol pour l'établissement futur de plantes vasculaires et de semis d'arbres. Plus précisément, elles vont contrôler la composition des communautés végétales en inhibant la germination de certaines semences tout en favorisant la réussite d'autres espèces d'arbres boréaux (Johnstone *et al.*, 2010). De plus les bryophytes sont impliquées dans de nombreuses fonctions écosystémiques, en particulier dans le cycle de l'eau, où elles participent activement à sa filtration et à sa rétention (Turetsky *et al.*, 2012). Elles sont également impliquées dans le cycle du carbone et de l'azote, dans la thermorégulation du sol, la production et la décomposition de la litière et enfin elles servent d'habitat pour la faune macro-invertébré (DeLuca *et al.*, 2002 ; Bond-Lamberty & Gower, 2007 ; Lindo & Gonzalez, 2010 ; Turetsky *et al.*, 2012).

En raison de la présence de plantes invasculaires telles que les bryophytes (Fenton & Bergeron, 2013), la végétation de sous-bois se distingue comme la composante la plus diversifiée de la forêt boréale (Gilliam & Roberts, 2003). Les bryophytes représentent d'ailleurs la principale couche de végétation terrestre (Bond-Lamberty & Gower, 2007 ; Fenton & Bergeron, 2011 ; Fenton & Bergeron, 2013).

Une grande partie de leur présence est due aux microhabitats que l'on retrouve dans le sous-bois de la forêt boréale (Fenton & Bergeron, 2008 ; Cole *et al.*, 2008) et qui sont généralement plus abondants dans les vieilles forêts (Martin *et al.*, 2021a). La diversité des microhabitats dans l'écosystème forestier est cruciale, car elle augmente la diversité des communautés de bryophytes, qui sont plus variées dans les peuplements avec une grande quantité et variété de microhabitats (Mills & Macdonald, 2004 ; Fenton & Frego, 2005 ; Fenton & Bergeron, 2008 ; Cole *et al.*, 2008). La diversité des espèces d'arbres dans le peuplement est souvent associée à une plus grande diversité de microhabitats (Cavard *et al.*, 2011b). Parmi ces microhabitats, les débris ligneux ou le bois mort sont des substrats particulièrement favorables pour certaines espèces de bryophytes en raison des conditions environnementales (dont l'humidité) qu'ils offrent (Mills & Macdonald, 2005). Les bryophytes y sont souvent plus diversifiées et abondantes (Mills & Macdonald, 2005). En outre, d'autres facteurs tels que le type de substrat, la litière et le pH peuvent également influencer la présence des bryophytes (Mills & Macdonald, 2004). Ainsi, la variété des microhabitats au sein d'une forêt favorise la biodiversité des bryophytes, contribuant à la richesse globale de l'écosystème forestier.

Les chronoséquences. Les chronoséquences sont définies comme des ensembles de sites formés avec les mêmes matériaux ou substrats et soumis aux mêmes conditions abiotiques, mais qui diffère dans le temps, par l'âge ou leur stade de développement à partir de leur formation (Walker *et al.*, 2010). C'est une méthode indirecte couramment utilisée pour étudier la dynamique temporelle des communautés végétales après une perturbation naturelle (Walker *et al.*, 2010). Cette approche est appropriée pour les études de la succession des peuplements forestiers sur de longues échelles de temps, en supposant que les sites d'âges différents suivent une trajectoire relativement prédictive et linéaire, peu diversifiée et assez peu perturbée (Walker *et al.*, 2010). Les avantages

de cette méthode résident dans sa capacité à permettre des études sur de longues périodes, souvent étendues sur plusieurs décennies, et à couvrir un territoire d'étude assez vaste (Pickett, 1989 ; Walker *et al.*, 2010). Elle est bien adaptée pour mesurer des caractéristiques végétales telles que la couverture, la structure de la végétation ou la richesse en espèces, qui ont tendance à évoluer de manière prédictive et linéaire dans le temps.

Ce dernier point peut également représenter une des limites de l'utilisation de cette méthode. En effet, certains auteurs critiquent cette démarche soulignant le manque de preuve sur le fait que les successions forestières suivent la même trajectoire. Notamment Taylor et Chen (2011), montrent dans leur étude qu'en l'absence prolongée de feux, les peuplements avec une composition similaire à l'étage dominant peuvent connaître de diverses voies de succession. De plus, respecter tous les concepts de la chronoséquence et s'assurer que les forêts étudiées suivent une succession linéaire est essentiel, mais difficile à garantir (Walker *et al.*, 2010). Pickett (1989), souligne la difficulté d'obtenir des détails précis sur la succession à l'échelle d'un peuplement en raison de l'assemblage en mosaïque. Johnson et Miyanishi (2008), mettent en garde contre une utilisation abusive des chronoséquences dans l'étude de la succession végétale, qui entraînerait des interprétations erronées des modèles de dynamique ou des processus écologiques. Bien que les chronoséquences puissent être utiles pour étudier la succession forestière, il est essentiel de les utiliser avec prudence et de les compléter avec d'autres approches, afin d'obtenir une compréhension plus précise des dynamiques et des processus écologiques qui se déroulent en forêt.

Objectifs. L'objectif principal de l'étude était d'analyser les mécanismes des changements qui se produisent dans la végétation du sous-bois en forêt boréale mixte après des perturbations naturelles dans une chronoséquence qui couvre 260 ans (Bergeron & Dansereau, 1993; Bergeron, 2000). Plus précisément, il vise à déterminer

les mécanismes qui entraînent ces changements au cours du temps dans des sites de différents temps depuis le feu. À savoir que la végétation de sous-bois étudiée ici correspond aux plantes vasculaires ainsi qu'aux bryophytes. Ce projet comporte trois sous objectifs :

- a. déterminer les différentes modifications survenues dans la composition des plantes vasculaires au cours des 30 dernières années,
- b. vérifier si le patron trouvé lors des 30 dernières années avec un inventaire à long terme de la végétation de sous-bois suit le même patron observé dans la succession forestière de 260 ans (Leduc *et al.*, 2021),
- c. inventorier les bryophytes sur des sites avec des perturbations par le feu varier et sur deux échelles d'habitats (microhabitat et terricoles).

Hypothèses. L'hypothèse principale formulée pour la succession des plantes herbacées suggère que le schéma devrait suivre celui de la succession du couvert arborescent, avec une transition des plantes exigeantes en lumière en début de succession vers des plantes tolérantes à l'ombre au fil du temps (Bergeron & Fenton, 2012). Entre les sites, la succession de la végétation de sous-bois devrait être similaire, où les sites plus jeunes (peuplement feuillu) tendront à évoluer vers la composition des sites plus anciens (peuplement coniférien).

Toutefois, les sites affectés par des perturbations secondaires comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) pourraient présenter des variations au niveau de la succession végétale. Les ouvertures créées dans la canopée par la TBE peuvent influencer la succession et la dynamique forestière et par conséquent le sous-bois (Gauthier *et al.*, 2008 ; Kneeshaw & Bergeron, 1999).

Concernant les bryophytes, leurs présences et leurs diversités devraient être plus marquées dans les peuplements les plus anciens, en raison de leur temps d'établissement plus long (DeLuca *et al.*, 2002 ; Zackrisson *et al.*, 2004). De plus, les peuplements anciens, caractérisés par une composition majoritairement coniférienne, offrent des conditions environnementales plus propices au développement des bryophytes (Barbier *et al.*, 2006), dont la présence de microhabitat diversifié et plus abondant. En effet, la diversité des bryophytes est également associée à la présence de divers microhabitats (Mills & Macdonald, 2004).

1. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION DE SOUS-BOIS EN FORÊT BORÉALE MIXTE DU NORD-OUEST DU QUÉBEC.

Manon Carboni, Yves Bergeron, Nicole J. Fenton

1.1 Introduction

Moins étudiée que la strate arborescente des peuplements forestiers, la végétation de sous-bois joue néanmoins un rôle crucial dans l'écosystème de la forêt boréale (Nilsson & Wardle, 2005 ; Hart & Chen, 2006 ; Gilliam, 2014). Souvent considérée comme le « moteur » de cet écosystème (Nilsson & Wardle, 2005), la végétation de sous-bois contribue activement au fonctionnement et aux services écosystémiques (Hart & Chen, 2006 ; Gilliam, 2014). Elle est impliquée dans le cycle et la séquestration du carbone et dans celui des nutriments, en raison de son taux de renouvellement plus élevé que celui de la canopée (Gilliam, 2014 ; Cavard *et al.*, 2011a). Elle constitue une source de nourriture et offre un habitat essentiel pour la faune (Hart & Chen, 2006). En plus de ses nombreuses fonctions écosystémiques, la végétation de sous-bois exerce une influence directe et indirecte sur la succession et la structure de la canopée (Messier *et al.*, 1998 ; Macdonald & Fenniak, 2007). Elle peut ainsi restreindre l'établissement des arbres dans les peuplements en modifiant les conditions microclimatiques où les semis s'établissent, tout en rivalisant avec eux pour l'accès aux différentes ressources (Hart & Chen, 2006 ; Macdonald & Fenniak, 2007).

La végétation de sous-bois se distingue également comme la composante la plus diversifiée de la forêt boréale (Gilliam & Roberts, 2003), en raison de la présence de plantes vasculaires telle que les bryophytes (Fenton & Bergeron, 2013). Elles sont d'ailleurs la principale couche de végétation terrestre (Bond-Lamberty & Gower, 2007 ; Fenton & Bergeron, 2011 ; Fenton & Bergeron, 2013). Les bryophytes sont impliquées dans de nombreuses fonctions écosystémiques, en particulier dans le cycle de l'eau, où elles participent activement à sa filtration, dans la thermorégulation du sol et servent également de lit pour les semis des plantes vasculaires (Turetsky *et al.*, 2012).

La végétation de sous-bois, dynamique et en constante évolution, est soumise à l'influence de plusieurs paramètres au cours du temps (Chipman & Johnson, 2002). Sa composition et sa diversité sont notamment façonnées/ influencées par divers facteurs, le principal étant la structure et la composition du peuplement forestier (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Légaré *et al.*, 2002). Des éléments tels que le type de substrat, ainsi que la disponibilité en nutriments et en lumière influencent également cette végétation (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Kumar *et al.*, 2018b). Un autre paramètre important est le temps écoulé depuis la dernière perturbation naturelle, puisque celle-ci affecte le peuplement forestier et donc la végétation de sous-bois (De Grandpré *et al.*, 1993).

Une partie sud de la forêt boréale est caractérisée par la présence de peuplements mixtes, où il y a une co-dominance d'arbre feuillu et de conifères (Bergeron *et al.*, 2004 ; Saucier *et al.*, 2009). La dynamique de cette forêt est principalement contrôlée par les perturbations naturelles. Les feux de forêt sont la première perturbation naturelle (Bergeron *et al.*, 2001), influençant la biodiversité, la structure, la composition et la distribution des peuplements forestiers ainsi que la végétation de sous-bois (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Weber & Flannigan, 1997 ; Bowman *et al.*, 2009 ; Kneeshaw *et al.*, 2011). Le régime de feu, déterminé par des facteurs biotiques et abiotiques, impacte la dominance des espèces et la fréquence des perturbations naturelles secondaires (Bergeron *et al.*, 2001). Après une perturbation par le feu, la forêt boréale mixte passe par des stades de succession allant d'une dominance de feuillus à des peuplements majoritairement conifériens (Chen & Popadiouk, 2002). Dans l'ouest de la forêt boréale mixte du Québec, le cycle de feu montre des fréquences et amplitudes faibles (Bergeron & Fenton, 2012), créant une mosaïque forestière avec un âge moyen depuis le dernier feu de 140 ans (Bergeron *et al.*, 2004).

Les épidémies d'insecte telles que la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE ; *Choristoneura fumiferana* Clemens) (Morin *et al.*, 1993) sont la deuxième perturbation naturelle. Cet insecte défoliateur cible principalement le sapin baumier (*Abies*

balsamea) (Morin *et al.*, 2008). Les épidémies de TBE influencent la composition et la structure forestière, créant des dynamiques de trouées et une mosaïque de peuplements (Kneeshaw & Bergeron, 1999 ; Morin *et al.*, 2008). Un allongement du cycle des feux favorise un paysage forestier plus ancien dominé par le sapin baumier, rendant ainsi les peuplements forestiers plus vulnérables à ces épidémies (Bergeron & Dansereau, 1993 ; Bergeron & Leduc, 1998). En plus de la TBE, la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hübner), un autre insecte défoliateur, cible le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), contribuant également à l'ouverture de la canopée dans les peuplements feuillus (Moulinier *et al.*, 2011).

L'objectif principal de l'étude était d'analyser les mécanismes des changements dans la végétation de sous-bois en forêt boréale mixte après des perturbations naturelles, dans une chronoséquence établie de 260 ans (Bergeron & Dansereau, 1993 ; Bergeron, 2000). Plus précisément, de i) déterminer les différentes modifications survenues dans la composition des plantes vasculaires au cours des 30 dernières années, ii) vérifier si le patron trouvé lors des 30 dernières années avec un inventaire à long terme suit le patron observé dans la succession forestière de 260 ans (Leduc *et al.*, 2021) et iii) inventorier les bryophytes sur des sites touchés par le feu à différents moments dans le temps, en considérant deux types d'habitats (microhabitat et terricole). Les hypothèses initiales suggéraient que la succession des plantes de sous-bois refléterait celle de la canopée, passant des espèces exigeantes en lumière à celles adaptées à l'ombre (Bergeron & Fenton, 2012). Les épidémies d'insectes telles que la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) ont pu changer la trajectoire de cette succession forestière et du sous-bois (Gauthier *et al.*, 2008 ; Kneeshaw & Bergeron, 1999). De plus, la convergence des sites récemment touchés par le feu vers une composition similaire à celle des sites plus anciens a été suggérée. Les bryophytes devaient être plus diversifiées et abondantes dans les peuplements forestiers matures, en raison de la

dominance des conifères (Barbier *et al.*, 2006), et par la variété et la disponibilité des microhabitats, qui sont plus importants dans ces peuplements (Mills & Macdonald, 2004).

1.2 Méthodes

L'étude a eu lieu à la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (79°1' O, 48°30' N ; FERLD) en forêt mixte boréale à l'ouest du Québec, au Canada (Fig. 1). Située à la limite sud de la forêt boréale, la FERLD se trouve dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Saucier *et al.*, 2010). Cette forêt boréale mixte présente une dominance variable de feuillus intolérants à l'ombre et de conifères tolérants à l'ombre (Saucier *et al.*, 2009). En début de succession, elle est composée d'espèces compétitives et intolérantes à l'ombre telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). En transition on retrouve des espèces intermédiaires telles que l'épinette noire (*Picea mariana* Mill.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), puis des espèces plus tolérantes à l'ombre s'établissent comme le sapin baumier (*Abies balsamea* Mill.) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.).

La station météorologique de Mont-Brun est située à environ 60 km au sud-est du lac Duparquet. Les données météorologiques entre 1981 et 2010 révèlent une température annuelle moyenne de 1,0 °C, des précipitations annuelles moyennes de 704,9 mm, et une accumulation annuelle moyenne de neige estimée à 280,6 cm (Environnement Canada, 2021). La zone d'étude se trouve sur la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, caractérisé par des sols argileux et mal drainés, créés par les dépôts des lacs laissés par le lac proglaciaire Ojibway (Vincent & Hardy, 1977).

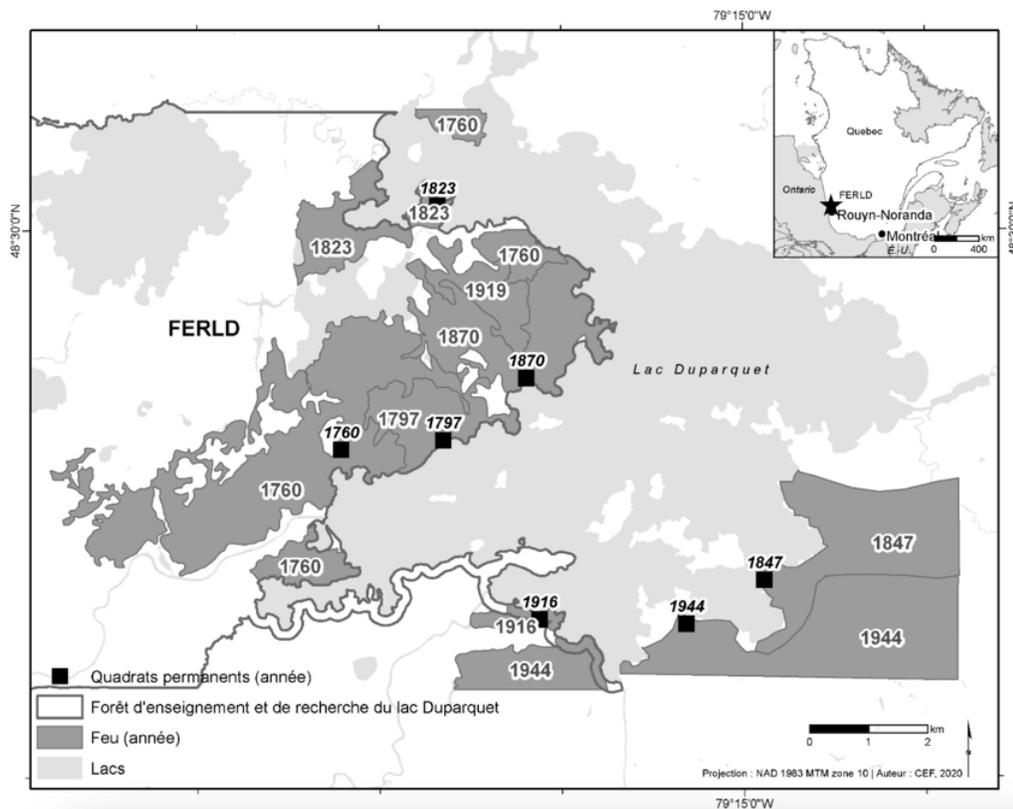


Figure 1
Carte montrant les différents sites composant la chronoséquence, utilisée pour cette étude (le site du feu 1964 est manquant)

Source : CEF, 2020

Dans la zone d'étude, la dynamique forestière est principalement contrôlée par les perturbations naturelles telles que les incendies et les épidémies d'insectes (Bergeron, 2000). Dans la région de la FERLD en Abitibi-Témiscamingue, où se déroule l'étude, le cycle des feux s'est allongé au fil des siècles. Avant les années 1850, le cycle des feux était estimé à 83 ans, puis de 1850 à 1920, il s'est étendu à 111 ans, et de 1920 à aujourd'hui, le cycle des incendies est estimé à 326 ans (c). Ces différents cycles de feu ont créé une mosaïque forestière avec un âge moyen depuis le dernier feu de 140 ans (Bergeron *et al.*, 2004), générant une chronoséquence de 260 ans autour du Lac Duparquet.

