

2m11.3060.5

Université de Montréal

Modélisation de la dynamique de succession d'espèces arborescentes dans la forêt
décidue tempérée en réponse à la propagation de la maladie corticale du hêtre

par

Catherine Le Guerrier

Département de géographie
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Maître ès sciences (M.Sc.)
en géographie

Août 2001

© Catherine Le Guerrier, 2001



G
59
254
2002
V.002

Page d'identification du jury

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Modélisation de la dynamique de succession d'espèces arborescentes dans la forêt
décidue tempérée en réponse à la propagation de la maladie corticale du hêtre

présenté par:

Catherine Le Guerrier

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Paul Comtois: président du jury (Université de Montréal)

Danielle J. Marceau: directrice de recherche (Université de Montréal)

André Bouchard: co-directeur de recherche (Université de Montréal)

Jacques Brisson: membre du jury (Institut de recherche en biologie végétale, UdeM)

Mémoire accepté le:

Sommaire

La maladie corticale du hêtre est depuis quelques années une menace sérieuse dans la forêt décidue tempérée du Sud du Québec qui connaît la première phase de passage de la maladie. Les recherches réalisées jusqu'à maintenant ont permis d'étudier la composition et la structure des peuplements forestiers du Nord-Est américain au moment où la maladie était à son deuxième et troisième stade d'évolution pour la première génération d'arbres. La simulation s'avère une méthode intéressante dans l'étude des écosystèmes forestiers sur une plus grande échelle de temps puisqu'elle considère les interactions locales dans un espace continu. SORTIE est un modèle spatialement explicite basé sur l'individu qui permet la modélisation de la succession de la forêt décidue tempérée.

Le but de cette étude est d'évaluer l'impact à long terme de la propagation de la maladie corticale du hêtre dans la forêt décidue tempérée à l'aide du modèle SORTIE. Les recherches antérieures n'ayant pu montrer les effets de la maladie à long terme, l'objectif spécifique est d'analyser l'impact de la maladie corticale du hêtre sur la composition et la structure des peuplements forestiers pendant trois générations de hêtres. Les hypothèses de recherche sont à l'effet que le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) se maintient suite à l'invasion de la maladie en raison de sa capacité à se régénérer par drageonnement. De plus, la structure démographique du hêtre subit des changements en réponse à l'introduction de la maladie. La densité du hêtre à l'état de semis et de plantule devrait augmenter tandis que celle du hêtre mature devrait diminuer durant mille années d'évolution suite à la mortalité massive des hêtres matures. Finalement, la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.) et l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) devraient être les espèces les plus avantagées par le passage de la maladie étant des espèces tolérantes à l'ombre.

Pour deux scénarios de simulation différents, dix replicats ont été générés à l'aide du modèle SORTIE sur une étendue spatiale de un hectare pendant 1000 ans, ce qui correspond à environ trois générations de hêtres. Le premier scénario modélise le comportement des espèces arborescentes sans l'impact de la maladie tandis que le

deuxième scénario simule une augmentation d'environ 50% de la probabilité de mortalité du hêtre ayant un diamètre supérieur à 25 cm. Une structure spatiale naturelle de dispersion des individus est appliquée au début de chacune des simulations.

L'analyse de la dynamique démographique globale et par classes de DHP (diamètre à hauteur de poitrine) des espèces a montré que la maladie favorisait la régénération du hêtre et sa persistance sur plus de trois générations d'arbres et que la pruche était l'espèce qui bénéficiait le plus du déclin des hêtres dans un peuplement forestier. La dominance de la pruche semble nuire à la reproduction du hêtre par dispersion des graines et par drageonnement. Les changements dans la structure démographique du hêtre se manifestent donc par une baisse du nombre de hêtres adultes en réponse à la propagation de la maladie ainsi que par une diminution de semis et de plantules du hêtre. Cette recherche constitue une avancée dans l'étude de l'impact de la maladie corticale du hêtre en plus de constituer une approche originale dans la modélisation d'une maladie de nature épidémique dans un écosystème forestier.

Table des matières

Sommaire	iii
Liste des tableaux	vii
Liste des figures	viii
Liste des symboles	ix
Remerciements	x
Avant-propos	xi
Introduction	1
Chapitre 1: Problématique de recherche	4
1.1 Développement de la maladie corticale du hêtre	5
1.2 Progression de la maladie en Amérique du Nord	8
1.3 Dispersion de la cochenille du hêtre	11
1.4 Impact de la maladie dans un écosystème forestier	11
Chapitre 2: Modélisation de la dynamique forestière et modèle SORTIE	14
2.1 Modélisation de la dynamique de succession forestière	15
2.2 Modèle SORTIE	20
2.3 Contexte d'application du modèle SORTIE	26
2.4 Contributions du modèle SORTIE en écologie forestière	27
2.5 Limites du modèle SORTIE	28
2.6 Objectifs et hypothèses de recherche	30
Chapitre 3: Modeling the impact of beech bark disease in northern hardwood forest using the SORTIE model	32
3.1 Abstract	33

3.2	Introduction	34
3.3	Methodology	36
3.3.1	Modeling the impact of beech bark disease	37
3.3.2	Initial conditions and simulation scenarios	39
3.4	Results and discussion	42
3.4.1	Global evaluation of the species demographic dynamics	42
3.4.2	Species demographic responses at a detailed level of observation	48
3.5	Conclusion	52
Chapitre 4:	Conclusion	55
Références	59

Liste des tableaux

Table 3.1:	Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test results for all replicate comparison between both scenarios	47
Table 3.2:	Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test results for the average of replicate comparison between both scenarios	47

