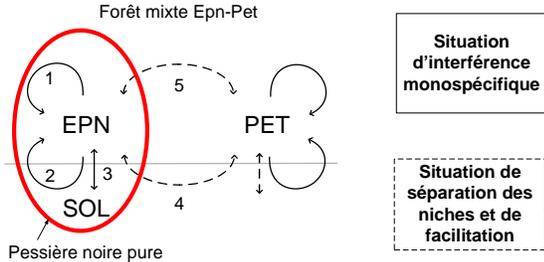


LE PEUPLIER FAUX TREMBLE ET L'ÉPINETTE NOIRE EN FORÊT BORÉALE: DE LA COEXISTENCE À LA FACILITATION

La compétition selon les niches écologiques

Notre modèle de compétition et ses composantes:



TYPES D'INTERACTIONS:

- 1: Compétition intraspécifique aérienne (*densité / ombrage*)
- 2: Compétition intraspécifique souterraine (*densité*)
- 3: Retrait (nutrition) et apport au sol (litière, lumière transmise)
- 4: Compétition interspécifique souterraine (*densité*)
- 5: Compétition interspécifique aérienne (*densité / ombrage*)

FACILITATION :

Phénomène par lequel une espèce engendre un effet positif sur une autre sans que celle-ci n'ait d'effet sur la première (Vandermeer, 1989).

L'ABC des niches écologiques...

Niches écologiques:
Position d'une espèce par rapport aux autres au sein d'une même communauté (Whittaker, 1975).

Le modèle des niches est l'un des plus vieux concept en écologie (Gause, 1934) et il existe plusieurs **modèles et théories plus récentes** sur la coexistence d'espèces végétales. Toutefois, selon plusieurs, **les niches sont toujours dans le coup...** Elles représenteraient bien la dynamique naturelle de certains écosystèmes, ce que nous tentons entre-autre de démontrer pour la pessière à mousse de l'Ouest.



LA SÉPARATION DES NICHES (VOIR CI-BAS) SE MANIFESTERAIT PARTICULIÈREMENT DANS LES PESSIÈRES COMPRENANT DE 10 À 40% DE TREMBLE (LÉGARÉ ET AL. 2004); LA COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE Y SERAIT ALORS DE MOINDRE INTENSITÉ QUE LA COMPÉTITION INTRASPÉCIFIQUE, UNE CONDITION ESSENTIELLE À LA COEXISTENCE.

Au-delà de la compétition : différences interspécifiques et facilitation

Niches écologiques vs facilitation; elles ne font pas bon ménage!

Pessière noire pure en présence de sphaignes	L'épinette noire en présence de tremble
Recrutement limité	Disponibilité en ressources améliorée
Compétition	Recrutement amélioré
Niche fondamentale	Niche fondamentale
Niche réalisée	Niche réalisée

Tiré de Bruno et al. (2003)

Niche fondamentale: place que l'épinette occuperait dans la forêt si elle était la seule espèce compétitrice.

Niche réalisée: place occupée par l'épinette lorsque d'autres espèces (sphaignes) lui font compétition.

Séparation des niches entre le tremble et l'épinette noire

NIVEAUX DE DIFFÉRENTIATION DES NICHES ÉCOLOGIQUES:

- Stratification des systèmes racinaires et des cimes;
- Période de photosynthèse active plus longue pour l'épinette noire;
- Tolérance à l'ombre (épinette tolérante, tremble intolérant);
- Taux de croissance juvénile favorisant la dominance verticale du tremble dès le départ.

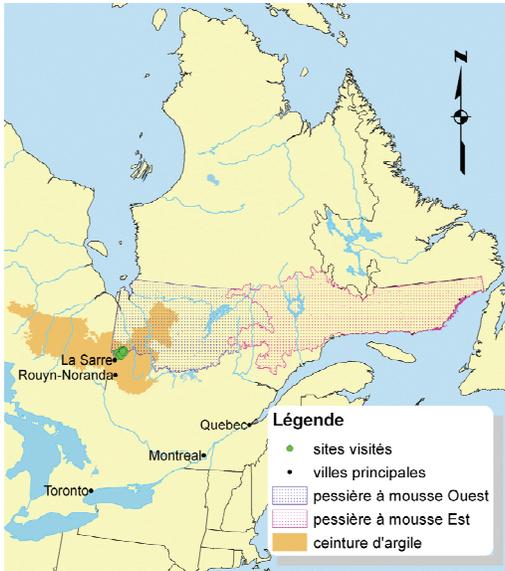
CONSÉQUENCES DU MÉLANGE:
PLUS DE VOLUME TOTAL D'ÉPINETTE, PLUS GROSSES ÉPINETTES, OU RIEN DU TOUT?