En plus des incendies, la FERLD a été touchée par plusieurs épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) (Morin *et al.*, 1993). Ces insectes ciblent les conifères, en particulier le sapin baumier et en ordre descendant l'épinette blanche et noire. Les premières épidémies documentées datent du XVIII^e siècle avec trois occurrences, suivies de deux au XIX^e siècle (Morin *et al.*, 1993). Au XX^e siècle, on a enregistré trois épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette : la première de 1919 à 1929, la deuxième de 1930 à 1950, et la troisième de 1970 à 1987 (Morin *et al.*, 1993). La région a également connu six épidémies de livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.) au XX^e siècle, avec des épisodes plus récents dans les années 2000 et de 2015 à 2019 (Moulinier *et al.*, 2011 ; Moulinier *et al.*, 2013). Les feuillus comme le peuplier faux-tremble puis le bouleau à papier sont les principales cibles de la livrée des forêts (Moulinier *et al.*, 2011).

1.2.1 Échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé dans une chronoséquence établie qui est composée de huit feux qui ont eu lieu respectivement en 1760, 1797, 1823, 1847, 1870, 1916, 1944 et en 1964 (Fig. 1 ; (Bergeron, 1991 ; Dansereau and Bergeron, 1993)). En accord avec la définition de la chronoséquence, tous les sites présentaient des conditions similaires (argile mésique, pentes douces). Des parcelles permanentes de 400 m² ont été établies en 1991 dans chacun des huit feux (1760, 1797, 1823, 1847, 1870, 1916, 1944 et 1964). Tous les sites étaient situés dans la zone de conservation de la FERLD, une zone sans activités forestières ni humaines. Ces parcelles ont donc principalement été soumises à des dynamiques naturelles, avec peu ou pas d'impact d'activités anthropiques à proximité, et peuvent ainsi être considérées comme le résultat d'une succession naturelle (Bergeron *et al.*, 2002).

1.2.1.1 Échantillonnage des plantes vasculaires

Pour mesurer le recouvrement des plantes vasculaires, 12 quadrats de 1 m² ont été répartis aléatoirement dans chacune des huit parcelles de feu de 400 m² (12 quadrats par parcelle). Depuis leur installation en 1991, ces quadrats ont été échantillonnés pendant les étés de 1991, 2005, 2015, 2019 et 2021.

Pour chacun de ces inventaires, le recouvrement en pourcentage de chaque espèce végétale a été estimé selon les classes de couverture suivante : Classe 1 : 0 à 1 % de présence ; Classe 2 : 1 à 5 % ; Classe 3 : 5 à 25 % ; Classe 4 : 25 à 50 % ; Classe 5 : 50 à 75 % ; Classe 6 : 75 à 100 % ; Classe 7 : 100 %. Les arbustes et arbres qui ont été pris en compte dans l'inventaire ont tous une hauteur inférieure à 1 mètre de haut. Ce sont donc de jeunes arbres. Ensuite, la parcelle de 400 m² a été visitée pour noter la présence de plantes herbacées non trouvées dans les quadrats. Grâce à des études antérieures, tous les arbres dans le quadrat de 400 m² ont été cartographiés et identifiés jusqu'à l'espèce (Bergeron & Dansereau, 1993 ; Bergeron, 2000 ; Leduc *et al.*, 2021 ; Maleki *et al.*, 2021).

1.2.1.2 Échantillonnage des bryophytes

Les bryophytes ont été échantillonnées à l'été 2021 dans les sites ayant brûlé en 1760, 1847 et 1944. Ces trois sites ont été sélectionnés en fonction de l'année de leur dernière perturbation par le feu, comprenant le plus ancien (1760), un intermédiaire (1847) et un plus récent (1944), pour être représentatifs de la chronoséquence. L'échantillonnage des bryophytes a été réalisé en deux parties, l'une concernant les microhabitats et l'autre se concentrant sur les bryophytes terricoles.

Pour les bryophytes des microhabitats, 3 parcelles de 5 mètres sur 10 mètres ont été réparties autour des quadrats du 400 m². Ensuite, toutes les bryophytes situées sur les microhabitats (par exemple : rochers, souches, bois mort, le bas du tronc...) ont été

collectées. Seuls les échantillons de deux parcelles ont été identifiés à l'espèce en laboratoire.

L'inventaire des bryophytes terricoles a été réalisé dans les 12 quadrats de 1 m² situés dans les 3 parcelles de 400 m² précédemment sélectionnés. Les bryophytes présentes sur le sol ont été récoltées, puis identifiées jusqu'à l'espèce en laboratoire. Toutes les bryophytes échantillonnées ont été identifiées à l'aide de la *Flore des bryophytes du Québec-Labrador* (Faubert, 2012) et de *Maine Mosses: Drummondiaceae-Polytrichaceae* (Allen, 2005).

1.2.2 Analyse statistique

Dans le cadre de cette étude, toutes les analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel R 4.3.0 (R Core Team, 2023).

1.2.2.1 Analyse des plantes vasculaires

Pour déterminer les modifications qui sont survenues dans la composition des plantes vasculaires au cours des 30 dernières années, des Analyses en Coordonnées Principales (PCoA) ont été utilisées. Elles vont permettre de visualiser la composition principale des sites et leurs évolutions au cours des différentes années et donc d'en déduire si elles suivent le même patron observé dans la chronoséquence forestière. Une première PCoA a été réalisée uniquement sur les données d'inventaire de l'année 1991, afin de connaître l'état initial des placettes. Une seconde PCoA a été réalisée sur toutes les années et les sites de feu.

Pour savoir si les sites évoluent de la même manière, s'il y a un patron commun en termes de richesse au cours du temps, des analyses de variance (ANOVA) ont été entre les sites de feu et les différentes années d'inventaire. Pour détecter d'éventuelles

différences significatives au niveau de la richesse spécifique alpha et gamma, des comparaisons post-hoc ont été effectuées à l'aide de l'approche *emmeans* (estimated marginal means, (progiciel *emmeans*)), cette méthode permet d'évaluer les écarts entre les niveaux de facteurs. D'autres modèles comme les modèles linéaires mixtes, ou modèle linéaire à généralisé ont été testés sur les données, mais ils ne se sont pas avérés concluants, puisque les modèles n'arrivaient pas à converger.

1.2.2.2 Analyse des bryophytes

Pour la partie bryophytes, une PCoA a été réalisée à la fois sur les bryophytes des microhabitats et des terricoles, pour connaître la composition en espèces de chaque site échantillonné et ainsi voir leurs différences et similitudes. Ensuite, pour détecter des différences significatives au niveau de la richesse spécifique alpha et gamma un modèle linéaire mixte généralisé (progiciel *lme4*) et un modèle linéaire ont été construits. Pour évaluer la richesse gamma, en fonction des sites et des habitats, les bryophytes ont été classés selon trois groupes fonctionnels: acrocarpes, pleurocarpes et hépatiques. Comme pour les plantes vasculaires, l'approche des *emmeans* a été utilisée.

1.3 Résultats

1.3.2 Composition du couvert forestier

Les caractéristiques du couvert forestier, telles que la composition et la densité, jouent un rôle crucial sur la végétation du sous-bois, il est donc important de connaître l'état et la composition du couvert forestier au cours des années d'inventaires. La figure 2 présente la composition et le statut du couvert forestier de chaque site pour les années d'inventaire 1991, 2005, 2015 et 2021, en utilisant le nombre de tiges comme mesure principale. Elle met en évidence l'évolution du peuplement forestier en fonction de l'âge des perturbations liées au feu. En effet, les sites ayant subi une perturbation par le

feu plus ancien (de 1760 à 1916) sont largement dominés par les conifères tels que le sapin baumier (*Abies balsamea*), présent à plus de 40 % dans les premiers sites (1760, 1823, 1847, 1870, 1916), le thuya (*Thuja occidentalis*) avec présence à 35 % sur le site de 1797 et dans une moindre mesure d'épinette blanche (*Picea glauca*). Les deux sites les plus récemment touchés par le feu (1944 et 1964) sont eux dominés par un feuillu, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*). A noter que le site de 1964 est le seul site à accueillir l'*Alnus rugosa*, *Populus balsamifera*, et *Salix spp* (Fig. 2).

La quantité d'arbres morts observés tend à diminuer au cours des années. Les inventaires réalisés en 1991 et 2005 présentent les quantités les plus élevées d'arbres morts, avec en 1991 une quantité de bois morts variant entre 60 % (site 1760) et 16,5 % (site 1916). Sur les sites de 1760, 1797, 1823 et 1847, c'est principalement du sapin baumier mort qui est trouvé. Les feux de 1870 et 1916 présentent eux à la fois du bois mort de feuillus et de conifères. Enfin pour les deux derniers sites 1944 et 1964, c'est principalement du *Populus tremuloides* mort qui est trouvé (Fig. 2).

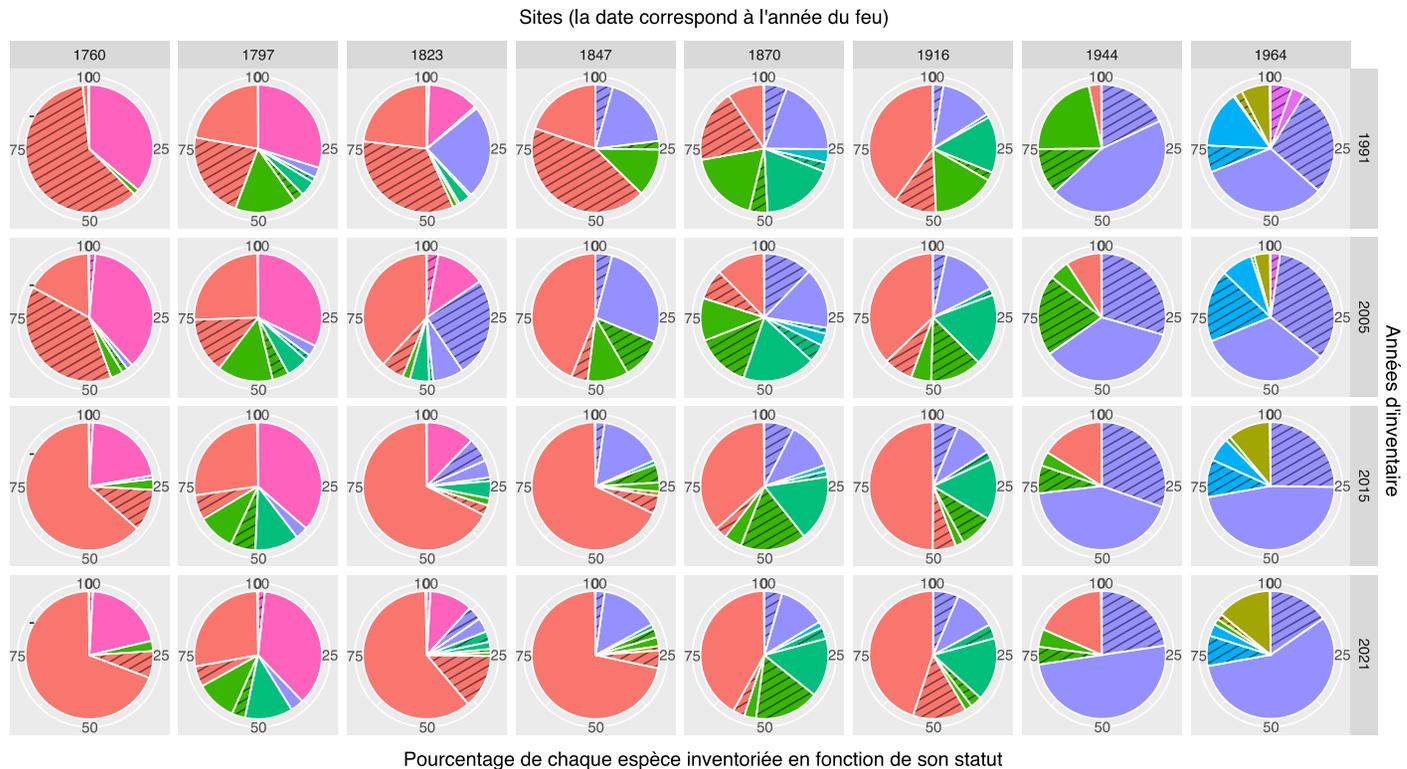


Figure 2
Composition du peuplement forestier pour chaque site de feu au cours du temps, entre 1991 et 2021. Les sites sont indiqués en haut sur l'axe des x et l'année d'inventaire sur l'axe des y à droite. La composition du peuplement forestier est exprimée en pourcentage, elle utilise le nombre de tige comme mesure principale et représente les espèces inventoriées selon leur statut, vivant ou mort (en rayé)

1.3.3 Point de départ des plantes vasculaires : l'inventaire de 1991

Afin de comprendre l'évolution de la composition végétale des sites au fil du temps, il est important de connaître leur composition initiale. Pour ce faire, des analyses ont été réalisées uniquement sur les données de la première année d'inventaire en 1991. Les résultats de l'Analyse en Coordonnées Principales (PCoA) sont illustrés dans la figure 3. L'axe PCoA1 explique 13,6 % de la variance, tandis que l'axe PCoA2 en explique 9,2 %. La PCoA spatialise la dispersion et le regroupement des sites ayant une composition végétale similaire.

En 1991, les sites ne sont pas regroupés en fonction de la date de feu. Les sites 1823, 1870 et 1944, montrent des compositions végétales similaires, se regroupant sur la PCoA1 -0,4 à 0,4 et PCoA2 > 0 (Fig. 3). Leur composition est dominée par un groupe d'espèces composé de : *Eurybia macrophylla* (EURMAC), *Clintonia borealis* (CLIBOR), *Linnaea borealis* (LINBOR) et *Maianthemum canadense* (MAICAN).

Le site de 1797 partage peu de caractéristiques communes de sa composition avec les autres sites, il est lui isolé en PCoA1 > 0 et PCoA2 < 0. Sa composition tend principalement vers les mousses (MOS) et le *Taxus canadensis* (TAXCAN).

Sur l'axe PCoA < 0 se trouve les sites 1760 et 1916 dont les quadrats sont dispersés sur le graphique signifiant que les quadrats de ces sites ont des compositions qui diffèrent entre eux. Une partie de leurs quadrats tend vers le *Taxus canadensis*. Le site de 1916 partage des similitudes en termes de composition végétale, avec le site de 1964 (PCoA1 < 0 et PCoA2 < 0), leurs compositions tend vers un ensemble d'espèces comprenant *Rubus pubescens* (RUBPUB), les graminées (GRAM), les asters (AST) et *Mitella nuda* (MITNUD) (Fig. 3). La liste complète des espèces ainsi que leur abréviation se trouve en Annexe A.

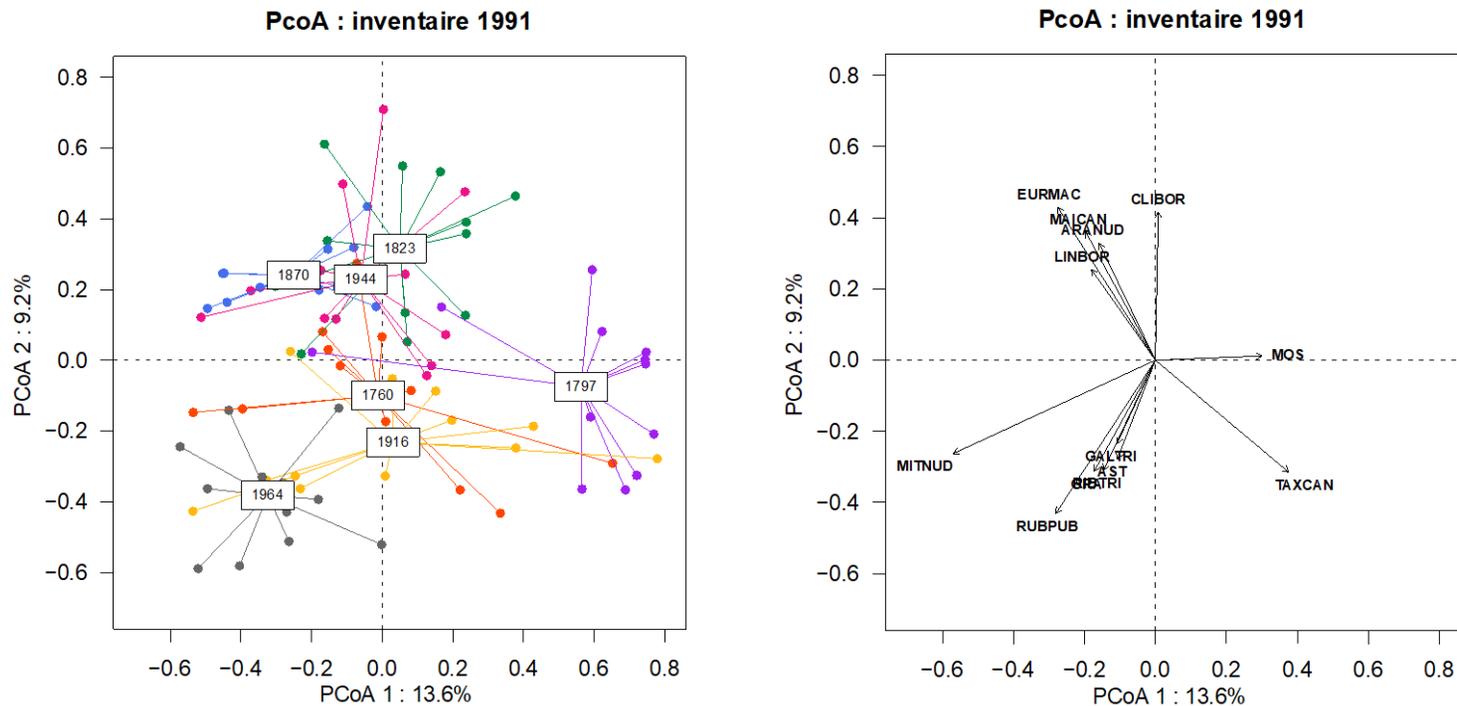


Figure 3
Analyse en Coordonnées Principales effectuée sur les données de recouvrement de l'année d'inventaire 1991. À gauche, les points représentent les 12 quadrats d'inventaire de 1m². Les centroïdes de chaque site sont représentés par l'étiquette portant la date du feu. À droite, on retrouve les vecteurs d'espèces qui influencent le plus la PCoA (p.max = 0,005). Le site du feu de 1847 n'est pas représenté puisque les données sont manquantes pour ce site en 1991

1.3.3.1 La richesse spécifique en 1991

Les analyses précédentes ont permis de visualiser la composition taxonomique globale des sites. Pour approfondir ces résultats, la richesse spécifique alpha a été calculée (Fig. 4), révélant des variations entre les années de feu lors de l'inventaire de 1991.