Liste des figures

Figure 1.1:	Crevasse infectées par les champignons pathogènes dans l'écorce d'un hêtre dans le Boisé-des-Muir de la MRC du Haut-Saint-Laurent, Québec	6
Figure 1.2:	Feuillage jauni et clairsemé d'un hêtre atteint par la maladie dans le Boisé-des-Muir de la MRC du Haut-Saint-Laurent, Québec	7
Figure 1.3:	Évolution de la maladie corticale du hêtre en Amérique du Nord (Houston, 1994a)	9
Figure 1.4:	Évolution de la maladie corticale du hêtre au Québec en 1998 (Direction de la conservation des forêts du MRN, 1998)	10
Figure 2.1:	Structure d'un automate cellulaire	19
Figure 2.2:	Les quatre sous-modèles de SORTIE, pour deux espèces hypothétiques, quantifiant la lumière locale disponible, la croissance, le risque de mortalité et la reproduction (Deutschman <i>et al.</i> , 1997)	22
Figure 2.3:	Fenêtre du logiciel SORTIE après une simulation	25
Figure 3.1:	Modified adult mortality curve presenting an increase in probability of mortality of about 50% for <i>Fagus grandifolia</i> > 25 cm DBH	39
Figure 3.2:	Outline of the simulation and analytical steps	41
Figure 3.3:	Species global averaged demographic densities results for non-infested and infested scenarios (A. Non-infested scenario; B. Infested scenario) ..	42
Figure 3.4:	Global demographic densities results for replicate 5 of <i>Fagus grandifolia</i> and <i>Tsuga canadensis</i> for both scenarios (A. <i>Fagus grandifolia</i> ; B. <i>Tsuga canadensis</i>)	44
Figure 3.5:	Replicates variability for <i>Fagus grandifolia</i> in demographic densities for non-infested and infested scenarios (A. Non-infested scenario; B. Infested scenario)	46
Figure 3.6:	Averaged tree diameter distributions (in 10-cm DBH size classes) for <i>Fagus grandifolia</i> and <i>Tsuga canadensis</i> and both scenarios at years 0, 50, 200, 300, 600 and 900 (A. <i>Fagus grandifolia</i> and non-infested scenario; B. <i>Fagus grandifolia</i> and infested scenario; C. <i>Tsuga canadensis</i> and non-infested scenario; D. <i>Tsuga canadensis</i> and infested scenario)	48

Liste des symboles

cV	cellule du voisinage au temps t
D_c	valeur critique du test de comparaison de Kolmogorov-Smirnov
e	état de la cellule u au temps t et au temps $t+1$
E	DHP au point d'inflexion de la courbe
r	règle de transition
t	temps
u	cellule
α	pente de la courbe après le point d'inflexion
β	pente de la courbe au point d'inflexion

Remerciements

L'accomplissement de cette recherche a tout d'abord été rendu possible grâce à la bourse d'étude du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG). Ce soutien financier a grandement été apprécié tout au long de mes études de maîtrise. Je tiens à exprimer toute ma gratitude à Mme Danielle J. Marceau, professeure agrégée au département de géographie de l'Université de Montréal et directrice de ma recherche, pour sa disponibilité, sa générosité et son aide précieuse. Elle a toujours su me motiver dans les moments les plus difficiles, et ce, avec patience et confiance. J'exprime des remerciements sincères à M. André Bouchard, professeur titulaire au département de sciences biologiques de l'Université de Montréal et co-directeur de ma recherche, qui a su orienter ma démarche scientifique tout au long de ce parcours. Je n'oublie pas le soutien et les commentaires de M. Jacques Brisson, chercheur à l'Institut de recherche en biologie végétale de l'Université de Montréal et de M. Charles D. Canham, chercheur au *Institute of Ecosystem Studies* à New York. Le désir de me surpasser n'a été qu'accentué en votre présence.

Cette recherche a notamment été le fruit de nombreuses discussions avec tous les membres du Laboratoire de géomatique et d'analyse spatiale. Les conseils de chacun de mes collègues ont permis de nourrir mes réflexions. Je les remercie donc tous pour leur amicale compagnie.

Un merci tout spécial est décerné avec affection à ma famille, à mes proches et à mon conjoint Steve pour leur généreuse compréhension et soutien moral tout au long de mes études universitaires. Merci d'avoir pris le temps de m'écouter et de m'encourager lorsque la force et l'inspiration n'étaient plus au rendez-vous. Merci de m'avoir donné du temps lorsque j'essayais de concilier travail professionnel et rédaction du mémoire lors du décompte final. Cette soif d'apprendre et ce goût d'étudier sont vôtres car aujourd'hui, enfin, je comprends ce que signifient les mots *efforts* et *récompenses*. Grâce à vous tous, ce projet de recherche a vu le jour et est devenu réalité.

Merci!

Avant-propos

"Les problèmes les plus épineux le sont moins qu'on le croit
et ont
l'étrange faculté de s'évanouir comme par enchantement,
quand la
solution se présente miraculeusement au moment où
on s'y attend le moins"

Le Petit Prince Retrouvé

Jean-Pierre Davidts

Introduction

Les écosystèmes forestiers sont maintenus en équilibre, entre autres, par la présence de pathogènes inhérents aux processus naturels (Dinoor and Eshed, 1984). Ces pathogènes forestiers sont des agents biotiques qui favorisent le développement de maladies. Ils éliminent par sélection naturelle les individus d'une population qui sont moins vigoureux ou génétiquement inadaptés. Ceci s'exprime par la mortalité de l'arbre ou une diminution dans la capacité de compétitionner pour les ressources. Ainsi, les pathogènes forestiers facilitent la succession tout en assurant le maintien des espèces et la diversité génétique (Castello *et al.*, 1995). Bien que ces pathogènes soient bénéfiques à tout écosystème, ils peuvent néanmoins contribuer au déséquilibre de ce dernier s'ils sont exotiques. L'invasion de pathogènes introduits accidentellement par l'homme en provenance de d'autres continents est une menace sérieuse pour la diversité biologique et l'intégrité des milieux naturels. En effet, ces pathogènes étrangers peuvent ravager ou réduire l'effectif d'une espèce arborescente pour ainsi modifier la dynamique naturelle de la forêt.

La maladie corticale du hêtre cause la mort ou des déformations chez le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.). Elle est le résultat de l'invasion de l'un de ces pathogènes forestiers exotiques, soit le champignon pathogène *Nectria coccinea* var. *faginata* Lohman, Watson, et Ayers, qui agit en association avec la cochenille du hêtre (*Cryptococcus fagisuga* Lind.) sur l'écorce du hêtre. En provenance d'Europe, le pathogène forestier a été introduit en Nouvelle-Écosse à la fin du 19^e siècle et s'est propagé dans les États du Nord-Est américain pour finalement atteindre les forêts du Sud du Québec (Ehrlich, 1934; Houston, 1975; Lachance, 1982; Brisson et Le Sauter, 1997). Cette maladie est épidémique en Amérique du Nord mais endémique en Europe. Bien que la maladie corticale du hêtre progresse lentement dans nos forêts feuillues, elle est toutefois menaçante considérant l'abondance du hêtre dans les érablières.