Pessière noire à trembles typique de la ceinture d'argile de l'Abitibi (1re cohorte).

LA FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'ABITIBI ET LES CONTRAINTES RENCONTRÉES

Contexte environnemental de l'étude



Conditions sur la ceinture d'argile de l'Abitibi:

- Formée par les dépôts des lacs glaciaires Barlow et Ojibway.
- Dépôts argileux fertiles, mais souvent mal drainés.
- Milieux prompts à la paludification (envahissement par les sphaignes).
- Long cycle de feu actuel (326 ans) accentue l'accumulation de sphaignes.

Paludification des pessières de la ceinture d'argile:



Début d'accumulation de matière organique dans une pessière de 90 ans (1re cohorte).



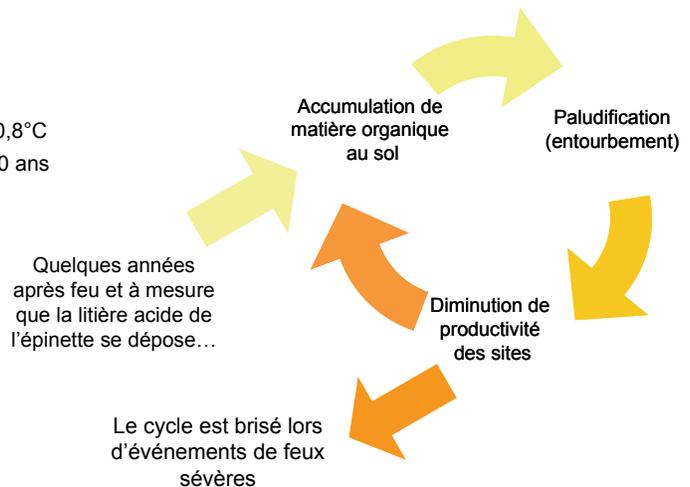
Épaisse couche organique de sphaignes en pessière noire (> 200 ans; 3e cohorte).

Aire d'étude:

- Limite sud du domaine de la pessière à mousse de l'ouest
- Située sur le dépôt argileux de la ceinture d'argile de l'Abitibi
- Précipitations annuelles : 856,8 mm / température moyenne : 0,8°C
- Peuplements issus de feux (1905 et 1916) et âgés d'environ 90 ans
- Aire couverte par l'étude de 1160 km²



Vue panoramique de l'aire d'étude, entre La Sarre et Joutel.



Voir Fenton et al. (2005)



Il fallait **échantillonner tôt** dans le cycle afin d'éviter qu'un écart se creuse dans l'**épaisseur de la couche organique** entre les sites résineux et ceux qui le sont moins.

Contraintes d'échantillonnage

Qualité des sites :

Type de dépôt, épaisseur de matière organique accumulée, drainage et pente ont été maintenus constants afin d'éviter d'aborder la question de la **poule ou de l'œuf**:

Proportions d'espèces autres :

Limiter la présence d'autres espèces que l'épinette noire et le tremble à moins de 20% du couvert pour s'assurer que l'essentiel de la dynamique de compétition se joue entre nos 2 espèces d'arbres.

Lequel de la poule (sol fertile) ou de l'œuf (peuplier) est arrivé en premier?

C'est une question typique des interactions positives, mais non moins complexe; est-ce que le **tremble a modifié le site** puis l'a rendu fertile, ou est-ce la fertilité initiale du **site qui a permis l'établissement du tremble**? Les paris sont lancés!

COMMENT FAIRE PARLER LES DONNÉES?