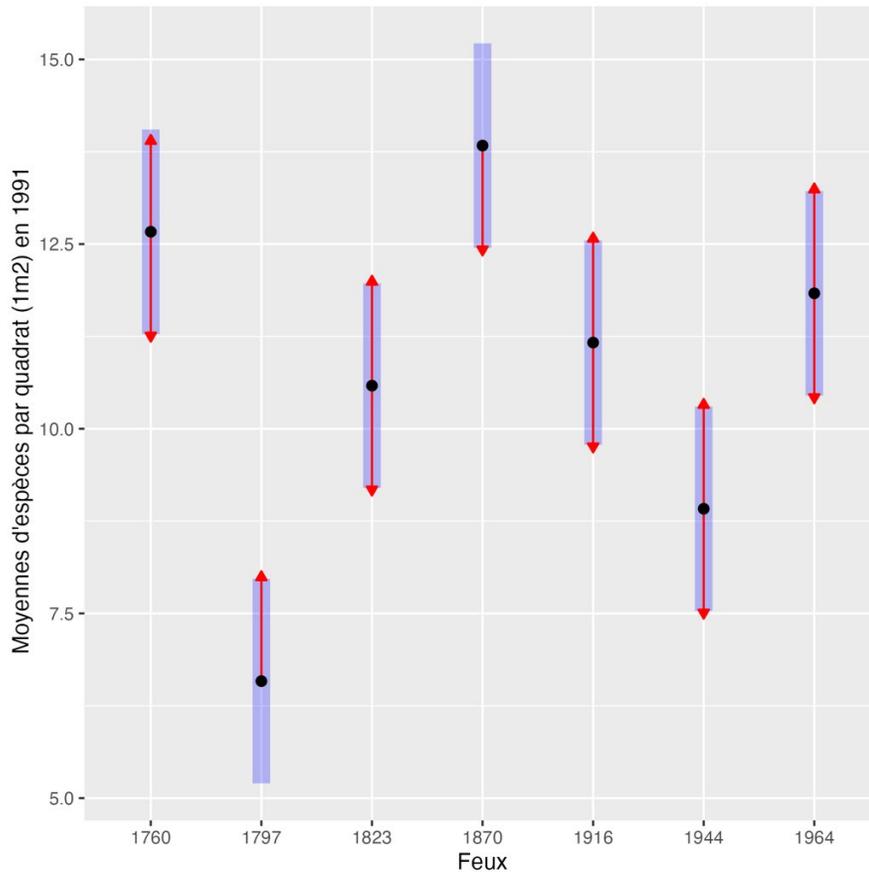


Figure 4

Résultats de l'ANOVA et *emmeans* pour la richesse spécifique des quadrats d'inventaire en 1991. Ici, les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du nombre d'espèces par quadrats de 1m² est présentée par le point noir. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recoupent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$)

En 1991, la moyenne d'espèces par quadrat des sites varie en fonction de la date du feu (F value = 12,16 ; $P < 0,001$). Elle est comprise entre 10 et 13 espèces, à l'exception des sites 1797 et 1944 qui sont inférieurs (Fig. 4). Notamment, le site du feu de 1797 est significativement moins riche que les autres, avec en moyenne 6 espèces par quadrat, ce qui est 1,5 à 2 fois inférieur à celui des sites 1760, 1823, 1870, 1916 et 1964 (Fig. 4). À l'inverse, le site de 1870 était significativement plus riche que les sites 1797, 1823 et 1944.

1.3.3.2 Le recouvrement des groupes structurels en 1991

Une analyse des données concernant le pourcentage de recouvrement par groupe fonctionnel a été réalisée (Fig. 5). En 1991, les groupes structurels présentent d'importante variation de recouvrement entre eux (F-value = 299,167 ; $P < 0,001$), ainsi qu'en fonction des sites (F-value = 14.326 ; $P < 0,001$) et de leur interaction (F-value = 7,714 ; $P < 0,001$) (Fig. 5). Les herbacées dominent le recouvrement, avec des valeurs de 38,45 % pour le site 1797 à 257 % pour le site de 1870. Les arbres présentent un pourcentage de recouvrement faible comparé aux groupes des arbustes, mousses et herbacés. La moyenne de recouvrement des arbres par site varie entre 0 et 9 %, à l'exception du site de 1760 qui a un recouvrement moyen de 30 %. Le groupe des arbustes présente une moyenne de recouvrement plutôt similaire entre les sites (18,8 % à 34,1 %), à l'exception du site 1944 qui a une moyenne plus faible de 6,25 %. Les fougères sont quasiment absentes de tous les sites. Enfin, le recouvrement par les mousses est corrélé avec le temps depuis feu, allant de 51,5 % pour le site de 1760 à 12 % pour le site de 1944 (Fig. 5).

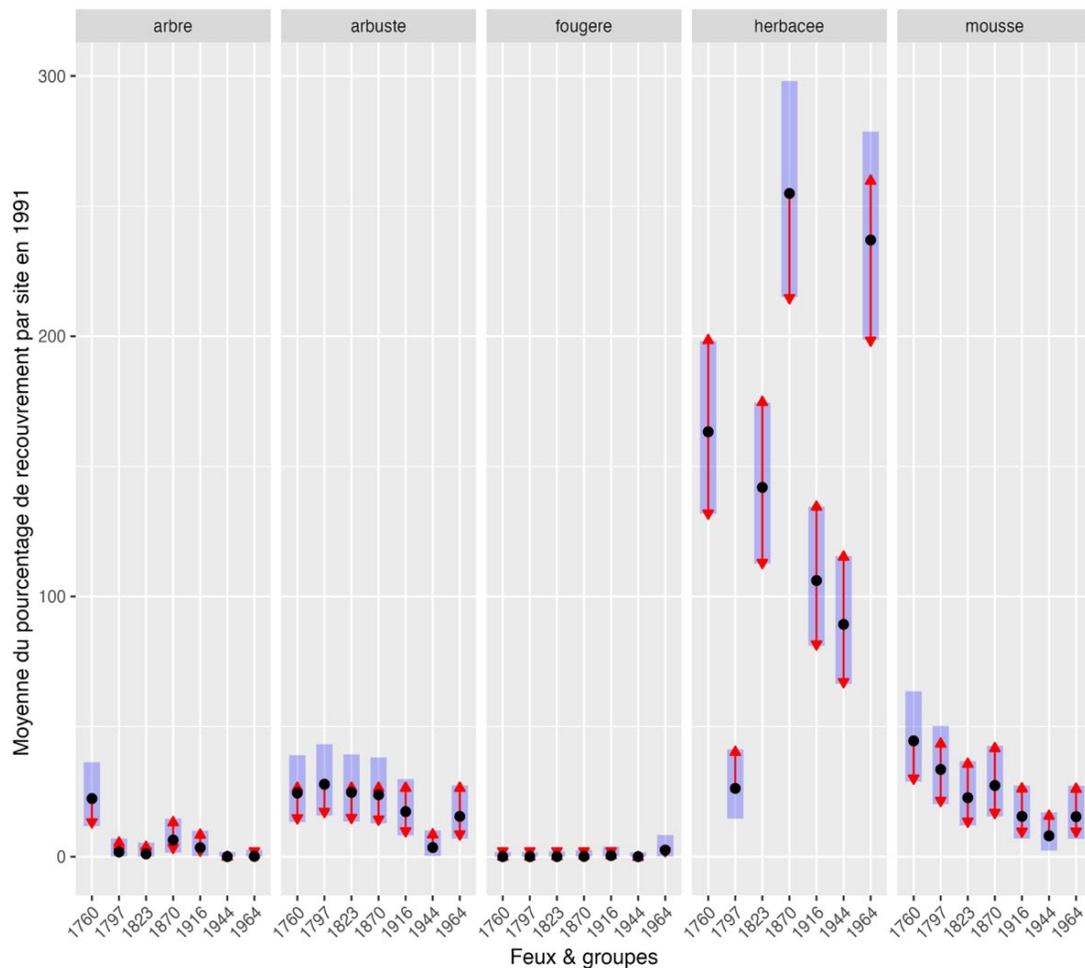


Figure 5

Résultats de l'ANOVA et des *emmeans* pour le recouvrement (en %) moyen de chaque groupe structural par site en 1991. Les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du recouvrement par site de 1m² est présentée par les points noirs. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recoupent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$). Le recouvrement dépasse 100 %, car plusieurs étages en dessous des 1 mètre de haut sont pris en compte. Mais seules les espèces en dessous de 1m de haut sont prises en compte

1.3.4 Évolution de la végétation du sous-bois sur 30 ans

Pour commencer, une PCoA a été réalisée pour étudier l'évolution de la composition végétale des 12 quadrats de chaque site au cours du temps. Les résultats (Fig. 6) montrent que la composition végétale est dynamique et évolue en suivant les deux principaux axes. L'axe PCoA 1, expliquant 6,3 % de la variance, est dirigé par la présence du *Taxus canadensis* (TAXCAN), tandis que l'axe PCoA 2, expliquant 4,5 % de la variance, est influencé par la présence de l'*Acer spicatum* (ACESPI) (Fig. 6).

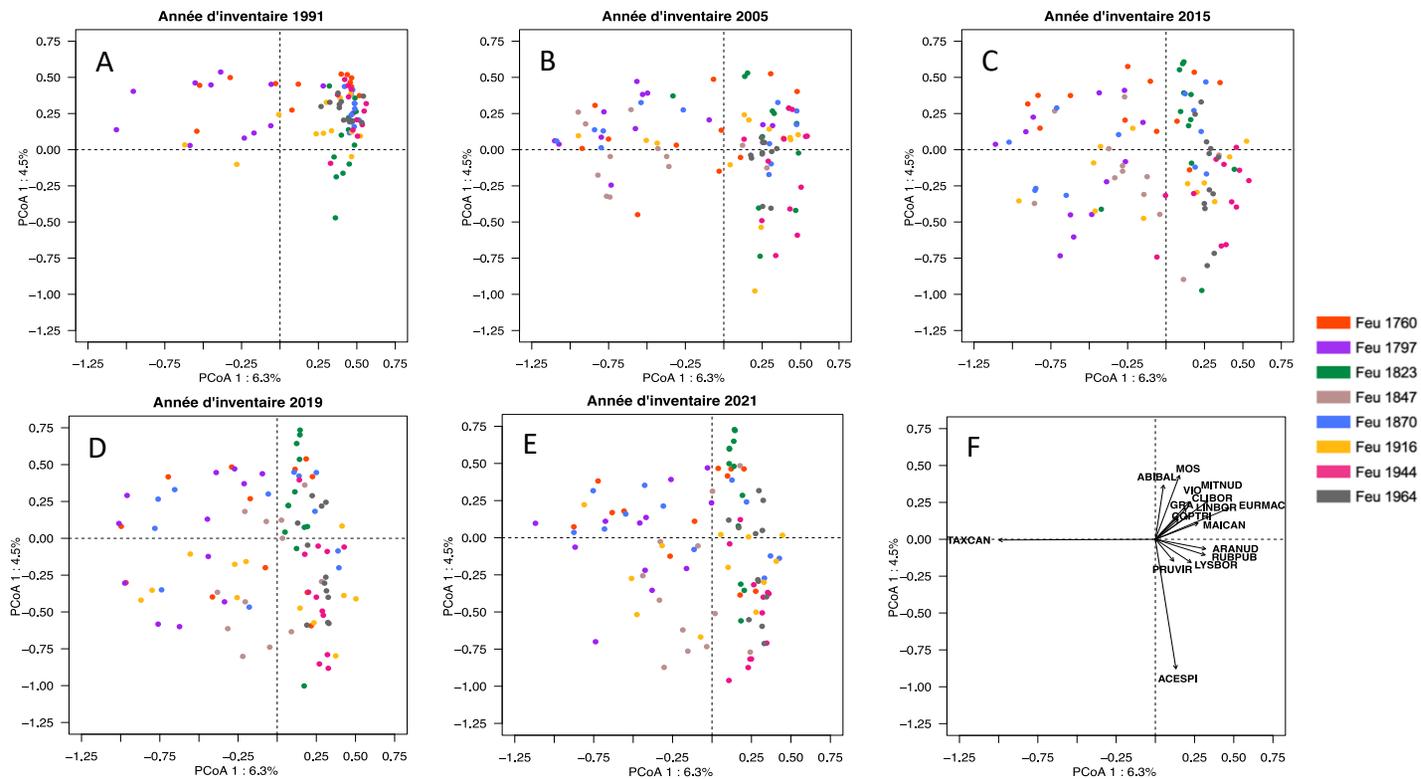


Figure 6
Analyse en Coordonnées Principales (PCoA), effectuée sur toutes les données de recouvrement des plantes vasculaires. Pour une visualisation plus simple, les résultats ont été séparés, chaque carré montre seulement une année d'inventaire. Les différents sites de feux sont présentés en couleurs. Chaque site à 12 points, qui correspond au 12 quadrats d'inventaire de 1m². Le dernier carré correspond aux vecteurs d'espèces qui influencent le plus la PCoA (p.max = 0,005)

En 1991, la plupart des quadrats étaient regroupés (PCoA 1 > 0 et PCoA 2 > 0), partageant ainsi une composition commune, qui inclut *Abies balsamea* (ABIBAL), mousses (MOS), *Mitella nuda* (MITNUD), *Eurybia macrophylla* (EURMAC), et *Clintonia borealis* (CLINBOR). Cependant, certains quadrats des feux de 1760 et 1797 étaient à gauche sur l'axe PCoA 1 (PCoA 1 < 0), où le *Taxus canadensis* influence la composition par sa présence (Fig. A6).

En 2005, 14 ans après le premier inventaire, la composition végétale des quadrats a évolué le long des deux principaux axes. Les quadrats des feux les plus anciens (1760, 1797, 1847, 1870) se retrouvent le long de l'axe PCoA 1 (PCoA 1 < 0 et PCoA 2 > 0). Leur composition est fortement influencée par la présence du *Taxus canadensis*, ce qui suggère que cette espèce, avec son rythme de colonisation plus lent, devient dominante à long terme après un feu. À l'inverse, les quadrats des feux plus récents (1823, 1916, 1944 et 1964) sont le long de l'axe PCoA 2 (PCoA 1 > 0 et PCoA 2 > 0). Leurs compositions sont influencées par la présence de l'*Acer spicatum*. En s'éloignant du groupe d'espèces initiale, les quadrats perdent en diversité (Fig. B6).

En 2015, une plus grande dispersion des quadrats est observée, indiquant des changements dans la composition. Le schéma de déplacement persiste, mais certains quadrats de feux (1797, 1847, 1870, 1916) voient leur composition être entre les deux axes (PCoA 1 > 0 et PCoA 2 < 0), influencés à la fois par la présence de *Taxus canadensis* et d'*Acer spicatum*. Les inventaires de 2019 et 2021 présentent des répartitions similaires à celle de 2015 (Fig. C6).

Cependant, deux sites montrent des déplacements particuliers. La composition du site de 1823 est la seule à s'être déplacée du bas (PCoA 2 < 0) vers le haut (PCoA 2 > 0), où sa composition est influencée par la présence d'*Abies balsamea* et les mousses. Ensuite, le site de 1847 s'est déplacé de l'axe PCoA 1 (PCoA 1 < 0), où la composition était influencée par le *Taxus canadensis*, vers l'axe PCoA 2 (PCoA 2 > 0) avec une composition tendant vers *Acer spicatum* (Fig. 6).

1.3.4.1 Évolution de la richesse spécifique sur 30 ans

Afin de confirmer la perte et/ou le changement de diversité au cours du temps, la richesse gamma et alpha de chaque site a été calculée pour les cinq années d'inventaire. La figure 7, illustrant l'évolution de la richesse gamma sur les 30 années d'inventaire, montre une diminution de la diversité entre la première et la dernière année d'inventaire pour la quasi-totalité des feux.