Un des nombreux défis en écologie est de comprendre le comportement émergent des écosystèmes à grande échelle en raison des interactions locales entre les individus (Bascompte and Solé, 1995). Or, ceci nécessite l'identification des principales interactions locales responsables de la dynamique globale. Dans un effort constant de comprendre les processus naturels et leurs interactions dans un écosystème forestier, la modélisation

s'avère un outil de gestion et de prédiction très utile. Dans le cadre de ce projet, la modélisation est utilisée pour comprendre la dynamique forestière en réponse à l'invasion de la maladie corticale du hêtre. SORTIE (Pacala *et al.*, 1993, 1996; Papaik, 1999) est un modèle spatialement explicite basé sur l'individu qui simule l'évolution de neuf espèces arborescentes de la forêt décidue tempérée. Ces espèces sont définies dans un espace continu en termes de leur comportement et de la quantité de lumière disponible qui détermine leur capacité à germer, croître et mourir.

L'objectif principal de cette recherche est d'évaluer l'impact à long terme de la propagation de la maladie corticale du hêtre dans la forêt décidue tempérée à l'aide du modèle SORTIE. Il s'agira de déterminer la tendance démographique globale de chaque espèce arborescente en réponse au déclin de la population du hêtre. Par ailleurs, une analyse de la dynamique démographique à l'échelle des classes de diamètre sera réalisée afin de mesurer les effets de cette maladie sur la composition et la structure des peuplements forestiers.

Ce mémoire est composé de quatre chapitres. Tout d'abord, le premier chapitre propose la présentation de la problématique de recherche, soit la maladie corticale du hêtre. Le second chapitre présente le contexte de la recherche, comprenant une revue de la littérature sur la modélisation de la dynamique de succession et sur l'évolution des modèles de succession forestière. Le modèle SORTIE est également introduit en termes de ses caractéristiques et de ses applications. Le chapitre suivant est constitué d'un article qui sera soumis à une revue scientifique. Cet article décrit la méthodologie utilisée et les résultats obtenus lors de simulations réalisées à l'aide du modèle SORTIE. Finalement, le dernier chapitre présente une discussion sur les principaux résultats obtenus en plus d'expliquer l'apport de la modélisation en foresterie et les principales avenues de recherche.

Chapitre 1: Problématique de recherche

Le premier chapitre consiste à présenter la problématique de la maladie corticale du hêtre dans la forêt décidue tempérée. Il nous sera permis d'identifier la source de cette maladie ainsi que les causes et les conséquences qui ont mené à son développement. Les différentes phases de la maladie lors de sa progression en Amérique du Nord qui résultent du mode de dispersion de la cochenille du hêtre seront présentés dans ce chapitre. En raison des ravages causés par cette maladie dans les forêts du Nord-Est américain, plusieurs chercheurs se sont intéressés à ses effets dans un écosystème forestier sur une génération de hêtres.

1.1 Développement de la maladie corticale du hêtre

Le hêtre à grandes feuilles est une espèce arborescente abondante au sein des domaines climatiques de l'érablière à caryer et de l'érablière à tilleul au Québec. En outre, le volume marchand du hêtre au Québec est estimé à 12 millions de m³. Bien que le hêtre ne soit pas une essence dominante dans le commerce du bois, il est toutefois utilisé comme bois de chauffage ou encore dans la fabrication de planchers et de manches d'outils (Brisson *et al.*, 1996). Par ailleurs, les conséquences de la maladie corticale du hêtre pourraient être écologiquement dramatiques quant à la dynamique forestière naturelle si des moyens de contrôle ne sont pas adoptés rapidement.

La maladie corticale du hêtre est causée par le champignon pathogène *Nectria coccinea* var. *faginata* Lohman, Watson, et Ayers. Ce champignon s'installe dans les crevasses de l'écorce du hêtre colonisées par un insecte suceur, soit la cochenille du hêtre (*Cryptococcus fagisuga* Lind.) ou kermès du hêtre. Cet insecte enfonce un stylet dans les anfractuosités de l'écorce pour se nourrir du contenu cellulaire du parenchyme (Brisson *et al.*, 1996). Il en résulte un affaiblissement du hêtre suite à l'infestation des cochenilles. Elles aspirent une partie de la sève nécessaire à la survie de l'arbre et des petits morceaux de laine, qui couvrent la cochenille afin de la protéger, se déposent sur l'écorce. L'infestation des cochenilles facilite l'entrée du champignon pathogène dans les crevasses de l'écorce ou dans de nouvelles portions du tronc. Un liquide brun rougeâtre s'écoule des crevasses

infectées par les champignons (Lavallée, 1985) (Figure 1.1). Le hêtre, déjà affaibli et ne pouvant plus combattre les champignons, meurt progressivement.



Figure 1.1: Crevasses infectées par les champignons pathogènes dans l'écorce d'un hêtre dans le Boisé-des-Muir de la MRC du Haut-Saint-Laurent, Québec.

Seule l'action combinée de ces deux organismes entraîne la maladie corticale du hêtre (Houston, 1975). Une période de trois à six ans s'écoule entre la perte de la capacité de défense du hêtre envers les cochenilles et l'envahissement du champignon dans l'écorce (Lavallée, 1985). Le complexe cochenille-champignon a été découvert vers 1914, mais ce n'est que 20 ans plus tard que Ehrlich (1934) l'a identifié comme responsable de la maladie corticale du hêtre.

Il existe en Amérique du Nord une espèce de champignon indigène, soit *Nectria galligena* Bres. Ce champignon peut causer la maladie corticale du hêtre mais de façon moins virulente. On distingue les deux types de champignon par la longueur de leurs spores (Brisson *et al.*, 1996).