Les difficultés de la modélisation spatiale à l'échelle de l'arbre

LES MÉTHODES DE VRAISEMBLANCE (LIKELIHOOD)

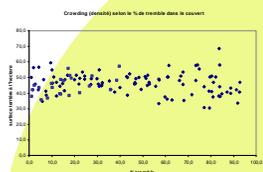
VRAISEMBLANCE: probabilité d'obtenir un ensemble de valeurs observées selon une distribution prédéfinie.

- ✓ Facilitent la comparaison de modèles, essentiels à l'étude complexe des interactions à l'échelle de l'arbre.
- ✓ Permettent d'obtenir une mesure de l'ajustement d'un modèle.
- ✓ Évaluent la force de l'évidence entre plusieurs hypothèses.
- ✓ Incorpore des notions de statistiques classiques et bayésiennes (où la subjectivité joue un rôle plus important).

$$Likelihood = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \cdot \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{(observé - prédit)^2}{\sigma^2}\right)$$

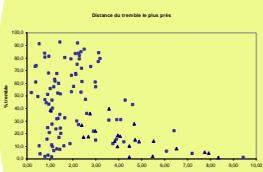
IL N'EXISTE AUCUN MODÈLE PARFAIT. ON NE PEUT QUE S'APPROCHER DE LA RÉALITÉ SI L'ON POSE DES HYPOTHÈSES JUSTES.

GRADIENTS CRITIQUES À L'ÉTUDE



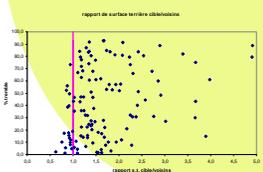
Mixité du couvert

De 0% à 100% de la surface terrière de la parcelle en tremble



Densité du couvert

Faible à forte



Dominance verticale des cibles

Supprimée à dominante

QU'EST-CE QU'UN PARAMÈTRE?

C'est une constante qui, tel un gabarit, sert à tracer, former ou calibrer un modèle (une courbe) et qui décrit les caractéristiques du système étudié. La paramétrisation est le processus par lequel on estime la valeur optimale des paramètres d'un modèle.

AKAIKE INFORMATION CRITERION (AIC)

- ✓ Extension du principe de vraisemblance maximale.
- ✓ Permet de tester plusieurs hypothèses à la fois, contrairement aux tests classiques où 2 hypothèses sont confrontées.
- ✓ Indice qui permet de considérer l'ajustement du modèle par rapport à sa complexité (voir équation ci-bas).

$$AIC = -2 \log(L(\hat{\theta} | y)) + 2K$$

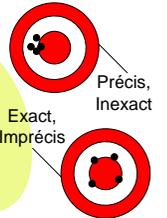
Où $\log(L(\theta | y))$ = vraisemblance maximale
Et K = nombre de paramètres du modèle

HISTORIQUE DE L'APPROCHE PAR VOISINAGE (À L'ÉCHELLE DE L'ARBRE)

L'approche a d'abord été utilisée en agriculture, puis sur des analyses de compétition en milieu naturel, reconnaissant ainsi l'aspect local de la compétition. Elle fut popularisée au début des années '80, grâce aux progrès de l'informatique.

PRINCIPE DE PARCIMONIE

Principe fondamental! Les modèles doivent être simples, sans être simplistes (A. Einstein). **La nature est simple**, donc un modèle complexe s'en éloigne; c'est une question d'efficacité. La complexité alloue plus de précision, mais moins d'exactitude et la science cherche à être exacte.



ÉTAPES DE L'ANALYSE DE VRAISEMBLANCE



CONSTRUCTION DES MODÈLES

Étape importante: l'efficacité de l'analyse entière en dépend!

- Choix de modèles écologiquement réalistes.
- Données recueillies en fonction des spécifications des modèles.



MODÈLE Représentation simplifiée de la réalité. Essentiels, ils peuvent être comparés à la toile de la peinture de la science! (Rexstad, 2001)



ESTIMATION DES PARAMÈTRES PAR LES MÉTHODES DE VRAISEMBLANCE MAXIMALE

- L'optimisation détermine la valeur de paramètre la plus plausible.
- Importance de couvrir les gradients environnementaux critiques.