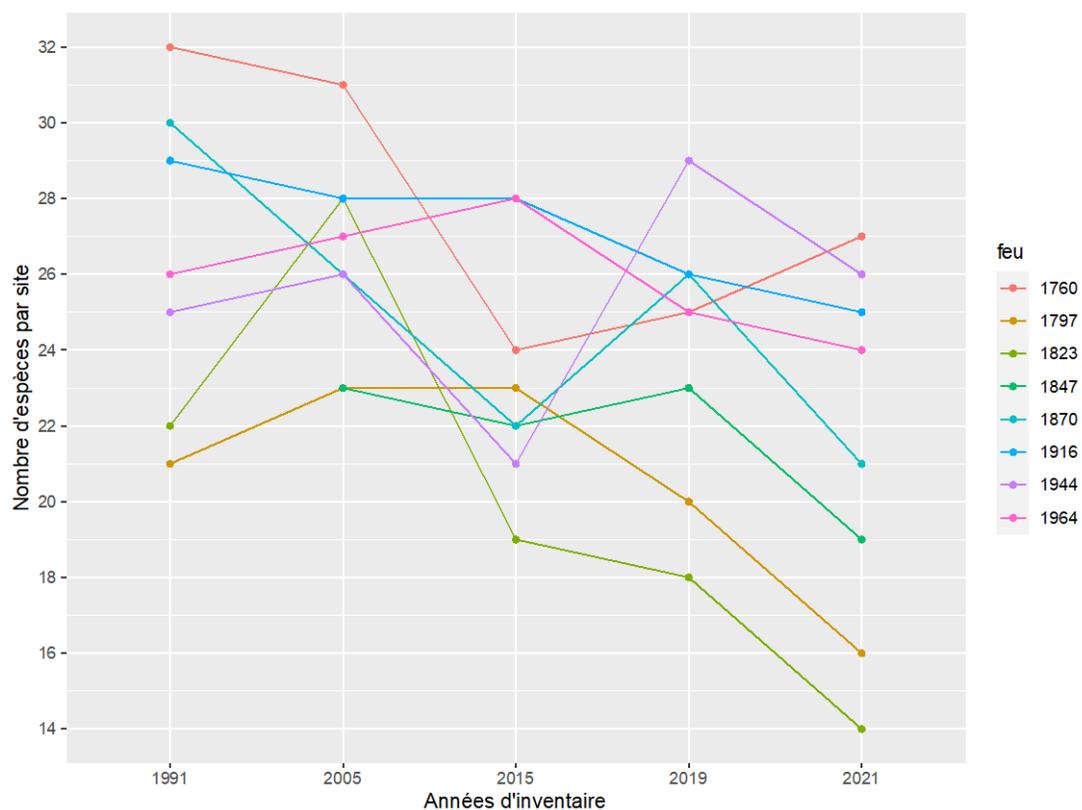


Figure 7

Variation de la richesse gamma sur 30 ans. La richesse gamma est définie comme le nombre total d'espèces trouvées sur chaque site pour les différentes années d'inventaire. L'axe des abscisses représente les années d'inventaire, l'axe des ordonnées indique le nombre d'espèces trouvé dans chaque site, et les feux sont représentés par différentes couleurs

Globalement, entre 1991 et 2021, la plupart des sites ont vu leur richesse diminuer, avec des pertes de 2 à 9 espèces. Les sites de 1823 et 1870 ont été les plus impactés, perdant respectivement 8 et 9 espèces. Seul le site du feu de 1944 a gagné en espèces, tandis que la richesse du site du feu de 1964 est restée stable, avec seulement un changement d'une espèce (de 25 à 26 espèces) (Fig. 7). Ces résultats confirment les observations précédentes de la PCoA, montrant une perte de richesse en espèces des sites au cours du temps. Un tableau comparant la composition des sites entre l'année 1991 et 2021 est disponible en Annexe B.

Par la suite, la richesse alpha a été calculée, pour obtenir le nombre moyen d'espèces par quadrats de 1m² dans chaque site de feu et année d'inventaire. Les résultats présentés dans la figure 8 montrent que la richesse spécifique dépend de l'interaction entre l'année de feu et l'année d'inventaire (F-value = 4,281 ; $P = 3,47e-11$), de l'année de feu (F-value = 19,270 ; $P < 0,001$), et l'année d'inventaire (F-value = 6,737 ; $P = 2,89e-05$). En général, la richesse alpha se situe entre 9 et 12 espèces par quadrat lors des inventaires. Néanmoins, certains sites se distinguent. Le site du feu de 1797, affiche une richesse alpha relativement faible, avec une moyenne de 6 à 8 espèces par quadrat sur l'ensemble des années d'inventaires. Le site de 1823 présente une variation marquée de sa richesse alpha, passant de 12 espèces en moyenne par quadrat en 2005 à seulement 5 en 2021. Le site de 1870 montre une alternance entre diminution et augmentation de sa richesse alpha. Cela suggère que l'impact du temps écoulé depuis le dernier feu peut varier en fonction de l'année d'inventaire considérée, et inversement.

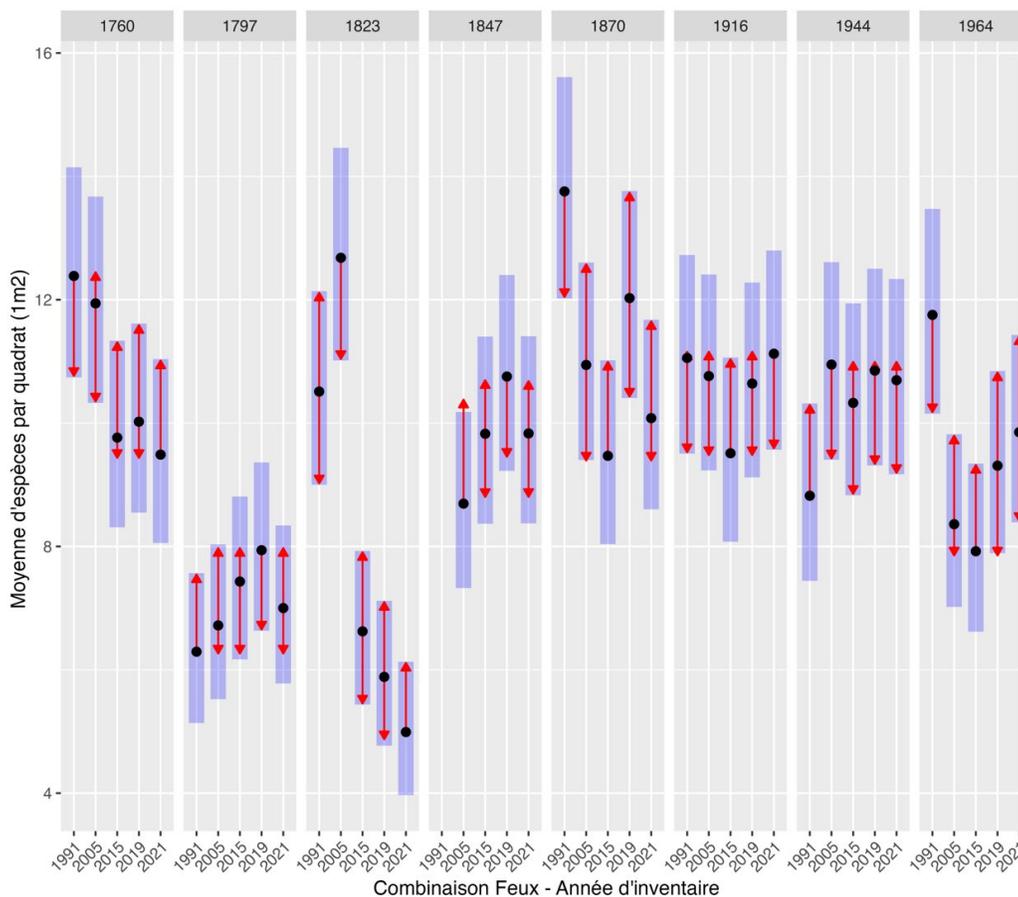


Figure 8

Résultats de l'ANOVA et *emmeans* pour la richesse spécifique (alpha) moyenne de chaque quadrat de 1m² par site et année d'inventaire. Ici, les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du nombre d'espèces par quadrats de 1m² est présentée par le point noir. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recoupent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$)

1.3.4.2 Évolution du recouvrement des groupes structurels sur 30 ans

Une analyse du recouvrement de chaque groupe structurels (arbres, arbustes, fougères, herbacées, mousses) a été effectuée pour étudier leurs abondances dans les sites sur 30

ans. Les résultats sont présentés dans la figure 9, à l'exception des fougères, dont le graphique est en Annexe C, car elles sont quasi absentes de tous les sites, ne dépassant jamais les 6 %. Les herbacées et les arbustes sont les plus abondants, dominant le recouvrement suivi des arbres et des mousses.

Pour les herbacées (Fig. 9A), l'abondance dépend de l'année d'inventaire (F-value = 140,887 ; $P < 0,001$), de l'année du feu (F-value = 26,913 ; $P < 0,001$), et de leur interaction (F-value = 6,871 ; $P < 0,001$). Les pourcentages de recouvrement les plus élevés, atteignant jusqu'à 257 %, ont été enregistrés lors du premier inventaire en 1991. Par la suite, le recouvrement a graduellement diminué pour rester en moyenne inférieur à 65 %. Les sites avec une perturbation par le feu plus récente (1870, 1916, 1944 et 1964) ont montré les pourcentages de recouvrement les plus élevés. Le site de 1823 se démarque avec un recouvrement chutant à 1,5 % en 2021.

Le pourcentage de recouvrement moyen des arbustes inférieur à 1 mètre de haut (Fig. 9B) varie principalement en fonction du site (F-value = 10,914 ; $P < 0,001$) et de l'année d'inventaire (F-value = 8,531 ; $P < 0,001$), se situant généralement entre 25 % et 50 %. Comme pour les herbacées, le site de 1823 voit son recouvrement diminuer au fil des ans. Des augmentations notables ont été observées sur le site de 1964 pour les trois dernières années d'inventaire (2015, 2019, 2021), passant de 19 % en 1991 à 72 % en 2019.

Le pourcentage de recouvrement par les arbres inférieurs à 1 mètre de haut (Fig. 9C) varie principalement en fonction de l'année du feu (F-value = 13,829 ; $P < 0,001$) et de l'année d'inventaire (F-value = 2,227 ; $P < 0,001$). Le site 1760 enregistre une baisse significative de ce groupe au fil du temps, passant d'environ 22 % en 1991 à 2 % en 2021. Pour les sites 1944 et 1964, le recouvrement des arbres est particulièrement faible, voire nul (< 5 %). Enfin, le site du feu de 1823, qui enregistre une diminution du recouvrement des herbacées et des arbustes, connaît une augmentation de l'abondance des arbres.

Le pourcentage de recouvrement des mousses (Fig. 9D) dépend principalement de l'année d'inventaire (F-value = 34,195 ; $P < 0,001$) et de l'année du feu (F-value = 12,742 ; $P < 0,001$). Leur recouvrement est plus élevé lors du premier relevé en 1991 (12 % à 51 %), mais diminue avec le temps, ne dépassant plus les 20 %. Le site de 1760 se distingue avec les moyennes de recouvrement les plus élevées pour ce groupe (jusqu'à 51 %).

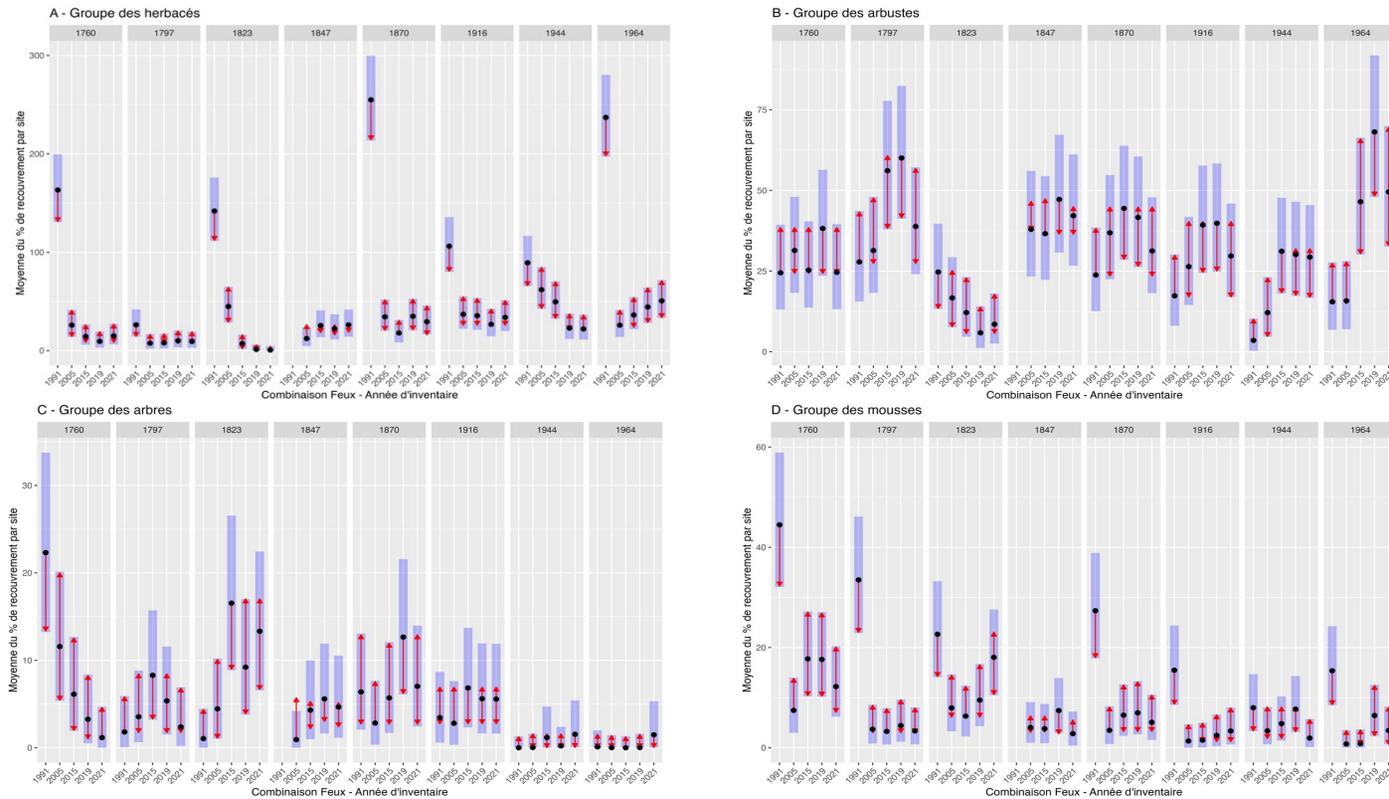


Figure 9
Résultats des ANOVA et des *emmeans* de chaque groupe structurel pour le recouvrement (en %) moyen par année d'inventaire. Les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du recouvrement par site de 1m² est présentée par les points noirs. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recoupent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$). Le recouvrement dépasse 100 %, car plusieurs étages sont pris en compte. Mais seules les espèces en dessous de 1m de haut sont recensées. L'échelle change en fonction des groupes

1.3.5 Résultats des bryophytes

Les bryophytes ont été étudiées sur trois sites couvrant la chronoséquence (1760, 1847 et 1944) et sur deux types d'habitats distincts : microhabitats (MH) et habitats terricoles. La liste complète des espèces inventoriées se trouve en annexe D. Le tableau 1 ci-dessous indique le nombre d'échantillons prélevés pour chaque type d'habitat.

Tableau 1
Nombre d'échantillons récoltés par site et types d'habitat

Site	MH			Terricole		
	1760	1847	1944	1760	1847	1944
Nombre micro-habitats échantillonnés	119	105	111	12	12	10

Une PCoA a été effectuée sur les données d'inventaire pour visualiser les différences et les similarités dans la composition en espèces des différents sites et types d'habitats. Les résultats, présentés dans la figure 10, montrent que l'axe PCoA 1 explique 6,7 % de la variance, tandis que l'axe PCoA 2 en explique 4,4 %, mettant en évidence des groupes échantillonnés de manière distincte.