Le développement de la maladie provoque la mortalité chez plus de la moitié des hêtres à grandes feuilles. Il est donc possible que certains hêtres demeurent indemnes dans un centre d'infection. Ces arbres sont sans doute plus résistants que d'autres bien qu'ils puissent montrer des déformations importantes (Houston, 1994a). On croit que le passage de la maladie pourrait entraîner une dégradation partielle de la cime de l'arbre si les champignons ne tuaient que des lisières étroites d'écorce. La cime aurait alors une apparence jaunie et un feuillage de plus en plus clairsemé (Lavallée, 1985) (Figure 1.2). Il arrive que d'autres insectes et champignons favorisent la dégradation et la mortalité de l'arbre déjà affaibli. Par ailleurs, un mécanisme de défense contre la cochenille peut se développer chez les individus survivants. La présence d'un tel mécanisme de nature génétique a été observée lors d'expériences d'inoculation artificielle chez certains hêtres (Brisson *et al.*, 1996).



Figure 1.2: Feuillage jauni et clairsemé d'un hêtre atteint par la maladie dans le Bois-des-Muir de la MRC du Haut-Saint-Laurent, Québec.

Outre les facteurs génétiques, notons l'influence du climat comme élément déterminant dans la survie du hêtre à grandes feuilles. La progression de la maladie peut être ralentie par le froid. La cochenille du hêtre meurt lorsque la température de l'air atteint -37°C . Toutefois, il est peu probable de rencontrer une telle condition climatique dans les forêts peuplées par le hêtre (Lavallée, 1985). On observe que la majorité des cochenilles se concentre au bas de l'arbre car l'accumulation de neige à cet endroit les protège du froid hivernal. Quant à lui, le champignon résiste facilement au climat rigoureux. Par ailleurs, la localisation du hêtre et les conditions du milieu peuvent expliquer le développement et l'intensité de la maladie. La plupart des hêtres atteints par la maladie se situent sur des sols à bon drainage (Lavallée, 1985).

1.2 Progression de la maladie en Amérique du Nord

La maladie corticale du hêtre a été introduite accidentellement en Nouvelle-Écosse vers 1890 en provenance d'Europe d'où l'on a importé un lot de hêtres pourpres d'ornement (*Fagus sylvatica* L.) destiné au *Halifax Public Garden*. En 1911, les hêtres à grandes feuilles indigènes de Bedford, en Nouvelle-Écosse, ont montré les premiers symptômes de cette maladie qui n'a cessé de progresser vers l'ouest et le sud (Brisson *et al.*, 1996). Ainsi, les forêts des Maritimes et des États de la Nouvelle-Angleterre (Maine et Massachusetts) ont été affectées dès 1935 (Figure 1.3). Les États de New York et de la Pennsylvanie ont vu la maladie progresser dans les peuplements de hêtres à grandes feuilles. L'infestation s'est poursuivie pour atteindre le New Jersey. Des foyers d'infection ont été observés au cours des années 80 dans les États de la Virginie et de l'Ohio.

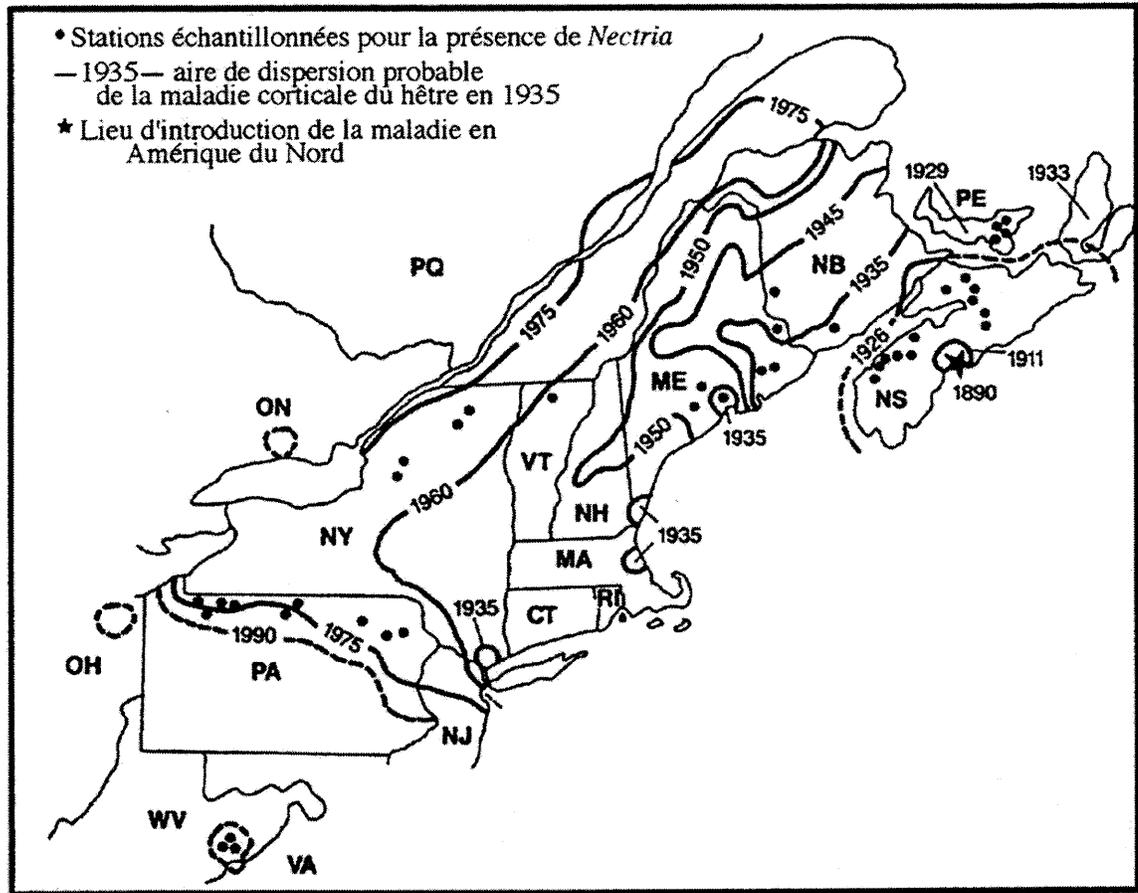


Figure 1.3: Évolution de la maladie corticale du hêtre en Amérique du Nord (Houston, 1994a).