La variabilité des données précise les effets de compétition sur les arbres puisqu'elle donne:

- une meilleure représentation de la réalité
- plus de latitude pour la paramétrisation



COMPARAISON DES MODÈLES



L'AIC, permet de sélectionner le meilleur modèle de la série.

- Il mesure la quantité d'information perdue par le modèle.
- Le meilleur modèle est celui affichant le plus bas AIC.
- Le principe de parcimonie a ici une grande importance.



ÉVALUATION DU MODÈLE



Pour déterminer le niveau de réalisme du modèle choisi.

- Évaluation par l'AIC restreinte aux seuls modèles testés.
- Outils de régression (R^2 , obs./pred.) appropriés en vraisemblance.
- Considérer les erreurs de façon plus explicite et réaliste.



^aChaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable, UQAM, C.P. 8888 Succ. Centre-ville, Montréal, Que, H3C 3P8, Canada

^bChaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable, UQAT, 445 Boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Que, J9X 5E4, Canada

^cCentre d'étude de la forêt, pôle administratif central, Université du Québec à Montréal, 141 Président-Kennedy, bureau SB-2987, Montréal, Que, H2X 3Y7, Canada

^dCentre d'étude de la forêt, pôle administratif UQAT, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 Boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Que, J9X 5E4, Canada