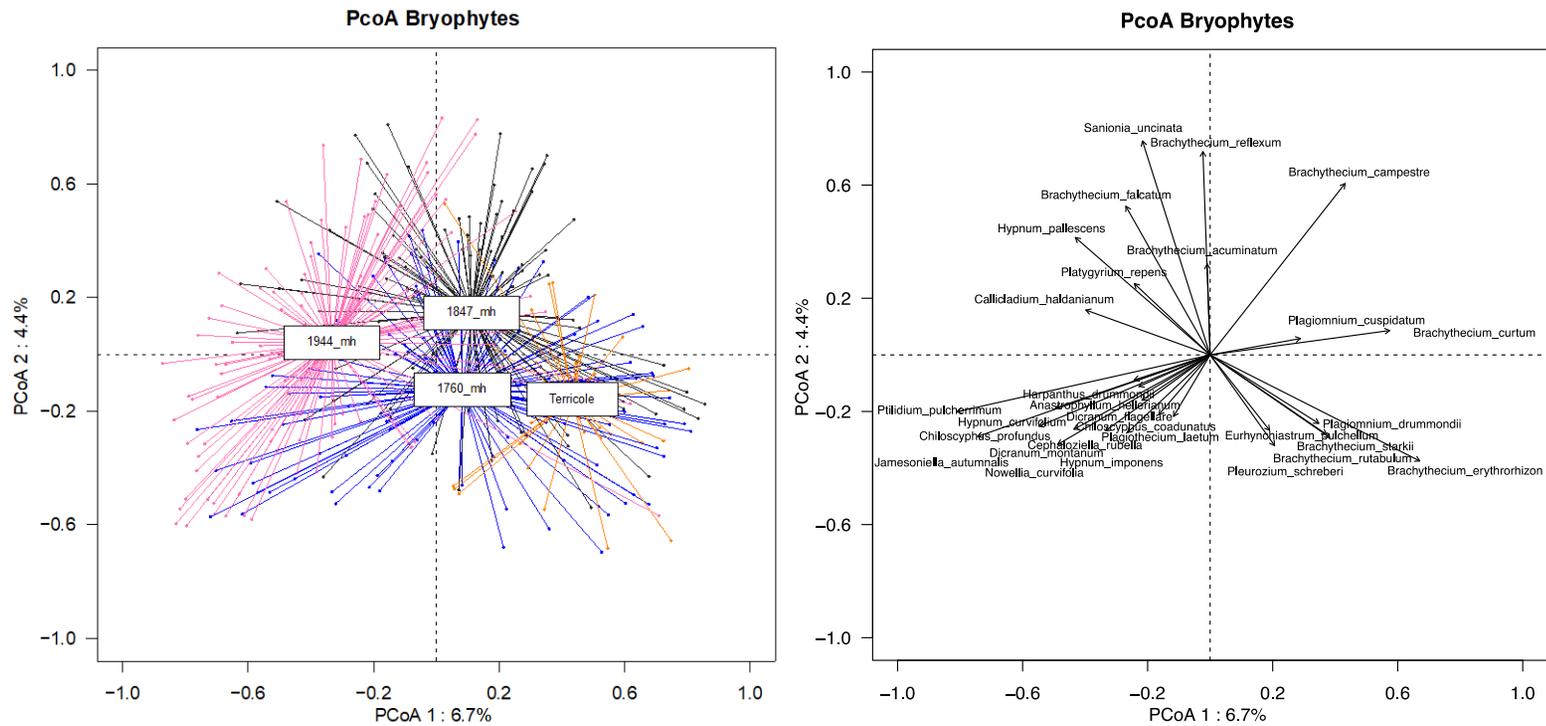


Figure 10

Analyse en Coordonnées Principales réalisée sur les données d'inventaire des bryophytes. À gauche, les résultats de la PCoA, chaque point correspond à un micro-habitat échantillonné. mh =Microhabitat. Les terricoles des sites de 1760, 1847 et 1944 sont regroupés sous l'ensemble « Terricole ». À droite les espèces qui influencent le plus la PCoA (p.max=0,005)

Les habitats terricoles se regroupent aux mêmes emplacements (PCoA1 > 0 et PCoA2 < 0), principalement caractérisés par la présence de bryophytes de sol. À l'opposé se retrouve le site 1944_mh (PCoA > 0), qui se distingue des autres microhabitats. Il abrite principalement des hépatiques de bois mort (PCoA 1 < 0 et PCoA 2 < 0) et des bryophytes de bas de tronc (PCoA 1 < 0 et PCoA 2 > 0). Les microhabitats des sites 1760_mh et 1847_mh sont relativement proches, indiquant une composition en espèces similaire. De nombreux microhabitats du site 1847_mh (PCoA 2 > 0) sont associés à des espèces se trouvant sur le bas des troncs d'arbre. Toutefois, le site 1760_mh montre tout de même une plus grande dispersion des échantillons, puisque ces microhabitats sont à la fois associés aux bryophytes de sol (PCoA 1 > 0 et PCoA 2 < 0), aux bryophytes de bas de tronc (PCoA 2 > 0) et aux hépatiques de bois mort (PCoA 1 < 0 et PCoA 2 < 0). Les microhabitats se distinguent en fonction de la date du feu, bien que plusieurs zones de chevauchement entre les sites soient observées. (Fig. 10).

1.3.5.1 La richesse alpha des bryophytes

Un modèle linéaire mixte généralisé, dont les résultats sont illustrés dans la figure 11, a été appliqué pour analyser la richesse alpha de chaque site et habitat. La figure 11 indique que la richesse alpha des microhabitats (MH) est supérieure (1,2 à 1,8 fois) à celle des habitats terricoles. Le site 1760 MH affiche la plus grande richesse alpha parmi les microhabitats, avec 7,7 espèces par microhabitat échantillonné. De même, le site 1944 MH présente une richesse alpha moyenne de 7,4 espèces, tandis que le site 1847 MH a une richesse alpha d'environ 6,7 espèces, tout en étant significativement plus petit que le site 1760 MH. Pour les habitats terricoles, le site 1944 affiche une richesse alpha légèrement inférieure (4,3) par rapport aux deux autres sites (5,4), bien qu'aucune différence statistiquement significative ne soit observée entre ces trois sites.

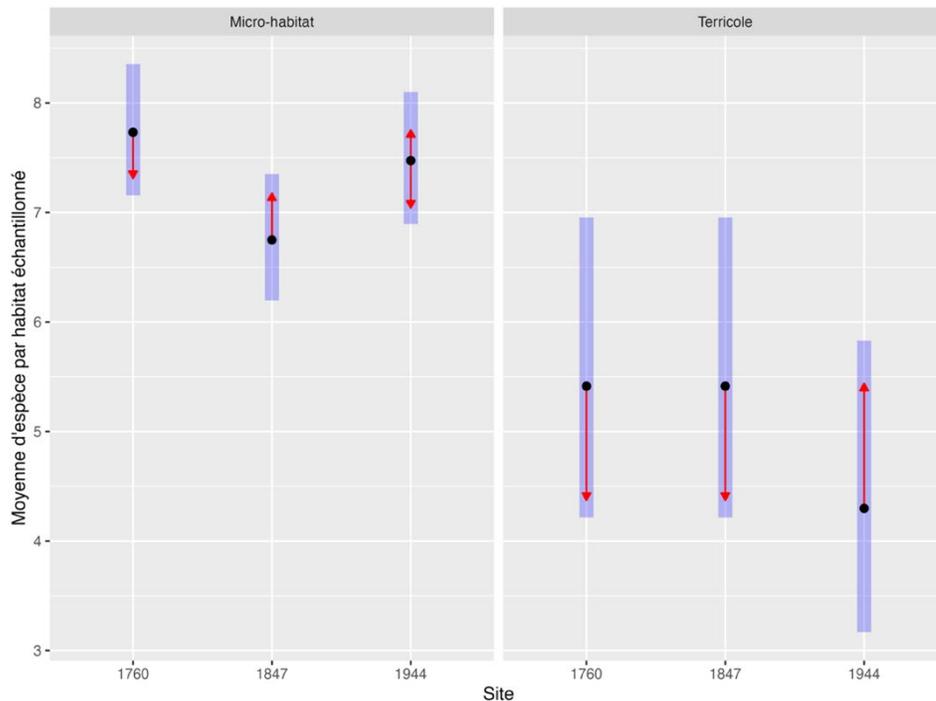


Figure 11

Résultats du modèle linéaire mixte généralisé et des *emmeans* pour la richesse alpha. Ici, les rectangles violets représentent les intervalles de confiance pour chaque valeur moyenne. La moyenne marginale du nombre d'espèces par quadrats de 1m² est présentée par le point noir. Les flèches rouges représentent les comparaisons basées sur un test de Tukey. Des flèches qui se recourent sur l'axe de la variable réponse indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (à un seuil de $\alpha = 0,05$)

1.3.5.2 Richesse gamma en fonction des groupes de bryophytes

Les résultats de ce modèle confirment une fois de plus que les microhabitats abritent une richesse spécifique (ici gamma) plus élevée que les habitats terricoles, et ce pour l'ensemble des groupes de bryophytes étudiés. Les bryophytes de type pleurocarpe dominent tous les habitats et sites (Fig. 12).

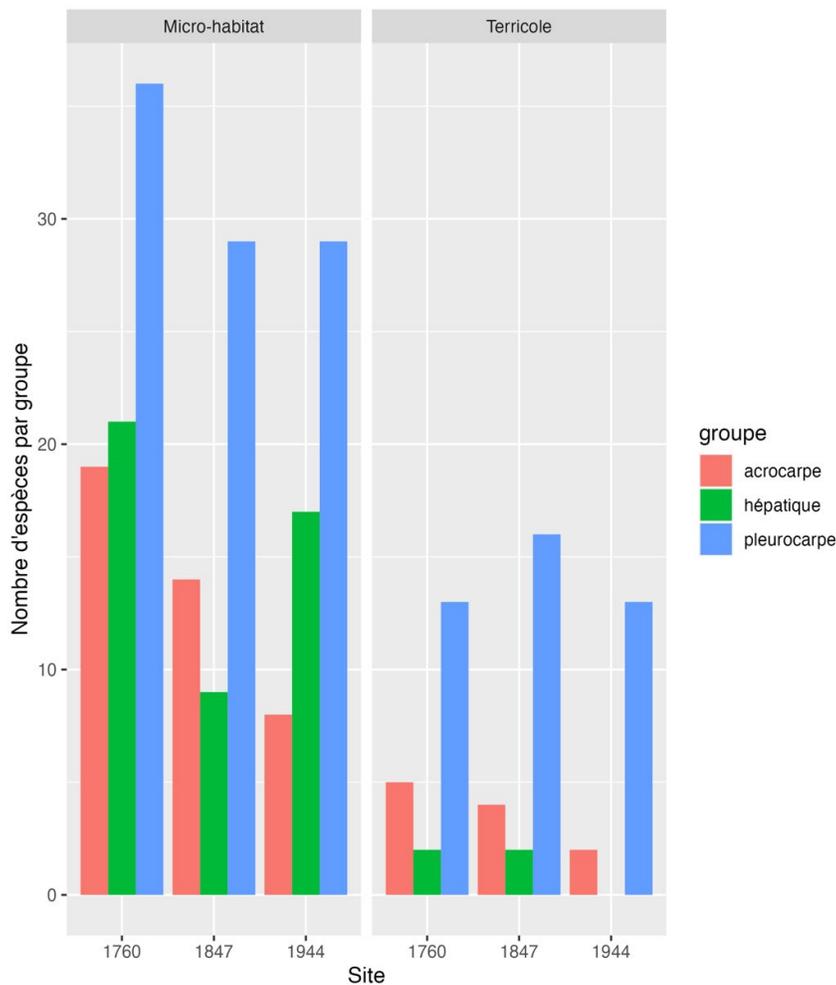


Figure 12
Richesse gamma représentée par le nombre d'espèces pour chaque groupe fonctionnel (acrocarpes, hépatiques et pleurocarpes) pour chaque type d'habitats (micro-habitat et terricoles) et chaque site de feu

Dans les microhabitats, le site 1760 MH se distingue avec la plus haute richesse gamma pour les trois groupes de bryophytes, confirmant ainsi les résultats de la PCoA (Fig. 10) et de la richesse alpha (Fig. 11). Pour le site 1944 MH, bien que la PCoA (Fig. 10) indique une forte association des microhabitats échantillonnés avec des espèces d'hépatiques, sa richesse gamma reste inférieure à celle du site 1760. Le site 1847 MH

est le seul où les mousses acrocarpes dépassent les hépatiques (Fig. 12). Concernant les habitats terricoles, le site 1847 affiche la richesse gamma la plus élevée pour les pleurocarpes, tandis que les hépatiques sont absentes du site 1944 (Fig. 12).

1.4 Discussion

L'étude visait à analyser la dynamique des changements dans la végétation de sous-bois en forêt boréale mixte à la suite de multiples perturbations (Fig. 13). Les hypothèses initiales suggéraient que la succession des plantes de sous-bois refléterait celle de la canopée, passant des espèces exigeantes en lumière à celles adaptées à l'ombre (Bergeron & Fenton, 2012). Les épidémies d'insectes telles que la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) ont été considérées comme un facteur pouvant altérer cette succession (Kneeshaw & Bergeron, 1999 ; Gauthier *et al.*, 2008). De plus, la convergence des sites récemment touchés par le feu vers une composition similaire à celle des sites plus anciens a été suggérée. Les bryophytes devaient être plus diversifiées et abondantes dans les peuplements forestiers matures, en raison de la dominance des conifères (Barbier *et al.*, 2006), et par la variété et la disponibilité des microhabitats, qui sont plus importants dans ces peuplements (Mills & Macdonald, 2004).

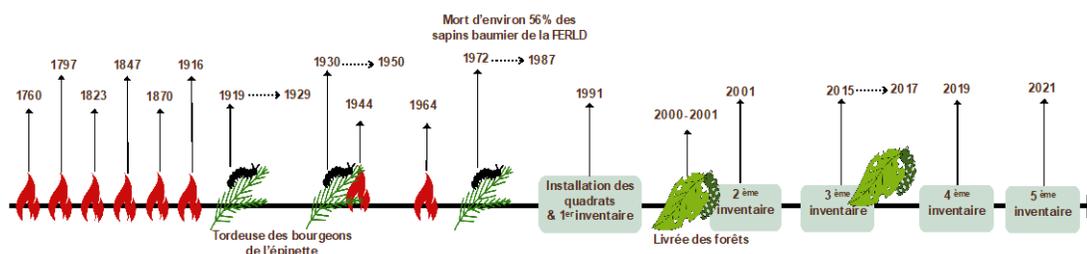


Figure 13
Chronologie simplifiée des perturbations

Source : Bergeron, 1991 ; Dansereau & Bergeron, 1993; Morin *et al.*, 1993; Bergeron *et al.*, 1995; Campbell *et al.*, 2008, MMFP, 2018

1.4.2 Diversité et composition du sous-bois à travers un gradient temporel

Les résultats soulignent l'influence des changements dans l'ouverture de la canopée, liés à la succession naturelle post-feu et aux épidémies d'insectes, sur la dynamique des plantes vasculaires de sous-bois en forêt boréale mixte. En revanche, notre étude, menée sur un suivi de 30 ans, révèle des résultats irréguliers par rapport aux attentes classiques, en lien avec les épidémies d'insectes qui ont sévi sur le territoire.

1.4.2.1 Succession forestière après feu

La composition forestière change avec le temps écoulé depuis le dernier feu, passant d'une dominance des feuillus peu après feu, à une dominance progressive des conifères. Ces changements influencent la composition des plantes de sous-bois, modifiant leur diversité et leur abondance. Habituellement, les couverts forestiers feuillus favorisent une grande diversité et l'abondance des herbacées et des arbustes héliophiles, tout en limitant la présence des bryophytes (Légaré *et al.*, 2001). Au fur et à mesure qu'un couvert coniférien se développe, la diversité et l'abondance des plantes vasculaires diminuent, tandis que celle des bryophytes augmente (Légaré *et al.*, 2001 ; Chipman & Johnson, 2002 ; Barbier *et al.*, 2008).

Dans notre étude, la proportion d'*Abies balsamea* a augmenté dans presque tous les sites au cours des 30 dernières années, suivant ainsi la séquence de succession prévue. Cette augmentation de conifère entraîne généralement une diminution de la diversité et de la richesse du sous-bois (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Hart & Chen, 2006). En effet, certains sites avec un couvert coniférien (1797 et 1823 en 2015, 2019 et 2021) présentent les richesses spécifiques moyennes par quadrat les plus faibles enregistrées. De plus, la richesse gamma, qui représente l'ensemble des espèces trouvées dans les quadrats d'un site, montre une tendance générale de perte de richesse au cours des 30 années d'inventaire, se rapprochant ainsi de ce qui est attendu. Enfin, bien que les travaux de De Grandpré *et al.*, (1993) aient montré que certaines espèces commencent

à disparaître 26 ans après un feu, corroborant en partie nos résultats. Ce phénomène ne suffit pas à expliquer à lui seul la perte d'espèces observée dans nos inventaires. En effet, nos résultats montrent que la dynamique de la composition végétale du sous-bois est bien plus complexe et semble être influencée par d'autres facteurs au-delà du temps écoulé depuis le dernier feu, y compris les interactions spécifiques entre espèces et les conditions environnementales locales, et les perturbations secondaires.

Effectivement, tous les résultats de notre étude ne correspondent pas exactement à ce schéma. Tout d'abord, les résultats de la richesse spécifique moyenne des quadrats de plantes vasculaires montrent peu de changement, que ce soit entre différents sites ou au fil du temps au sein d'un même site. Par exemple, en 1991, lors de la première année d'inventaire, la richesse spécifique moyenne par quadrat de tous les sites était très similaire, à l'exception d'un site coniférien (1797). Ensuite, l'analyse en coordonnées principales de l'année 1991 (Fig. 2), montre des sites avec des âges très différents plutôt que regroupés en fonction de la date du feu et/ou du couvert forestier, tels que « conifère âgé » et « feuillus-jeune ». Enfin, l'évolution temporelle de la diversité montre que des sites conifériens présentent une richesse spécifique moyenne par quadrat plus élevée que des sites avec un couvert feuillu (p. ex. : 1760 en 1991), donc l'inverse du patron prévu.

L'analyse de la composition des communautés (Fig. 6) met en évidence deux tendances principales au fil du temps. Premièrement, une perte de diversité, illustrée par le déplacement des quadrats vers le quadrant inférieur à droite. Deuxièmement, le développement significatif de la strate d'arbustes avec deux espèces distinctes. La première dans les forêts conifériennes avec *Taxus canadensis*, et la seconde dans les forêts feuillues et mixtes avec *Acer spicatum*. Les pourcentages de recouvrement des groupes structurels révèlent des variations entre les sites et années d'inventaire, généralement marqué par une dominance des herbacés ou des arbustes. Le recouvrement par les herbacées a tendance à diminuer à mesure que celui des arbustes (*A. spicatum* ou *T. canadensis*) augmente. Cette dynamique s'explique par le fait que les

arbustes créent un couvert qui limite la lumière atteignant le sous-bois et donc l'établissement d'herbacée (Royo & Carson, 2006). De plus, Markgraf *et al.*, (2020) ont montré que l'hétérogénéité du paysage forestier favorise la diversité des arbustes au détriment des semis d'arbres, créant des microhabitats favorables à ces arbustes, mais pouvant limiter les niches écologiques disponibles pour les semis d'arbres.

Avec un couvert forestier passant de feuillus à conifériens, une diminution de la diversité du sous-bois est logique, puisque ce type de couvert est moins favorable au développement des herbacés (Légaré *et al.*, 2002 ; Barbier *et al.*, 2006 ; Hart & Chen, 2006). Cependant, la richesse des sites ne diminue pas de manière constante, puisque des augmentations plus ou moins importantes sont observées pour certains sites et années. Le manque de cohérence dans la diversité de la végétation du sous-bois et les années de feux pourrait être expliqué par plusieurs facteurs. Une autre explication pourrait être la combinaison de l'histoire des sites et les épidémies d'insecte. Comme le souligne De Grandpré *et al.*, (1993), les épidémies de tordeuses des bourgeons d'épinette peuvent influencer la trajectoire de la dynamique du sous-bois en créant des ouvertures dans la canopée. Ces ouvertures peuvent à la fois favoriser la diversité des plantes de sous-bois (De Grandpré *et al.*, 1993), mais également favoriser les espèces déjà présentes qui peuvent accroître leur présence et dominer le site (Kembell *et al.*, 2005).