En raison de la lente invasion de la maladie, celle-ci n'est apparue qu'en 1965 dans l'Est du Québec près de Les Étroits dans le comté de Témiscouata (Lachance, 1982). La maladie progressait d'environ 32 km par année vers le sud et l'ouest entre 1965 et 1974 (Lavallée, 1985). La cochenille du hêtre s'étendait dès 1975 au sud-est de Sherbrooke et, ce, jusqu'à Rimouski. Toutefois, le champignon n'était recensé qu'à quelques endroits dans cette zone (Lavallée, 1985). L'insecte n'était présent, au nord du fleuve Saint-Laurent, que dans la région de Québec. La figure 1.4 montre l'aire de distribution de la maladie telle que connue en 1998. Or, l'étendue réelle de la maladie est mal connue au Québec puisque le

hêtre à grandes feuilles a une faible valeur commerciale. Ainsi, on ne juge pas nécessaire de suivre l'évolution de la maladie corticale du hêtre par des relevés de maladies forestières. L'évolution de cette maladie est toutefois étudiée dans la réserve écologique du Boisé-des-Muir dans la MRC du Haut-Saint-Laurent (Brisson *et al.*, 1996). Cette région aurait été atteinte vers 1990 par la maladie qui est depuis à un stade juvénile d'évolution.

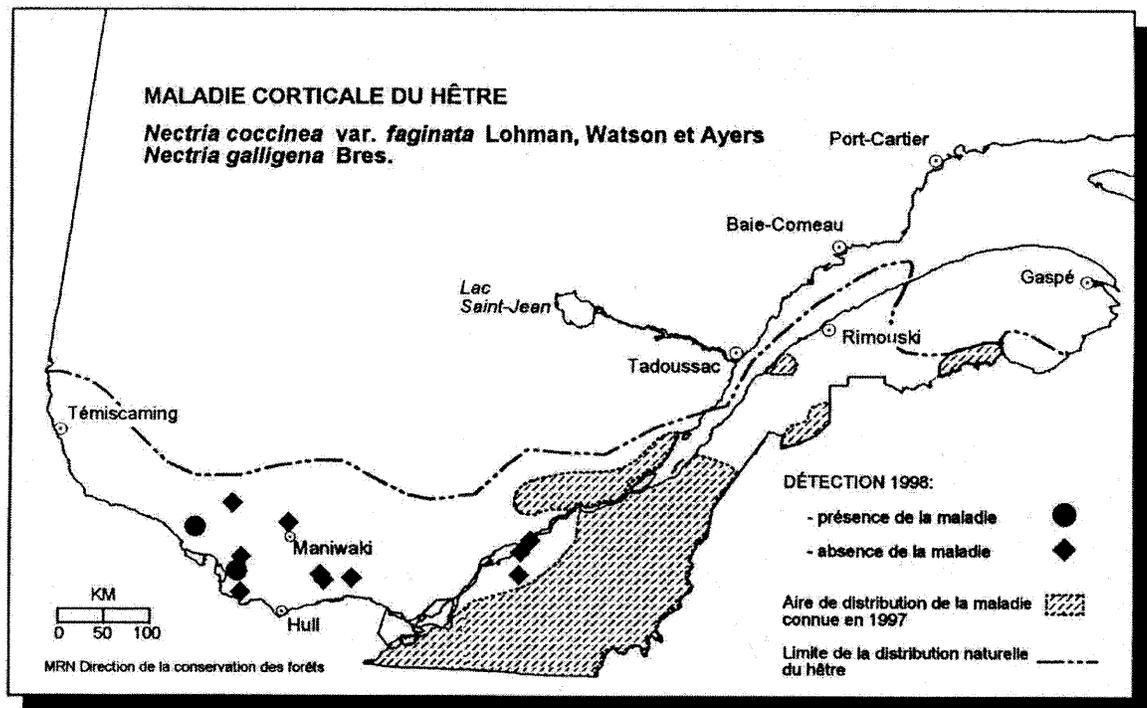


Figure 1.4: Évolution de la maladie corticale du hêtre au Québec en 1998 (Direction de la conservation des forêts du MRN, 1998).

Le passage de la maladie dans un écosystème forestier se fait selon trois phases (Shigo, 1972). Tout d'abord, les populations de cochenilles avancent dans les forêts encore peu affectées pour former un front de progression (*advancing front*). Ensuite, on assiste à la formation d'un front dévastateur (*killing front*) au cours duquel les cochenilles infestent les hêtres et les champignons se développent dans les crevasses de l'écorce. Déjà à cette étape,

plus de la moitié des hêtres matures sont infectés et meurent de cette maladie. Finalement, la maladie cesse tranquillement d'évoluer et devient endémique. Ainsi donc, la zone postépidémique (*aftermath zone*) est caractérisée par la présence d'arbres toujours résistants ou, encore, déformés.

1.3 Dispersion de la cochenille du hêtre

Les ravages causés par cette maladie ont pris une ampleur considérable dans plusieurs forêts des États du Nord-Est américain dans les années 70 amenant les chercheurs à s'intéresser aux patrons de dispersion de la maladie. En situation épidémique, les modes de dispersion de la maladie sont connus en étudiant la croissance et les mouvements de la cochenille du hêtre. Cet insecte croît rapidement dans les peuplements nouvellement infestés contrairement à ceux affectés depuis plus longtemps (Houston, 1994a). La dispersion de la cochenille se fait activement sur le tronc et passivement d'un arbre à l'autre grâce à des agents physiques tels que l'eau et le vent. Elle se réalise à la fin de la saison estivale jusqu'au début de l'automne correspondant au premier stade larvaire.

La dispersion active des insectes se fait sur le tronc de bas en haut mais ils se concentrent à deux ou trois mètres du sol (Houston *et al.*, 1979). Quant au transport passif, la petite taille de la cochenille (environ un mm) favorise l'infestation au sein d'un peuplement forestier. La propagation est fonction de la distance de la source et de la direction des vents (Houston *et al.*, 1979). Houston (1994a) a révélé que la dispersion des cochenilles se fait à une distance moyenne de dix m à partir de l'arbre infesté avec un vent inférieur à un m/s. Ceci expliquerait l'expansion rapide de la maladie en Amérique du Nord. La cochenille peut également voyager sur de grandes distances. Moins de 1% des larves atteignent une couche d'air à circulation rapide et turbulente au-dessus de la couronne des arbres lorsqu'elles sont emportées par des mouvements verticaux (Houston, 1994a).