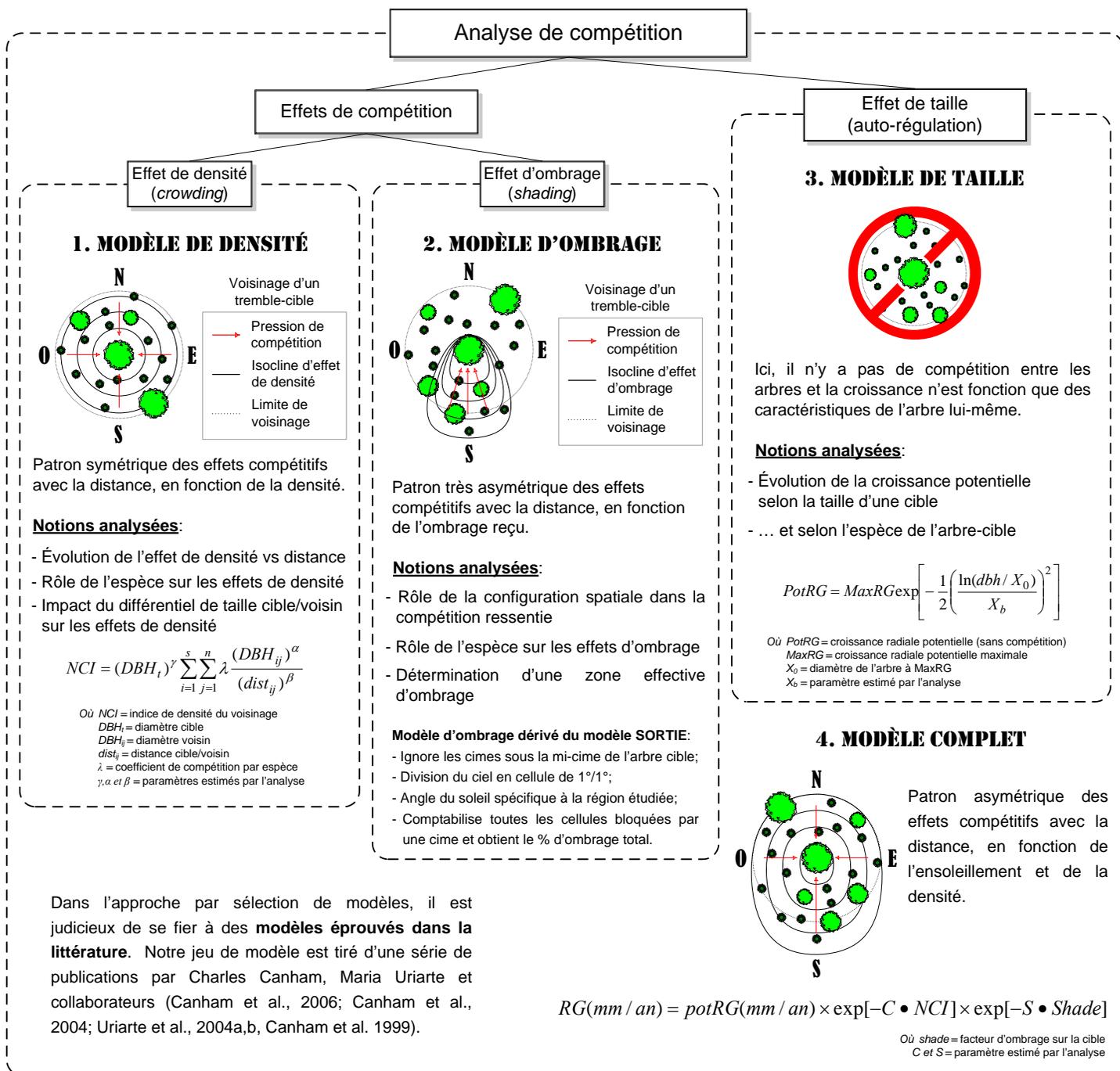
PRÉMISSES, HYPOTHÈSES ET RÉPERCUSSIONS DE L'ÉTUDE

Prémisses de départ et jeu de modèles utilisé



PRÉMISSSE FONDAMENTALE DE L'APPROCHE PAR SÉLECTION DE MODÈLES:

Les hypothèses, représentées par des modèles (ou équations), ne se posent pas à la manière classique du terme; **on laisse les données parler d'elles-mêmes**. Le choix du jeu de modèles à comparer, basé sur les connaissances écologiques actuelles, doit permettre aux données de s'interpréter, plutôt que de leur imposer une interprétation à la manière classique des tests d'hypothèses.



Répercussions sur la théorie et l'aménagement forestier durable (AFD)

THÉORIE

- Évaluer l'hypothèse du patron de séparation des niches.
- Relativiser l'importance des composantes de densité et d'ombrage dans la compétition en forêt boréale.
- Déterminer le patron spatial des effets de compétition en forêt boréale mixte d'épinette noire et de tremble.
- Évaluer l'impact de l'auto-régulation de la croissance en forêt boréale.
- Explorer l'hypothèse de la facilitation en forêt boréale.

AMÉNAGEMENT FORESTIER DURABLE

- Remettre en question l'aménagement simplifiant la forêt boréale mixte de la ceinture d'argile (*Unmixing the mixedwoods*).
- Clarifier le rôle écologique du tremble et de l'épinette noire dans la dynamique de croissance de la forêt boréale de la ceinture d'argile.
- Documenter les effets de la paludification à la 1re cohorte (< 100 ans).

RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

La calibration du modèle et son interprétation

CALIBRATION DE MODÈLES = MAUX DE TÊTE !

CALIBRATION Processus par lequel on corrige les paramètres d'un modèle de manière à ce qu'il reproduise davantage les conditions réelles. Le principe est similaire pour un appareil de mesure dont on doit vérifier la précision régulièrement.



C'est précisément l'étape à laquelle nous sommes actuellement. La calibration est ardue puisque le modèle a été conçu pour la forêt feuillue du Nord-Est américain, un milieu fort différent de celui de la forêt boréale!

20 échantillons par paramètre allouent une précision certaine...

! Croissance radiale maximale sous-estimée pour les 2 espèces.

! Houston, nous avons un problème! Lorsqu'elles ne sont pas irréalistes, les valeurs se butent contre la borne supérieure (30 cm).

Serait-ce la séparation des niches? Du moins, les épinettes semblent se reconnaître entre-elles...

Seule une différence d'AIC de plus de 10 points distingue l'efficacité des modèles... Ici, l'AIC semble être mal guidé; les meilleurs modèles ignorent les espèces alors que les λ se démarquent fortement.

Ces résultats représentent avant tout un rapport de calibration du modèle et ici, plusieurs valeurs manquent de réalisme. La calibration s'avère la partie la plus complexe de la modélisation, ce qui compense amplement pour la facilité avec laquelle les modèles peuvent pondre des résultats!