1.4.2.2 Les épidémies d'insectes

Avec l'allongement du cycle des feux dans la zone d'études, les perturbations secondaires comme les épidémies d'insectes ont de plus en plus d'importance dans la modification (ouverture et fermeture) du couvert forestier. La végétation de sous-bois réagit de manière distincte à chaque type de perturbation qu'elle subit (Kembell *et al.*, 2005). Les épidémies d'insectes causent une défoliation sélective des arbres hôtes, créant ainsi des ouvertures de tailles variables dans la canopée forestière. Les deux

types d'épidémies présentes sur les sites sont la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) qui ciblent les peuplements conifériens dominés par le sapin baumier et la livrée des forêts dans les peuplements feuillus dominés par le peuplier faux-tremble.

Les épidémies d'insectes sont reconnues pour avoir un impact positif sur la végétation de sous-bois (Kembell *et al.*, 2005, Hart & Chen 2006). En effet, en créant des ouvertures dans le couvert forestier, elles vont entraîner une augmentation des ressources de lumière et de nutriments (Hart & Chen 2006). Ces épidémies, en particulier la TBE ont favorisé l'émergence d'une richesse et d'une diversité comparables à celles observées sur des sites en début de succession sous couvert feuillu, sur certains sites conifériens tels que le site 1760 en 1991.

Les épidémies de TBE pourraient expliquer une partie des résultats atypiques de 1991, qui ne correspondent pas aux attentes de la chronoséquence, en ce qui concerne la richesse spécifique et la composition du sous-bois. En effet, ces épidémies ont été récurrentes sur les sites étudiés (Morin *et al.*, 1993; Fig. 13), dont la plus sévère s'est produite entre 1972 et 1987, entraînant la mort de plus de 56 % des sapins baumiers de la FERLD (Bergeron *et al.*, 1995). Les années d'inventaire de 1991 et 2005 indiquent les niveaux les plus élevés de richesse gamma (Fig. 6) et une diversité accrue (Fig. 5). Même si les résultats montrent l'effet à long terme des épidémies de TBE sur la richesse et la composition des plantes de sous-bois, il est important de noter que la distribution des perturbations de TBE peut être très hétérogène spatialement (Martin *et al.*, 2021b). Cette hétérogénéité spatiale implique que l'impact des épidémies de TBE peut varier considérablement selon les sites. Par ailleurs, il est donc possible que l'impact des épidémies de livrée des forêts, qui ont principalement touché les deux sites feuillus de la chronoséquence (1944 et 1964) dans notre zone d'étude, ne soit pas uniforme comme les épidémies de TBE. Il est nécessaire de considérer cette hétérogénéité spatiale dans l'analyse des effets à long terme de ces perturbations.

Elles ont également entraîné une augmentation de la strate des arbustes. Les ouvertures croissantes du couvert forestier, engendrées par ces épidémies, favorisent la croissance de certaines espèces préexistantes (Kembell *et al.*, 2005, De Grandpré *et al.*, 2011). C'est particulièrement le cas pour deux arbustes : l'érable à épis, qui profite des espaces lumineux pour croître rapidement, coloniser et dominer le milieu. De même que l'if du Canada, une espèce se propageant largement par voie végétative, dont le marcottage (Windels & Flaspohler, 2011), ce qui contribue à son expansion rapide dans les sites et sont entré en compétition avec la végétation de sous-bois. Les résultats de cette étude ont mis en évidence leur influence significative sur la dynamique et la composition des sites, notamment dans les sites feuillus pour l'érable à épis et dans les sites conifériens pour l'if du Canada. De plus, leurs fortes présences et compétitivités peuvent contribuer à la diminution de la richesse et de la diversité. En effet, lorsque le pourcentage de recouvrement des arbustes augmentant, celui des herbacées tend à diminuer (Fig. 8 B). Par ailleurs, dans leur étude De Grandpré *et al.*, (1993) ont expliqué que la forte présence de l'if du Canada est attribuable au fait que certaines zones abritant cette espèce ont échappé aux incendies, favorisant ainsi une colonisation ultérieure plus rapide.

Les épidémies ont un impact significatif sur la richesse des sites, contribuant aux variations observées. Elles participent également à la production variable de bois mort, bénéfique pour l'établissement et la diversité des bryophytes (Fig. 8D). Toutefois, la réaction de la végétation de sous-bois à ces épidémies est plus complexe à anticiper en raison de la diversité des plantes herbacées et de leurs différentes stratégies de vie (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Robert, 2004). Cette complexité se traduit par un effet prolongé sur la végétation de sous-bois, entravant sa stabilité en termes de richesse et de diversité. Ces épidémies peuvent également atténuer l'effet de la chronoséquence sur les résultats en réduisant l'écart de diversité entre les sites, renforçant ainsi l'impact spécifique de chaque type d'épidémie.

1.4.2.3 Variabilité stochastique

Outre les facteurs précédemment mentionnés, d'autres éléments biotiques et abiotiques exercent une influence sur la végétation de sous-bois, contribuant ainsi aux variations constatées dans les résultats de cette étude. Par exemple, la réaction des espèces de sous-bois aux ouvertures de la canopée peut varier en fonction de l'historique des perturbations du site, de la composition floristique préexistante ou encore de la proximité d'espèces envahissantes (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Hart & Chen, 2006). Les sites de la chronoséquence ont été soumis à d'autres incendies par le passé, en 1717 et/ou en 1760 (Bergeron, 2000). Ces feux successifs peuvent influencer la banque de graines des arbres et des plantes de sous-bois, impactant ainsi leur régénération.

Les effets de la TBE semblent influencer la richesse des espèces, en particulier dans les peuplements conifériens où les ressources lumineuses et nutritives sont plus limitées. Cependant, il est important de souligner que l'attribution précise de ces effets à la TBE n'est pas entièrement claire dans notre analyse. Les impacts observés sur la richesse et la composition du sous-bois pourraient résulter d'une combinaison de perturbations et d'autres facteurs environnementaux. En effet, le régime des perturbations secondaires des forêts boréales de l'est du Canada est probablement plus complexe que ce qui est actuellement décrit (Martin *et al.*, 2018). Une évaluation plus approfondie est nécessaire pour clarifier ces attributions.

1.4.3 Les bryophytes

Les bryophytes jouent un rôle essentiel dans l'écosystème boréal en termes de biodiversité et de contributions fonctionnelles (Turetsky *et al.*, 2012 ; Fenton *et al.*, 2015). Les résultats de l'étude confirment les hypothèses initiales, montrant une plus grande richesse de bryophytes dans les microhabitats par rapport aux habitats de type terricole. De plus, le site avec la plus ancienne perturbation par le feu (1760) affiche la plus grande richesse (spécifique et gamma) de bryophytes, tous groupes fonctionnels

confondus, ce qui corrobore les résultats de l'étude de De Grandpré *et al.*, (1993). Cette plus grande richesse peut s'expliquer par la présence de conifères qui fournissent des conditions d'établissement plus favorables aux bryophytes qu'aux plantes vasculaires (Barbé *et al.*, 2020 ; Noualhaguet *et al.*, 2023). Cependant, ce n'est pas le seul facteur qui peut expliquer cette richesse élevée puisque le site de 1944 qui est principalement composé de feuillus a une richesse spécifique pratiquement similaire au site de 1760. En effet, l'autre élément important pour la diversité et la richesse des bryophytes est la présence de divers types de microhabitats tels que des types différents de bois mort allant du bois mort dur au bois mort presque décomposé (Cole *et al.*, 2008).

Les microhabitats de type bois-mort sont un des éléments importants pour l'installation et la diversité des bryophytes en forêt boréale mixte (Cole *et al.*, 2008 ; Barbé *et al.*, 2020). Cela s'est particulièrement remarqué avec le site de 1944, qui présente une richesse supérieure au site de 1847, et très peu de différence avec celui de 1760. Alors qu'on s'attendait à ce que ce soit ce site qui présente la richesse la plus faible. Une augmentation similaire de richesse a été observée par Opoku-Nyame *et al.*, (2021) après une augmentation de bois mort créé par la coupe partielle. Les quantités de bois mort que l'on retrouve dans ce site sont probablement dues à deux éléments. D'une part, les épidémies de livrées de forêt qui ont touché le site de 1944 ont favorisé la création d'une quantité de bois morts non négligeables, propices à l'établissement de nombreuses bryophytes, en particulier des hépatiques de bois mort. D'autre part, les peuplements de trembles sont généralement très denses, il y a un apport constant de bois mort dû à l'éclaircie naturelle. De plus, les arbres sont tous près de leur longévité moyenne (70 à 90 ans) et une partie du bois mort est donc lié à la mortalité naturelle induite ou non par la livrée.

Par ailleurs, les épidémies d'insecte en créant des ouvertures dans la canopée pourraient par exemple diminuer l'humidité du sous-bois, qui est un facteur important pour les bryophytes. Ajouter des données sur ce paramètre pourrait s'avérer utile pour

compléter l'étude. De plus, des analyses reliant les bryophytes aux divers types de microhabitats auraient permis d'obtenir un portrait, notamment pour identifier ceux qui accueillent le plus de diversité. Ces résultats pourraient servir à prioriser certains types de microhabitats dans les plans d'aménagement forestier.

1.4.4 Conclusion

Le couvert forestier et la végétation de sous-bois sont en interaction continue et s'influencent mutuellement. Les résultats de cette étude montrent que le type de canopée (feuillu ou coniférienne), de même que l'ouverture et la fermeture de la canopée à la suite des perturbations secondaires sont les facteurs principaux qui influencent la dynamique de la végétation de sous-bois en forêt boréale mixte. Les changements dans la canopée sont contrôlés par la succession du peuplement forestier après feu, passant de conifères à feuillus. Cependant, les épidémies d'insecte telles que la TBE ou la livrée des forêts viennent modifier la succession et la structure du couvert forestier et donc de manière indirecte influencent la végétation de sous-bois. La réaction du sous-bois varie également selon plusieurs facteurs, comme l'histoire du site, les perturbations et leur intensité, ainsi que la composition du couvert forestier et la végétation de sous-bois, avant et pendant la perturbation (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Hart & Chen, 2006). En effet, la composition avant la perturbation va influencer la trajectoire de régénération des espèces pour ces différentes strates (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Kembell *et al.*, 2005). Certaines espèces déjà présentes peuvent profiter de l'espace libéré par les perturbations pour accroître leurs présences, au détriment d'autres espèces. Tous ces éléments rendent la compréhension de la dynamique du sous-bois complexe. L'étude confirme également que la diversité des microhabitats de types bois-mort est importante pour le maintien de la diversité des bryophytes.

Comme toute étude, celle-ci présente certaines limites. Tout d'abord, son échelle se restreint à une partie de la région avec seulement une seule réplification des années de

feu. Il est possible que les sites échantillonnés ou la méthode d'échantillonnage n'aient pas permis de représenter de manière précise l'abondance réelle de certaines espèces dans l'ensemble des peuplements. En disposant de plusieurs répliques des sites, l'échelle de l'étude pourrait être élargie pour obtenir une vision plus globale. De plus, l'intégration de certaines données environnementales telle que des mesures de température, de lumière ou d'humidité aurait pu compléter l'étude. Pour la partie concernant les bryophytes, des analyses associant les bryophytes identifiées et les caractéristiques des microhabitats sur lesquelles elles ont été trouvées auraient permis d'obtenir plus d'information sur les microhabitats à prioriser en conservation et dans les plans d'aménagement écosystémique.

La végétation qui croît sous couvert forestier est sensible à l'ouverture de canopée provoquée par ces épidémies et en garde des traces sur plusieurs années. L'évaluation de l'intensité d'une épidémie d'insectes est généralement basée sur la réaction du peuplement forestier, en particulier en ce qui concerne ses mécanismes de régénération (Oliver & Larson, 1996). Bien que ces perturbations n'affectent directement que les arbres, elles ont des répercussions indirectes sur la végétation de sous-bois. L'échelle utilisée pour mesurer l'intensité de la perturbation pourrait donc ne pas être adaptée pour décrire pleinement son impact sur le sous-bois (Robert, 2004). De plus, en raison de sa grande diversité, le sous-bois réagit plus rapidement aux épidémies que le couvert forestier, le rendant ainsi plus sensible. La végétation de sous-bois pourrait être utile pour décrire d'une nouvelle manière les perturbations naturelles, et en particulier les épidémies d'insectes. Le sous-bois pourrait donc fournir des informations complémentaires au taux de défoliation du couvert que l'on identifie déjà, sur l'intensité des perturbations qui sont des variables essentielles dans la mise en place de l'aménagement écosystémique. Il pourrait être donc utile de mieux intégrer la végétation de sous-bois dans les plans d'aménagement forestiers qui visent le maintien de la biodiversité, et pour cela il est donc important de tenir en compte de l'ensemble des perturbations naturelles et pas seulement du feu.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de l'étude était d'analyser les mécanismes qui entraînent des changements dans la végétation de sous-bois en forêt boréale mixte après des perturbations naturelles successives, dans une chronoséquence de 260 ans. En outre, l'étude a inventorié pour la première fois dans cette zone les bryophytes, sur deux échelles d'habitats (microhabitat et terricole). Les principaux résultats mettent en évidence l'impact des changements dans l'ouverture de la canopée, liés à la succession naturelle post-feux et aux épidémies d'insectes, sur la dynamique des plantes vasculaires de sous-bois en forêt boréale mixte. Habituellement, la succession forestière post-incendie entraîne une transition de la dominance des feuillus vers celle des conifères, affectant la diversité et l'abondance des plantes vasculaires et invasculaires du sous-bois (Légaré *et al.*, 2001 ; Chipman & Johnson, 2002 ; Barbier *et al.*, 2008). Ensuite, l'augmentation des conifères, en particulier l'*Abies balsamea*, entraîne généralement une diminution de la diversité du sous-bois (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Hart & Chen, 2006).

Cependant, notre étude, menée grâce à 30 années d'inventaire, révèle des résultats irréguliers par rapport aux attentes classiques, principalement des variations de richesse spécifique moyenne et des schémas inattendus dans la composition des plantes de sous-bois. Une partie de ces variations peut s'expliquer par la présence d'épidémies d'insectes, qui ont sévi dans l'aire d'étude. En créant des ouvertures dans la canopée, elles entraînent une augmentation des ressources lumineuses et nutritives dans le sous-bois (Kembell *et al.*, 2005), favorisant dans certains cas la diversité de la végétation de sous-bois (De Grandpré *et al.*, 1993). Ces épidémies d'insectes jouent un rôle essentiel dans la dynamique forestière, avec le maintien et la régénération de la diversité végétale du sous-bois, ainsi qu'à la résilience des vieilles forêts (De Grandpré *et al.*, 1993 ; Martin *et al.*, 2019). Elles ont des impacts visibles à long terme sur la richesse et la composition des plantes de sous-bois.

Néanmoins, le régime des perturbations secondaires dans les forêts boréales est certainement plus complexe que ce qui est décrit actuellement (Martin *et al.*, 2018). Les perturbations secondaires génèrent des impacts variés principalement à travers un paysage composé de vieilles forêts (Martin *et al.*, 2019). Il est donc important de tenir compte de l'hétérogénéité croissante des sites ayant des forêts vieillissantes, ce qui joue un rôle déterminant dans les dynamiques observées. Cette variabilité interne peut compliquer l'interprétation des résultats obtenus à partir d'un nombre limité de sites par feu, qui pourraient ne pas refléter la complexité des forêts post-feu.

Les résultats montrent également que l'utilisation d'une chronoséquence pour étudier la végétation de sous-bois ne permet pas de mesurer l'effet du temps depuis le dernier feu sur la végétation, mais permet plutôt d'observer et comprendre un ensemble d'évènements qui ont touché la végétation de sous-bois. Par ailleurs, la végétation de sous-bois pourrait être utile pour décrire d'une nouvelle manière les épidémies d'insectes. En général, on identifie l'intensité des épidémies d'insectes par les taux de défoliation du couvert forestier, sans tenir compte du sous-bois. Or, ce dernier pourrait permettre d'évaluer la sévérité de ces épidémies, sur le long terme, puisqu'on a remarqué qu'il était sensible à l'ouverture provoquée par ces épidémies et garde des traces sur plusieurs années.

L'aménagement écosystémique vise le maintien de la biodiversité tout en s'inspirant des perturbations naturelles (Gauthier *et al.*, 2008). Il est donc important de prendre en compte l'ensemble des effets complexes de toutes perturbations naturelles qui touchent la forêt et pas seulement des incendies dans les différentes pratiques forestières. De plus, avec l'allongement du cycle des feux dans la région d'étude (Bergeron *et al.*, 2004), les épidémies d'insecte ont de plus en plus d'importance dans la dynamique de la végétation de sous-bois.

Comme toute étude, celle-ci présente certaines limites. Tout d'abord, son échelle se restreint à une partie de la région avec seulement une seule réplique des années de

feu. Il est possible que les sites échantillonnés ou la méthode d'échantillonnage n'aient pas permis de représenter de manière précise l'abondance réelle de certaines espèces dans l'ensemble des peuplements. En disposant de plusieurs répliques des sites, l'échelle de l'étude pourrait être élargie pour obtenir une vision plus globale. De plus, l'intégration de certaines données environnementales telles que des mesures de température, de lumière ou d'humidité aurait pu compléter l'étude.