1.4 Impact de la maladie dans un écosystème forestier

La maladie corticale du hêtre fait craindre des changements néfastes dans l'équilibre des peuplements forestiers par la mort prématurée de cette espèce arborescente. Pourtant, le hêtre à grandes feuilles ne disparaît pas complètement des forêts de l'Amérique du Nord. Cette espèce a la capacité de se régénérer par drageonnement contrairement au hêtre européen. La mort de l'arbre stimulerait la formation de rejets de racine ce qui empêcherait la disparition définitive du hêtre dans nos forêts (Houston, 1975; Jones and Raynal, 1986, 1987). Les semis et drageons produits par les hêtres infectés sont à leur tour victimes de cette maladie lorsqu'ils deviennent matures. Toutefois, les semis et les drageons de hêtres atteints de la maladie ne sont pas systématiquement infestés par la cochenille du hêtre.

La susceptibilité du hêtre à être infecté par la maladie augmente avec la surface du tronc ou un DHP supérieur à 25 cm approximativement (Houston, 1975; Mize and Lea, 1979; Twery and Patterson, 1984; Fernandez and Boyer, 1988; Houston and Valentine, 1988; Runkle, 1990; Gavin and Peart, 1993; Houston, 1994a, 1994b). En d'autres mots, la cochenille du hêtre attaque plus facilement un hêtre mature ayant un DHP supérieur à 25 cm puisque son écorce contient plus de crevasses. Un peuplement forestier, dont le hêtre à grandes feuilles est en abondance, est considéré comme une source majeure de dispersion. La distance à un hêtre malade et la direction des vents sont également responsables de la susceptibilité d'un hêtre à être atteint par la maladie (Houston *et al.*, 1979; Houston and Valentine, 1988). Cette susceptibilité est de plus grande envergure lors de la première épidémie. Si la maladie réapparaît dans la zone postépidémique, son développement ressemblera à des patrons éruptifs (Houston, 1975).

Les effets de la maladie ne sont pas uniformes en milieu forestier et changent selon la composition et la structure des peuplements. Les études de terrain ont été nombreuses à s'être intéressées à la composition des espèces et la structure des peuplements dans la forêt décidue tempérée du Nord-Est américain. La composition de la sous-canopée de différents peuplements est généralement peu affectée par la mort de hêtres matures. De plus, la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.) est l'espèce qui profite le plus de la mortalité du hêtre. Bref, on observe que le hêtre se maintient pour une génération d'arbres dans un peuplement forestier (Houston, 1975; Twery and Patterson, 1984; Runkle, 1990;

Gavin and Peart, 1993). L'impact de la maladie corticale du hêtre sur la composition et la structure des peuplements forestiers n'a jamais pu être observé au-delà de la première génération de hêtres. Ces recherches, impliquant des travaux de terrain, nécessitent un processus de collecte de données fastidieux qui ne peut généralement pas durer plus de quelques décennies. La modélisation forestière permet donc d'étudier les effets de la maladie corticale du hêtre dans un peuplement forestier sur plusieurs générations d'arbres.

Chapitre 2: Modélisation de la dynamique forestière et modèle SORTIE

Le chapitre 2 présente les tenants et les aboutissants de la modélisation de la dynamique de succession forestière dans un contexte d'évaluation de l'impact de la maladie corticale du hêtre sur un peuplement feuillu tempéré à l'aide du modèle SORTIE. Les notions de modèle et de modélisation sont abordées en plus de décrire les deux familles de modèles de succession, soit les modèles globaux et les modèles distribués. Les modèles globaux ne considèrent pas les caractéristiques des systèmes complexes propres aux écosystèmes forestiers. La famille des modèles distribués, auquel appartient le modèle SORTIE, tient compte de la dimension spatiale permettant aux écosystèmes de se complexifier. Le modèle SORTIE est présenté en termes de ses caractéristiques, de son fonctionnement, de sa contribution en écologie forestière et de ses limites en plus de montrer des applications et développements récents qui en font un outil intéressant et prometteur en modélisation de la dynamique forestière. L'énoncé des objectifs et des hypothèses de recherche complète ce chapitre.

2.1 Modélisation de la dynamique de succession forestière

Un système réel, tel un écosystème forestier, peut être représenté de manière simple par un modèle (Coquillard et Hill, 1997). Un modèle est une abstraction qui simplifie le système réel étudié en ignorant ses nombreuses caractéristiques afin de se concentrer sur les aspects qui intéressent le modélisateur. La modélisation permet de simuler un système écologique considérant l'ensemble de ses composantes et leurs relations. La classification des modèles de succession forestière en deux grandes familles s'inspire de celle de Coquillard et Hill (1997) et de Dubé (1998).

La première famille de modèles considère le système de manière globale afin d'observer l'évolution d'un écosystème forestier à l'échelle, par exemple, des communautés et non de l'arbre. Les modèles globaux peuvent être analytiques et simuler le système à l'aide d'équations différentielles déterministes ou stochastiques. Un système est déterministe si son état au temps t dépend de son état au temps $t-1$. D'autres modèles globaux stochastiques décrivent le système à l'aide de matrices de transition markoviennes. Ces matrices introduisent le hasard par des probabilités liées à la transition vers un nouvel état.

Finalement, les modèles globaux dits à compartiments permettent de simuler les échanges entre les composantes du système.

Les modèles globaux ne considèrent pas de manière explicite la dimension spatiale, soit les interactions spatiales entre les composantes à l'échelle locale, ce qui les rend incapables de simuler les comportements globaux émergents de ces interactions dans le temps. Les modèles globaux étant réductionnistes, on a récemment assisté à la naissance d'une nouvelle famille de modèles dans l'étude locale des écosystèmes forestiers, soit les modèles distribués. Cette famille de modèles permet l'abstraction d'un système au cours du temps de manière discrète afin d'en comprendre le fonctionnement et le comportement (Hill, 1993). Ces modèles font donc appel à la simulation dans le temps et sont axés sur les individus qui sont la source des interactions et de la complexité. Ce nouveau courant de pensée voit la simulation comme un moyen de générer des comportements émergents à l'aide de méthodes déterministes, probabilistes ou aléatoires (Coquillard et Hill, 1997). Ce type de modélisation incorpore explicitement la dimension spatiale et est appuyée par la théorie des systèmes complexes.