RÉSULTATS SOMMAIRES D'ANALYSE

Modèles	Sous-modèles	Détails de l'analyse				Valeurs de paramètres obtenues				Comparaison / évaluation des modèles			
		Espèce-cible	Nombre de paramètres	Taille de l'échantillon	# cible par paramètre	Rayon de voisinage effectif	MaxRG (mm)	Dhp à MaxRG (cm)	λ - tremble	λ - épinette	Pente obs/pred.	R ²	AIC corrigé
Complet		Epn	13	237	18,2	8,6 m	0,73	29,9 *	0,181	0,985	1,000	0,423	17,1
Crowding	(densité)	Epn	12	237	19,8	8,7 m	0,75	30,0 *	0,238	1,000	0,993	0,422	15,1
Shading	(ombrage)	Epn	5	237	47,4	-	0,74	27,5	-	-	1,000	0,339	14,3
Taille		Epn	4	237	59,3	-	0,74	27,5	-	-	1,000	0,336	12,8
Valeurs réalistes dans le contexte de l'étude						-	≈ 1,00	≈ 20,0	-	-			
Complet		Pet	13	132	10,2	8,8 m	1,37	29,9 *	0,000	0,418	0,991	0,408	121,9
Crowding	(densité)	Pet	12	132	11,0	8,8 m	1,26	29,2 *	0,004	0,814	0,996	0,399	121,6
Shading	(ombrage)	Pet	5	132	26,4	-	0,91	30,0 *	-	-	0,998	0,175	147,3
Taille		Pet	4	132	33,0	-	0,92	30,0 *	-	-	1,000	0,184	143,6
Valeurs réalistes dans le contexte de l'étude						-	≈ 1,50	≈ 25,0	-	-			

* Valeur de diamètre contrôlée de manière à ce qu'elle ne dépasse pas 30 cm. Idéalement, le modèle ferait converger la valeur en-deçà de la limite supérieure, mais pas dans ce cas-ci...

La problématique du jeu de données

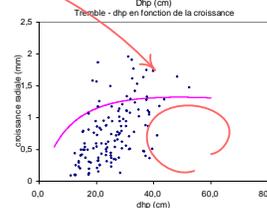
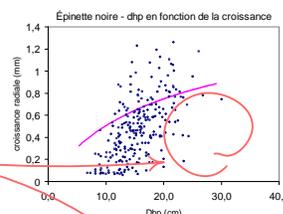
UN COUPABLE AU BANC DES ACCUSÉS !



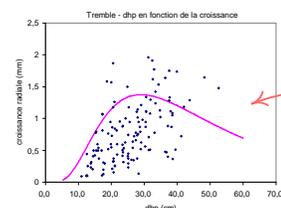
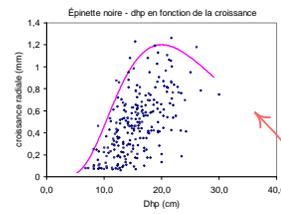
Notre jeu de données fournirait peut-être une explication aux déboires du modèle; il nous manque les arbres sénescents!

L'effet d'auto-régulation de la croissance des arbres (leur croissance maximale) joue un rôle majeur dans la dynamique de croissance à l'échelle de l'arbre. Notre modèle de taille peut l'estimer avec souplesse selon la fonction log-normale (voir graphiques ci-contre). Mais...

Courbes irréalistes



Courbes réalistes



À 90 ans, les forêts abitibiennes étudiées sont encore dans la fleur de l'âge. L'épinette est à son apogée, alors que le tremble vieillit quelque peu. À défaut de pouvoir compléter la distribution, il est possible d'utiliser les paramètres d'autres études et obtenir des courbes réalistes.

Remerciements:

Un gros merci à Mike Papaik pour son aide très appréciée; aux aides de terrain Jacinthe Vigeant et Josée-Anne Sauvageau; à Danielle Charron pour son dévouement envers les étudiants; à Daniel (Tech) Lesieur et Mélanie Desrochers pour leur aide à la préparation du travail de terrain.