Les principaux résultats, portant sur l'étude des bryophytes, montrent une plus grande richesse dans des sites offrant une plus grande quantité et diversité de microhabitats, comme les différents types de bois mort. Ces microhabitats sont influencés par l'apport de bois mort lié d'une part par la succession naturelle en lien avec le temps écoulé depuis le dernier feu, et par les épidémies d'insecte. En effet, les épidémies d'insectes pourraient également avoir favorisé la création de ce bois mort propice aux bryophytes en entraînant la mort des arbres touchés. Des analyses plus détaillées qui lient cet inventaire des bryophytes et la description de leurs microhabitats pourraient guider les plans d'aménagement forestier, pour savoir quels types de microhabitats devraient être conservés et/ou recréés lors de la régénération des sites après des coupes forestières pour favoriser la régénération. Néanmoins, les épidémies d'insectes pourraient influencer négativement l'habitat des bryophytes. Au vu de l'importance des épidémies sur les plantes vasculaires de sous-bois, les futures études pourraient s'interroger sur l'impact qu'elles ont sur le cycle de l'eau en relation avec les bryophytes. En effet, les bryophytes jouent un rôle majeur dans ce cycle en forêt boréale, de plus elles ont besoin d'une certaine humidité pour s'installer et dépendent de l'eau pour la reproduction et pour maintenir leur turgescence. Les ouvertures dans la canopée forestière engendrées par ces épidémies ont un impact non seulement sur la lumière et la température au niveau du sol, mais également sur la circulation de l'eau. Cette modification peut altérer la quantité d'eau atteignant le sous-bois, modifier l'humidité, affecter le phénomène d'évapotranspiration, ou encore le ruissèlement. La modification de tous ces paramètres

sur l'habitat des bryophytes pourrait potentiellement modifier leurs diversités et abondances en forêt boréale mixte.

**ANNEXE A - NOMS DES ESPÈCES ET CODE TROUVÉ DANS LA PARTIE
PLANTES VASCULAIRES**

Espèces	Code	Groupe
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill	ABIBAL	arbre
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	BETPAP	arbre
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	PICGLA	arbre
<i>Populus tremuloides</i> Michx.	POPTRE	arbre
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	PINBAN	arbre
<i>Thuja occidentalis</i> L.	THUOCC	arbre
<i>Acer spicatum</i> Lam.	ACESPI	arbuste
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	ALUINC	arbuste
Amelanchier spp.	AME	arbuste
<i>Cornus stolonifera</i> Michx.	CORSTO	arbuste
<i>Corylus cornuta</i> Marshall	CORCOR	arbuste
<i>Diervilla lonicera</i> Mill.	DIELON	arbuste
<i>Lonicera canadensis</i> Bartram ex Marshall	LONCAN	arbuste
<i>Lonicera hirsuta</i> Eaton	LONHIR	arbuste
<i>Prunus virginiana</i> Mill.	PRUVIR	arbuste
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	ROSACI	arbuste
<i>Rubus idaeus</i> L.	RUBIDA	arbuste
<i>Ribes glandulosum</i> Grauer	RIBGLA	arbuste
<i>Ribes lacustre</i> (Pers.) Poir.	RIBLAC	arbuste
<i>Ribes triste</i> Pall.	RIBTRI	arbuste
<i>Sambucus racemosa</i> L.	SAMRAC	arbuste
<i>Sorbus americana</i> Marshall	SORAME	arbuste
<i>Sorbus decora</i> (Sarg.) C.K.Schneid.	SORDEC	arbuste
<i>Taxus canadensis</i> Marshall	TAXCAN	arbuste
<i>Viburnum edule</i> (Michx.) Raf.	VIBEDU	arbuste

<i>Vaccinium</i> spp.	VAC	arbuste
<i>Actaea rubra</i> (Aiton) Willd.	ACTRUB	herbacée
<i>Aralia nudicaulis</i> L.	ARANUD	herbacée
<i>Eurybia macrophylla</i> (L.) Cass.	EURMAC	herbacée
<i>Aster</i> spp.	AST	herbacée
<i>Carex</i> spp.	CAR	herbacée
<i>Clintonia borealis</i> (Aiton) Raf.	CLIBOR	herbacée
<i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisb.	COPTRI	herbacée
<i>Corallorhiza maculata</i> (Raf.) Raf.	CORMAC	herbacée
<i>Cornus canadensis</i> L.	CORCAN	herbacée
<i>Circaea alpina</i> L.	CIRALP	herbacée
<i>Equisetum</i> spp.	EQU	herbacée
<i>Fragaria virginiana</i> Mill.	FRAVIR	herbacée
<i>Galium asprellum</i> Michx.	GALASP	herbacée
<i>Galium triflorum</i> Michx.	GALTRI	herbacée
<i>Goodyera repens</i> (L.) R.Br.	GOOREP	herbacée
Graminée spp.	GRA	herbacée
<i>Impatiens capensis</i> Meerb.	IMPCAP	herbacée
<i>Linnaea borealis</i> L.	LINBOR	herbacée
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	LYA	herbacée
<i>Lycopodium lagopus</i> (Laest. ex Murray) G.Mey.	LYL	herbacée
<i>Lysimachia borealis</i> (Raf.) U.Manns & Anderb.	LYSBOR	herbacée
<i>Huperzia lucidula</i> (Michx.) Trevis.	HUPLUC	herbacée
<i>Dendrolycopodium obscurum</i> (L.) A.Haines	DENOBS	herbacée
<i>Maianthemum canadense</i> Desf.	MAICAN	herbacée
<i>Mertensia paniculata</i> (Aiton) G.Don	MERPAN	herbacée

<i>Mitella nuda</i> L.	MITNUD	herbacée
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A.Gray	MONUNI	herbacée
<i>Pyrola asarifolia</i> Michx.	PYRASA	herbacée
<i>Pyrola elliptica</i> Nutt.	PYRELL	herbacée
<i>Pyrola minor</i> L.	PYRMIN	herbacée
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	PYRROT	herbacée
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	ORTVER	herbacée
<i>Pyrola virens</i> L.	PYRVER	herbacée
<i>Rubus pubescens</i> Raf.	RUBPUB	herbacée
<i>Solidago canadensis</i> L.	SOLCAN	herbacée
<i>Solidago rugosa</i> Mill.	SOLRUG	herbacée
<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.	STRAMP	herbacée
<i>Streptopus lanceolatus</i> (Aiton) Reveal & Keener	STRLAN	herbacée
<i>Trillium cernuum</i> L.	TRICER	herbacée
<i>Viola</i> spp.	VIO	herbacée
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	ATHFIL	fougère
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P.Fuchs	DRYCAR	fougère
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	GYMDRY	fougère
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	PTEAQU	fougère
Mousse spp	MOS	mousse

**ANNEXE B - ACOMPARAISON DE LA COMPOSITION EN ESPÈCES DES
SITES ENTRE 1991 ET 2021**

Les espèces présentes que pour une année sont en **gras**.

	1991	2021
1760	<i>Abies balsamea</i> <i>Picea glauca</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Thuja occidentalis</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Cornus stolonifère</i> <i>Corylus cornuta</i> <i>Lonicera canadensis</i> <i>Rosa acicularis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Viburnum edule</i> Vaccinium spp <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> <i>Clintonia borealis</i> <i>Coptis trifolia</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Circaea alpina</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> <i>Galium triflorum</i> <i>Goodyera repens</i> Graminée spp <i>Linnaea borealis</i> <i>Huperzia lucidula</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Pyrola rotundifolia</i> <i>Rubus pubescens</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i> Viola spp	<i>Abies balsamea</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Thuja occidentalis</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Corylus cornuta</i> <i>Lonicera canadensis</i> <i>Sorbus americana</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Viburnum edule</i> Vaccinium spp <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> Carex spp <i>Clintonia borealis</i> <i>Coptis trifolia</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Galium triflorum</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Lycopodium annotinum</i> <i>Huperzia lucidula</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Pyrola elliptica</i> <i>Rubus pubescens</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i> Viola spp mousse spp

	mousse spp	
	1991	2021
1797	<i>Abies balsamea</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Thuja occidentalis</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Alnus incana</i> <i>Rosa acicularis</i> <i>Taxus canadensis</i> Vaccinium spp <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> <i>Clintonia borealis</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> <i>Galium triflorum</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Huperzia lucidula</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Orthilia secunda</i> <i>Ribes lacustre</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Viola spp</i> mousse spp	<i>Abies balsamea</i> <i>Picea glauca</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Thuja occidentalis</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Corylus cornuta</i> <i>Rosa acicularis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> <i>Clintonia borealis</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i> <i>Viola spp</i> mousse spp
	1991	2021
1823	<i>Abies balsamea</i> <i>Betula papyrifera</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Acer spicatum</i> Amelanchier spp <i>Lonicera canadensis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Viburnum edule</i> Vaccinium spp <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i>	<i>Abies balsamea</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Thuja occidentalis</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Lonicera canadensis</i> <i>Sorbus americana</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Maianthemum canadense</i>

	<i>Clintonia borealis</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Diervilla lonicera</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i> Viola spp mousse spp	<i>Mitella nuda</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> mousse spp
	1991	2021
1847	Pas de donnée pour cette année	<i>Abies balsamea</i> <i>Picea glauca</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Thuja occidentalis</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Lonicera canadensis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Clintonia borealis</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Galium triflorum</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Ribes lacustre</i> <i>Rubus pubescens</i> <i>Lysimachia borealis</i> Viola spp <i>Gymnocarpium dryopteris</i> mousse spp
	1991	2021
1870	<i>Abies balsamea</i> <i>Picea glauca</i> <i>Populus tremuloides</i>	<i>Abies balsamea</i> <i>Picea glauca</i> <i>Populus tremuloides</i>

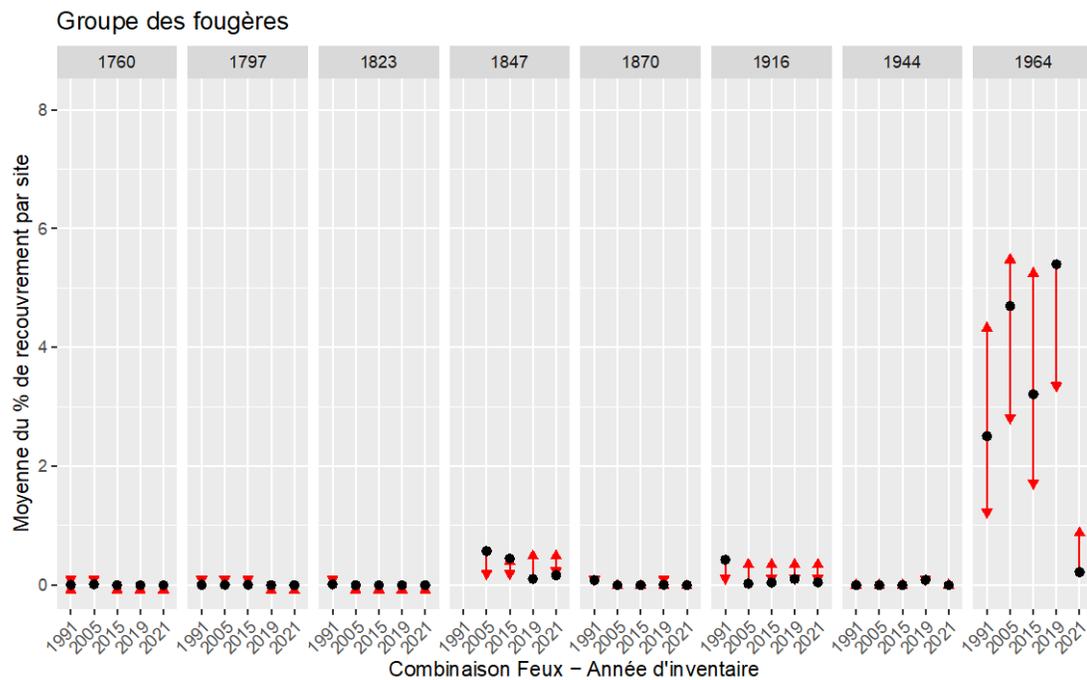
	<p><i>Acer spicatum</i> <i>Alnus incana</i> Amelanchier spp <i>Corylus cornuta</i> <i>Lonicera canadensis</i> <i>Rosa acicularis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Viburnum edule</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> <i>Clintonia borealis</i> <i>Coptis trifolia</i> <i>Corallorhiza maculata</i> <i>Diervilla lonicera</i> Equisetum spp <i>Goodyera repens</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Lycopodium annotinum</i> <i>Huperzia lucidula</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Pteridium aquilinum</i> <i>Pyrola minor</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i> <i>Viola spp</i> mousse spp</p>	<p><i>Acer spicatum</i> <i>Corylus cornuta</i> <i>Lonicera canadensis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> Aster spp <i>Clintonia borealis</i> <i>Coptis trifolia</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Galium triflorum</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i> <i>Viola spp</i> mousse spp</p>
	1991	2021
1916	<p><i>Abies balsamea</i> <i>Betula papyrifera</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Amelanchier sp</i> <i>Cornus stolonifère</i> <i>Rosa acicularis</i> <i>Sorbus americana</i></p>	<p><i>Abies balsamea</i> <i>Picea glauca</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Corylus cornuta</i> <i>Lonicera canadensis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Viburnum edule</i></p>

	<i>Taxus canadensis</i> <i>Viburnum edule</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> Equisetum spp <i>Galium triflorum</i> Goodyera repens <i>Linnaea borealis</i> <i>Mertensia paniculata</i> <i>Mitella nuda</i> Pyrola minor <i>Orthilia secunda</i> <i>Ribes lacustre</i> Ribes triste <i>Rubus pubescens</i> <i>Lysimachia borealis</i> <i>Viola spp</i> <i>Gymnocarpium dryopteris</i> mousse spp	<i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> Clintonia borealis <i>Cornus canadensis</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> <i>Galium triflorum</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Orthilia secunda</i> <i>Ribes lacustre</i> <i>Rubus pubescens</i> Streptopus lanceolatus <i>Lysimachia borealis</i> <i>Viola spp</i> <i>Gymnocarpium dryopteris</i> mousse spp
	1991	2021
1944	Betula papyrifera <i>Acer spicatum</i> <i>Corylus cornuta</i> <i>Rosa acicularis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Viburnum edule</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> <i>Clintonia borealis</i> <i>Coptis trifolia</i> <i>Cornus canadensis</i> Equisetum spp Graminée spp Linnaea borealis	Abies balsamea Picea glauca Populus tremuloides <i>Acer spicatum</i> <i>Corylus cornuta</i> Lonicera canadensis <i>Rosa acicularis</i> <i>Taxus canadensis</i> <i>Viburnum edule</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> Aster spp <i>Clintonia borealis</i> <i>Coptis trifolia</i>

	<i>Maianthemum canadense</i> <i>Mertensia paniculata</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Pyrola rotundifolia</i> <i>Ribes lacustre</i> <i>Ribes triste</i> <i>Rubus pubescens</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i> Viola spp mousse spp	<i>Cornus canadensis</i> <i>Equisetum sp</i> <i>Galium asprellum</i> <i>Galium triflorum</i> <i>Dendrolycopodium obscurum</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Rubus pubescens</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i> Viola spp mousse spp
	1991	2021
1964	<i>Abies balsamea</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Cornus stolonifère</i> <i>Actaea rubra</i> <i>Aralia nudicaulis</i> <i>Eurybia macrophylla</i> Aster spp <i>Clintonia borealis</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> Equisetum spp <i>Galium asprellum</i> <i>Galium triflorum</i> Graminée spp <i>Impatiens capensis</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Mertensia paniculata</i> <i>Mitella nuda</i> <i>Ribes lacustre</i> <i>Ribes triste</i> <i>Rubus pubescens</i> <i>Streptopus lanceolatus</i> <i>Lysimachia borealis</i>	<i>Populus tremuloides</i> <i>Acer spicatum</i> <i>Alnus incana</i> <i>Corylus cornuta</i> <i>Lonicera canadensis</i> <i>Lonicera hirsuta</i> <i>Prunus virginiana</i> <i>Rosa acicularis</i> <i>Rubus idaeus</i> <i>Viburnum edule</i> Carex spp <i>Dryopteris carthusiana</i> <i>Fragaria virginiana</i> Graminée spp <i>Maianthemum canadense</i> <i>Pyrola elliptica</i> <i>Ribes glandulosum</i> <i>Ribes lacustre</i> <i>Ribes triste</i> <i>Rubus pubescens</i> <i>Lysimachia borealis</i> <i>Trillium cernuum</i> <i>Sambucus racemosa</i>

	Viola spp <i>Athyrium filix-femina</i> mousse spp	mousse spp
--	--	------------

ANNEXE C - RÉSULTAT DE L'ANOVA ET DES EMMEANS POUR LE GROUPE DES FOUGÈRES (FIGURE 9)



ANNEXE D - LISTE DES BRYOPHYTES TROUVÉ

<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Anastrophyllum hellerianum</i> (Müll.Hal.) Grolle
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schreb.) Loeske
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dumort.
<i>Brachythecium acuminatum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.
<i>Brachythecium acutum</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Brachythecium albicans</i> (Sw. ex Hedw.) Schimp.
<i>Brachythecium campestre</i> (Sw. ex Hedw.) Schimp.
<i>Brachythecium curtum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.
<i>Brachythecium erythrorrhizon</i> (Brid.) Paris
<i>Brachythecium falcatum</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Brachythecium laetum</i> (Schleich. ex Schwägr.) Bruch & Schimp.
<i>Brachythecium plumosum</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Brachythecium populeum</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Brachythecium reflexum</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Brachythecium starkii</i> (Lesq.) A. Jaeger
<i>Brachythecium velutinum</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Brotherella recurvans</i> (Hedw.) Hedenäs
<i>Bryhnia novae-angliae</i> (Sull. & Lesq.) Grout
<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) H.A.Crum & L.E.Anderson
<i>Campylophyllum hispidulum</i> (Brid.) Brid.
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.
<i>Cephalozia leucantha</i> (Sw. ex Lindenb. & Gottsche) Schiffn.
<i>Cephalozia lunulifolia</i> (Dicks.) Dumort.
<i>Cephaloziella hampeana</i> (Nees & Gottsche) Schiffn.