Un écosystème forestier est un système complexe, soit un système dynamique dont les propriétés changent avec le temps (Coveney and Highfield, 1996). Un tel système est beaucoup plus que le résultat de la somme des interactions entre ses composantes. Il possède la caractéristique d'être irréductible, c'est-à-dire de ne pas pouvoir être réduit à ses composantes puisque ce sont les interactions entre les composantes, souvent simples, qui lui confèrent sa complexité (Itami, 1994). Ces interactions sont à leur tour responsables de la présence de processus non-linéaires propres aux systèmes capables de s'auto-organiser. Les composantes d'un système sont organisées en raison de la présence de multiples interactions au sein d'une structure bien définie. Un système est non-linéaire puisque ses multiples interactions complexes qui le caractérisent produisent des changements rapides et de l'instabilité dans ce système devenu difficilement prévisible (Klomp and Green, 1996). Les processus non-linéaires se produisent à différentes échelles et contribuent à notre incapacité de prédire le comportement des composantes dans le temps et l'espace.

La communauté scientifique reconnaît que les écosystèmes naturels sont caractérisés par une complexité incroyable. Wolfram (1984) mentionne que la complexité propre à un écosystème n'est pas interrompue lors de la simulation des individus dans le temps. Selon lui, la simulation entraîne l'évolution des processus non-linéaires ce qui permet aux écosystèmes de se complexifier.

Les systèmes écologiques possèdent toutes les caractéristiques des systèmes complexes. La théorie des systèmes complexes a évolué au rythme des connaissances acquises sur les écosystèmes (Wolfram, 1984). Il est nécessaire de comprendre en quoi consiste un système écologique avant de saisir le bien fondé de la modélisation.

Mais qu'est-ce qu'un écosystème? Un écosystème peut être défini comme l'ensemble des composantes biotiques et abiotiques en interaction dans un milieu naturel. Il est constitué d'un système et de ses sous-systèmes. Un système est un ensemble d'objets et de sous-systèmes en interaction (Coquillard et Hill, 1997). Un système peut être statique ou dynamique; il est dynamique si on y retrouve des processus susceptibles de changer l'état du système. Un système écologique, tel que la forêt, est un système dynamique dont les nombreuses interactions spatiales locales génèrent une structure complexe globale dans le temps.

Le comportement global d'un écosystème forestier est difficilement prévisible par une simple méthode traditionnelle qui ne considère pas les propriétés complexes émergentes (Grimm, 1999). La simulation s'avère donc une nouvelle approche permettant de modéliser la dynamique forestière en incorporant explicitement la dimension temporelle et spatiale. La nécessité d'intégrer les interactions spatiales locales dans les modèles de succession forestière a engendré l'utilisation des modèles à simulation discrète, soit les modèles distribués.

Il existe trois types de modèles distribués: les modèles trouées-centrés, les modèles discrets dérivés des techniques de la vie artificielle et les modèles continus orientés-objets. Les modèles trouées-centrés (*gap models*) ont connu une très grande popularité dans les années

1970. Ces modèles simulent à chaque pas de temps les unités spatiales, et non les individus eux-mêmes, dans une forêt sans tenir compte de la répartition spatiale des individus. Ce type de modèles n'est spatial qu'à la verticale. L'espace est découpé sous forme de cellules régulières dont la taille est celle d'une trouée (créée par la mort d'un arbre mature dominant) ou simplement d'une station d'échantillonnage (Shugart and West, 1980). La simulation de la croissance radiale, de la régénération et de la mortalité des individus, en lien avec la disponibilité des ressources du milieu et la compétition pour celles-ci dans chaque cellule, permet de déterminer la démographie des espèces arborescentes dans chaque trouée ou quadrat.

John von Neumann (1958) a étudié l'histoire de la vie artificielle dans le but d'expliquer la complexité qui caractérise la nature. La vie artificielle se définit comme une technique de reproduction de la vie à travers une machine à l'aide de processus simples et selon des conditions initiales prédéfinies. L'étude de la vie artificielle a pour objectif de découvrir la nature de la vie telle que nous la connaissons et également telle qu'elle pourrait être dans l'univers (Coveney and Highfield, 1996). Les nombreux travaux en vie artificielle ont permis d'identifier les principales propriétés des systèmes complexes. En effet, les systèmes artificiels dérivés de la vie artificielle montrent des comportements propres aux systèmes naturels (Kawata and Toquenaga, 1994). La simulation de la vie artificielle permet donc de déterminer des règles simples, responsables du comportement des individus et des interactions entre eux, qui produisent des patrons émergents naturels. "In order for the scientific method to work, an artificial situation of consistent reproductibility must be created. This requires simplification of the situation to the point where it is controllable and predictable" (Kay and Schneider, 1994). Les automates cellulaires sont les principaux modèles discrets dérivés des techniques de la vie artificielle qui ont vu le jour il y a environ une vingtaine d'années.

Un automate cellulaire peut être défini comme un système de cellules interagissant localement de manière simple qui manifeste un comportement global complexe (Wolfram, 1984). Ce type de modèle fait référence à cinq concepts principaux: une matrice composée de cellules, une règle de transition (déterministe ou stochastique) tenant compte des

paramètres locaux, un voisinage (géométrique ou non-géométrique), un pas de temps donné et un ensemble fini d'états potentiels pour chaque cellule. Un automate cellulaire est un modèle dynamique discret dans l'espace, le temps et dans ses états (Bascompte and Solé, 1995). Chaque cellule de la matrice représente un seul individu caractérisé par un état quelconque prédéfini. Le plus classique des automates cellulaires est le Jeu de la vie de John Conway (Gardner, 1970). C'est un automate cellulaire déterministe qui simule la vie et la mort des cellules et dont le résultat se caractérise par l'émergence de structures spatiales. La figure 2.1 montre l'exemple d'une structure possible d'un automate cellulaire. La règle de transition est appliquée à chaque cellule et à chaque itération en tenant compte de la valeur de l'état attribuée à la cellule et à son voisinage au temps précédent. La modification des conditions initiales est responsable du changement dans le niveau de détails des patrons émergents (Judson, 1994).