<i>Cephaloziella rubella</i> (Nees & Mont.) Steph.
<i>Chiloscyphus coadunatus</i> (Sw. ex Lindenb.) Corda
<i>Chiloscyphus minor</i> (Lindb.) M. Fleisch.
<i>Chiloscyphus profundus</i> (Hedw.) Corda
<i>Dicranum flagellare</i> Hedw.
<i>Dicranum fulvum</i> Hedw.
<i>Dicranum fuscescens</i> Turn.
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.
<i>Dicranum ontariense</i> Kindb.
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.
<i>Dicranum undulatum</i> Hedw.
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen
<i>Frullania eboracensis</i> Gottsche ex Steph.
<i>Frullania oakesiana</i> Aust.
<i>Geocalyx graveolens</i> (Hook.) Brid.
<i>Harpanthus drummondii</i> (Hook. & Wilson) B.S.G.
<i>Herzogiella turfacea</i> (Sw. ex Brid.) Z.Iwats.
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.
<i>Hypnum curvifolium</i> Hedw.
<i>Hypnum imponens</i> Hedw.
<i>Hypnum pallescens</i> Hüb. ex Müll.Hal.
<i>Jamesoniella autumnalis</i> (Hook.) Steph.
<i>Jungermannia leiantha</i> (Ehrh.) Ehrh.
<i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.

<i>Lophozia ascendens</i> (Schrad. ex Lehm.) Dumort.
<i>Lophozia longidens</i> (Limpr.) R.M.Schust.
<i>Mnium spinulosum</i> (Hedw.) P. Beauv.
<i>Mnium stellare</i> (Schreb.) P. Beauv.
<i>Nowellia curvifolia</i> (Dicks.) Mitt.
<i>Orthotrichum anomalum</i> Hedw.
<i>Orthotrichum elegans</i> Brid.
<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.
Orthotrichum sp.
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr. ex Lindenb.) Lindenb.
<i>Plagiomnium ciliare</i> (Schleich. ex Schwägr.) T.J.Kop.
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.
<i>Plagiomnium drummondii</i> (Hook. & Grev.) T.J.Kop.
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.
<i>Plagiomnium medium</i> Lindb.
Plagiomnium spp.
<i>Plagiothecium ellepticum</i> (Brid.) Z.Iwats.
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) A. Jaeger
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Plagiothecium laetum</i> (Brid.) Z.Iwats.
<i>Platydictya subtilis</i> (Schleich. ex Brid.) Ochyra
<i>Platygyrium repens</i> (Sw.) Schimp.
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.
Polia spp.
<i>Pseudocampyllum radicale</i> (Hedw.) T.J.Kop.
<i>Ptilidium ciliare</i> (Hedw.) De Not.
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Sw.) Hampe

<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.
<i>Pylaisia selwynii</i> (Dicks.) Mitt.
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.
<i>Rhynchostegium serrulatum</i> (Hedw.) Kindb.
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.
<i>Sanonia uncinata</i> (Hedw.) Loeske
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Allen, B. H. (2005). *Maine mosses: Drummondiaceae-Polytrichaceae*. New York Botanical Garden.
- Andrew, M. E., Wulder, M. A., & Cardille, J. A. (2014). Protected areas in boreal Canada: a baseline and considerations for the continued development of a representative and effective reserve network. *Environmental Reviews*, 22(2), 135-160.
- Andrew, M. E., Wulder, M. A., & Cardille, J. A. (2014). Protected areas in boreal Canada: a baseline and considerations for the continued development of a representative and effective reserve network. *Environmental Reviews*, 22(2), 135-160.
- Barbé, M., Bouchard, M., & Fenton, N. J. (2020). Examining boreal forest resilience to temperature variability using bryophytes: forest type matters. *Ecosphere*, 11(8), e03232.
- Barbier, S., Gosselin, F., & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. *Forest ecology and management*, 254(1), 1-15.
- Beatty, S. W., & Sholes, O. D. (1988). Leaf litter effect on plant species composition of deciduous forest treefall pits. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(5), 553-559.
- Bergeron, Y. (1991). The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*, 72(6), 1980-1992.
- Bergeron, Y., & Dansereau, P. R. (1993). Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 827-832.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Joyal, C., & Morin, H. (1995). Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(8), 1375-1384.
- Bergeron, Y., & Leduc, A. (1998). Relationships between change in fire frequency and mortality due to spruce budworm outbreak in the southeastern Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 492-500.

- Bergeron, Y. 2000. «Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest». *Ecology*, vol. 81, no 6, p. 1500-1516.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., & Lesieur, D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian journal of forest research*, 31(3), 384-391.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B., & Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva fennica*, 36(1).
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., & Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85(7), 1916-1932.
- Bergeron, Y., & Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523.
- Bergeron, Y., Chen, H. Y., Kenkel, N. C., Leduc, A. L., & Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90(2), 202-213.
- Bond-Lamberty, B., & Gower, S. T. (2007). Estimation of stand-level leaf area for boreal bryophytes. *Oecologia*, 151(4), 584-592.
- Bouchard, M., Kneeshaw, D., & Bergeron, Y. (2006). Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology*, 87(9), 2319-2329.
- Bowman, D. M., Balch, J. K., Artaxo, P., Bond, W. J., Carlson, J. M., Cochrane, M. A., ... & Pyne, S. J. (2009). Fire in the Earth system. *Science*, 324(5926), 481-484.
- Brais, S., David, P., & Ouimet, R. (2000). Impacts of wild fire severity and salvage harvesting on the nutrient balance of jack pine and black spruce boreal stands. *Forest Ecology and Management*, 137(1-3), 231-243.
- Brandt, J. P. (2009). The extent of the North American boreal zone. *Environmental Reviews*, 17(NA), 101-161.
- Brandt, J. P., Flannigan, M. D., Maynard, D. G., Thompson, I. D., & Volney, W. J. A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: ecosystem processes, health,

- sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21(4), 207-226.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y., & Paré, D. (2011a). Effect of forest canopy composition on soil nutrients and dynamics of the understorey: mixed canopies serve neither vascular nor bryophyte strata. *Journal of Vegetation Science*, 22(6), 1105-1119.
- Cavard, X., Macdonald, S. E., Bergeron, Y., & Chen, H. Y. (2011b). Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understorey plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews*, 19(NA), 142-161.
- Chabot, M., Blanchet, P., Drapeau, P., Fortin, F., Gauthier, S., Imbeau, L., ... & Thiffault, E. (2009). Le feu en milieu forestier. *Manuel de Foresterie*. (Ed. PU Laval) pp, 1037-1090.
- Chávez, V., & Macdonald, S. E. (2010). The influence of canopy patch mosaics on understorey plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1067-1075.
- Chen, H. Y., & Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137-166.
- Chen, H. Y., Légaré, S., & Bergeron, Y. (2004). Variation of the understorey composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northern British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 82(9), 1314-1323.
- Chipman, S. J., & Johnson, E. A. (2002). Understorey vascular plant species diversity in the mixedwood boreal forest of western Canada. *Ecological Applications*, 12(2), 588-601.
- Cole, H. A., Newmaster, S. G., Bell, F. W., Pitt, D., & Stinson, A. (2008). Influence of microhabitat on bryophyte diversity in Ontario mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(7), 1867-1876.
- Côté, L., Brown, S., Paré, D., Fyles, J., & Bausch, J. (2000). Dynamics of carbon and nitrogen mineralization in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixedwood. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(8-9), 1079-1090.
- Dansereau, P. R., & Bergeron, Y. (1993). Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(1), 25-32.

- De Grandpré, L., Gagnon, D., & Bergeron, Y. (1993). Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 803-810.
- De Grandpre, L., & Bergeron, Y. (1997). Diversity and stability of understory communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology*, 777-784.
- De Grandpré, L., Morissette, J., & Gauthier, S. (2000). Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 791-800.
- 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.
- Grandpré, L. D., Waldron, K., Bouchard, M., Gauthier, S., Beaudet, M., Ruel, J. C., ... & Kneeshaw, D. D. (2018). Incorporating insect and wind disturbances in a natural disturbance-based management framework for the boreal forest. *Forests*, 9(8), 471.
- DeLuca, T. H., Zackrisson, O., Nilsson, M. C., & Sellstedt, A. (2002). Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, 419(6910), 917-920.
- Environnement Canada (2021). Données météorologique. Données historiques, Station de Mont-Brun. Page consulté le 6 mars 2021. [En ligne] URL : https://climat.meteo.gc.ca/historical_data/search_historic_data_f.html
- Faubert, J. (2012). *Flore des bryophytes du Québec-Labrador* (Vol. 1). Saint-Valérien, Québec: Société québécoise de bryologie.
- Fenton, N. J., & Frego, K. A. (2005). Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biolo*
- Fenton, N.J. & Bergeron, Y. (2006). Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science* 17: 65–76
- Fenton, N. J., & Bergeron, Y. (2008). Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological conservation*, 141(5), 1389-1399.

- Fenton, N.J., & Bergeron, Y. (2011). Dynamic old-growth forests? A case study of boreal black spruce forest bryophytes. *Silva Fennica*, 45(5), 983-994.
- Fenton, N. J., & Bergeron, Y. (2013). Stochastic processes dominate during boreal bryophyte community assembly. *Ecology*, 94(9), 1993-2006.
- Fenton, N. J., & Frego, K. A. (2005). Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological conservation*, 122(3), 417-430.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Kneeshaw, D., Drapeau, P., De Grandpré, L., Claveau, Y., & Paré, D. (2008). Aménagement forestier écosystémique. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, 13.
- Gilliam, F. S., & Roberts, M. R. (2003). Interactions between the herbaceous layer and overstory canopy of eastern forests. *The herbaceous layer in forests of eastern North America*. Oxford University Press, New York, New York, USA, 198-223.
- Gilliam, F. S. (2007). The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845-858.
- Hart, S. A., & Chen, H. Y. (2006). Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381-397.
- Hart, S. A., & Chen, H. Y. (2008). Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs*, 78(1), 123-140.
- Hély, C., Bergeron, Y., & Flannigan, M. D. (2000). Coarse woody debris in the southeastern Canadian boreal forest: composition and load variations in relation to stand replacement. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(5), 674-687.
- Humbert, L., Gagnon, D., Kneeshaw, D., & Messier, C. (2007). A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America. *Ecological indicators*, 7(1), 195-207.
- Johnson, E. A. (1996). Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. *Cambridge University Press*.
- Johnson, E. A., & Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology letters*, 11(5), 419-431.

- Johnstone, J. F., Chapin, F. S., Hollingsworth, T. N., Mack, M. C., Romanovsky, V., & Turetsky, M. (2010). Fire, climate change, and forest resilience in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(7), 1302-1312.
- Keeley, J. E. (2012). Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science*, 69(4), 445-453.
- Kemball, K. J., Wang, G. G., & Dang, Q. L. (2005). Response of understory plant community of boreal mixedwood stands to fire, logging, and spruce budworm outbreak. *Botany*, 83(12), 1550-1560.
- Kneeshaw, D. D., & Bergeron, Y. (1999). Spatial and temporal patterns of seedling and sapling recruitment within canopy gaps caused by spruce budworm. *Ecoscience*, 6(2), 214-222.
- Kneeshaw, D., Bergeron, Y., & Kuuluvainen, T. (2011). Forest ecosystem structure and disturbance dynamics across the circumboreal forest. *The Sage Handbook of Biogeography*. Sage, Los Angeles, 263-280.
- Kumar, P., Chen, H. Y., Searle, E. B., & Shahi, C. (2018a). Dynamics of understory biomass, production and turnover associated with long-term overstorey succession in boreal forest of Canada. *Forest ecology and management*, 427, 152-161.
- Kumar, P., Chen, H. Y., 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.
- Larsen, J.A., 1980. The Boreal Ecosystem. *Academic Press*, New York, NY.
- Leduc, A., Leduc, A., Kneeshaw, D., Maleki, K., & Bergeron, Y. (2021). Advancing and reversing succession as a function of time since fire and insect outbreaks: An 18 year in situ remeasurement of changes in forest composition. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12974.
- Légaré, S., Bergeron, Y., Leduc, A., & Paré, D. (2001). Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 79(9), 1019-1027.
- Légaré, S., Bergeron, Y., & Paré, D. (2002). Influence of forest composition on understory cover in boreal mixedwood forests of western Quebec. *Silva Fennica*, 36(1).

- Lindo, Z., & Gonzalez, A. (2010). The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. *Ecosystems*, 13(4), 612-627.
- MacDonald, G. B. (1995). The case for boreal mixedwood management: an Ontario perspective. *The Forestry Chronicle*, 71(6), 725-734.
- Macdonald, S. E., & Fenniak, T. E. (2007). Understory 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.
- Maleki, K., Marchand, P., Charron, D., Lafleur, B. & Y. Bergeron. (2021). A 249-yr chronosequence of forest plots from eight successive fires in the Eastern Canada boreal mixedwoods. *Ecology* 102(5): e03306 10.1002/ecy.3306.
- Markgraf, R., Doyon, F., & Kneeshaw, D. (2020). Forest landscape heterogeneity increases shrub diversity at the expense of tree seedling diversity in temperate mixedwood forests. *Forests*, 11(2), 160.
- Martin, M., Morin, H., & Fenton, N. J. (2019). Secondary disturbances of low and moderate severity drive the dynamics of eastern Canadian boreal old-growth forests. *Annals of Forest Science*, 76, 1-16.
- Martin, M., Fenton, N. J., & Morin, H. (2021a). Tree-related microhabitats and deadwood dynamics form a diverse and constantly changing mosaic of habitats in boreal old-growth forests. *Ecological Indicators*, 128, 107813.
- Martin, M., Cerrejón, C., & Valeria, O. (2021b). Complementary airborne LiDAR and satellite indices are reliable predictors of disturbance-induced structural diversity in mixed old-growth forest landscapes. *Remote Sensing of Environment*, 267, 112746.
- Martin, M., Shorohova, E., & Fenton, N. J. (2023). Embracing the Complexity and the Richness of Boreal Old-Growth Forests: A Further Step Toward Their Ecosystem Management. In *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 191-218). Cham: Springer International Publishing.
- Messier, C., Parent, S., & Bergeron, Y. (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520.

- Mills, S. E., & Macdonald, S. E. (2004). Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *Journal of vegetation science*, 15(2), 189-198.
- Mills, S. E., & Macdonald, S. E. (2005). Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the western Canadian boreal forest. *The bryologist*, 108(1), 86-100.
- Ministère des forêts, de la faune et des parcs (MFFP, 2018). Aires infestées par la livrée des forêts au Québec en 2018, Version 1.1, Québec, Gouvernement du Québec, Direction de la protection des forêts, 14 p.
- 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.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A. A., & Amouch, S. (2008). Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Edited by Gauthier S, Vaillancourt MA, Leduc A, Grandpré LD, Kneeshaw D, Morin H, Drapeau P, Bergeron Y. Québec, Qc: Presses de l'Université du Québec, 165-192.
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., & Bergeron, Y. (2011). Gap dynamics in aspen stands of the Clay Belt of northwestern Quebec following a forest tent caterpillar outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(8), 1606-1617.
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., & Bergeron, Y. (2013). Effects of a forest tent caterpillar outbreak on the dynamics of mixedwood boreal forests of eastern Canada. *Ecoscience*, 20(2), 182-193.
- Nilsson, M. C., & Wardle, D. A. (2005). Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(8), 421-428.
- Noualhaguet, M., Work, T. T., Soubeyrand, M., & Fenton, N. J. (2023). Bryophyte community responses 20 years after forest management in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 531, 120804.
- Økland, R. H., Rydgren, K., & Økland, T. (1999). Single-tree influence on understorey vegetation in a Norwegian boreal spruce forest. *Oikos*, 488-498.
- Oliver, C. D., & Larson, B. C. (1996). *Forest stand dynamics: updated edition*. John Wiley and sons.

- Opoku-Nyame, J., Leduc, A., & Fenton, N. J. (2021). Bryophyte conservation in managed boreal landscapes: Fourteen-year impacts of partial cuts on epixylic bryophytes. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 674887.
- Pare, D., & Bergeron, Y. (1995). Above-ground biomass accumulation along a 230-year chronosequence in the southern portion of the Canadian boreal forest. *Journal of Ecology*, 1001-1007.
- Paré, D., & Bergeron, Y. (1996). Effect of colonizing tree species on soil nutrient availability in a clay soil of the boreal mixedwood. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6), 1022-1031.
- Pickett, S. T. A., Kolasa, J., Armesto, J. J., & Collins, S. L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 129-136.
- R Core Team. (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Roberts, M. R. (2004). Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany*, 82(9), 1273-1283.
- Rowe, J. S., & Scotter, G. W. (1973). Fire in the boreal forest. *Quaternary research*, 3(3), 444-464.
- Rowe, J. S. (1983). Concepts of fire effects on plant individuals and species. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*, 18.
- 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.
- Saucier, J.P., Grondin, P., Robitaille, A., Gosselin, J., Morneau, C., Richard, P.J.H., Brisson, J., Sirois, L., Leduc, A., Morin, H. & Thiffault, É. (2009). Écologie forestière. *Manuel de foresterie*, 2, pp.165-315
- Saucier, J. P., Gosselin, J., Morneau, C., & Grondin, P. (2010). Utilisation de la classification de la végétation dans l'aménagement forestier au Québec. *Revue forestière française*, 62(3-4), 428-438.

- Turetsky, M. R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frohking, S., McGuire, A. D., & Tuittila, E. S. (2012). The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist*, *196*(1), 49-67.
- Vincent, J. S., & Hardy, L. (1977). L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie physique et Quaternaire*, *31*(3-4), 357-372.
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of ecology*, *98*(4), 725-736.
- Weber, M. G., & Flannigan, M. D. (1997). Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. *Environmental Reviews*, *5*(3-4), 145-166.
- Windels, S. K., & Flaspohler, D. J. (2011). The ecology of Canada Yew (*Taxus canadensis* Marsh.): a review. *Botany*, *89*(1), 1-17.
- Witter, J. A. (1979). The forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) in Minnesota: a case history review. *Great Lakes Entomologist*, *12*(4), 191-197.
- Zackrisson, O., DeLuca, T. H., Nilsson, M. C., Sellstedt, A., & Berglund, L. M. (2004). Nitrogen fixation increases with successional age in boreal forests. *Ecology*, *85*(12), 3327-3334.