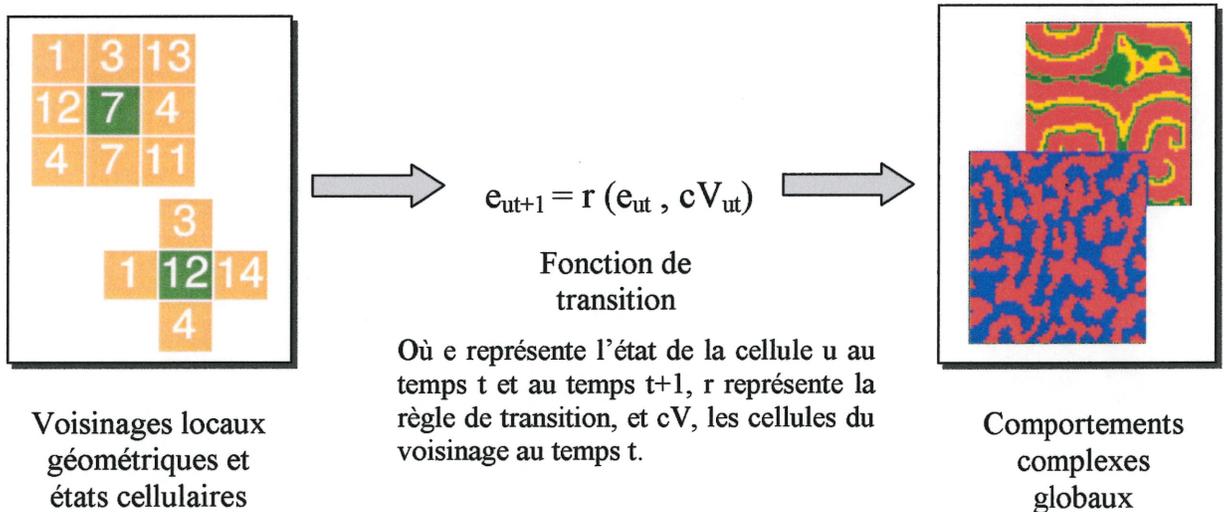


Figure 2.1: Structure d'un automate cellulaire.

Les modèles continus orientés-objets, dérivés des modèles trouées-centrés, ont été développés depuis les années 1990. Ils intègrent mieux l'espace dans la simulation puisqu'ils considèrent la position exacte des individus dans la matrice selon leurs coordonnées précises (x, y) en plus de simuler les interactions spatiales entre eux. Ce type

de modèle préconise une approche orientée sur l'objet ce qui simplifie l'acquisition et la structuration de l'information propre à chaque individu. On assiste donc à la simulation des individus en tant qu'objets du système dans un contexte spatial continu. Ce type de modèle a progressé au niveau de l'échange des ressources entre les individus et de la compétition pour celles-ci. De plus, les différentes fonctions reliées à la croissance, la régénération et la mortalité des individus intégrées dans ces modèles génèrent une dynamique plus réaliste. Les nombreuses améliorations apportées à ces modèles nous permettent de croire à l'aboutissement de modèles de succession forestière intégrant la complexité des écosystèmes forestiers (Judson, 1994). Une nouvelle génération de modèles a été développée afin de simuler un écosystème forestier dans un espace continu et en considérant chaque individu et leurs interactions locales. L'un de ces modèles est le modèle SORTIE.

Le modèle SORTIE résulte donc de l'évolution des modèles trouées-centrés. Il utilise une approche orientée-objet qui favorise la transposition des modèles théoriques en modèles informatiques puisque l'architecture du modèle se rapproche davantage de la réalité sur le plan conceptuel. De plus, le modèle SORTIE est spatialement explicite et centré sur l'individu ce qui permet aux écosystèmes forestiers de se complexifier au cours d'une simulation.

2.2 Modèle SORTIE

À l'heure actuelle, très peu de modèles distribués orientés-objets sont utilisés en modélisation forestière. SORTIE BC v. 4.1 (Pacala *et al.*, 1993, 1996; Papaik, 1999) est l'un de ces modèles qui permet de simuler la dynamique de succession de la forêt décidue tempérée à l'échelle de l'espèce végétale dans un espace continu. Contrairement aux modèles trouées-centrés, SORTIE incorpore l'espace explicitement en tenant compte de la taille et de la position spatiale de chaque arbre plutôt que de simuler l'espace créé par une trouée ou une station d'échantillonnage. Le modèle a été conçu par une équipe de chercheurs américains à partir d'une impressionnante banque de données empiriques amassées dans la *Great Mountain Forest* située à Norfolk au nord-ouest du Connecticut,

États-Unis (Pacala *et al.*, 1993, 1996; Canham *et al.*, 1994; Ribbens *et al.*, 1994; Kobe *et al.*, 1995). Les sites d'expérimentation échantillonnés contiennent des peuplements de succession secondaire de 80 à 120 ans (Pacala *et al.*, 1996). Les données ont permis de simuler, pour neuf espèces arborescentes dominantes ou sous-dominantes, le cycle de vie de chaque arbre ainsi que leurs interactions en estimant les fonctions de croissance, de mortalité et de dispersion. Ces neuf espèces arborescentes sont *Acer rubrum* L. (érable rouge), *Acer saccharum* Marsh. (érable à sucre), *Betula alleghaniensis* Britt. (bouleau jaune), *Fagus grandifolia* Ehrh. (hêtre à grandes feuilles), *Tsuga canadensis* (L.) Carr. (pruche du Canada), *Fraxinus americana* L. (frêne d'Amérique), *Prunus serotina* Ehrh. (cerisier tardif), *Pinus strobus* L. (pin blanc) et *Quercus rubra* L. (chêne rouge).

Les différentes fonctions du modèle sont déterminées en fonction de la taille des arbres et de la quantité de lumière disponible mesurée au-dessus et au centre de chaque couronne (Pacala and Deutschman, 1995). Les arbres compétitionnent entre eux simplement par l'épuisement des ressources (Pacala *et al.*, 1993). La compétition entre les individus est un processus déterministe qui dépend de la quantité de lumière disponible interceptée par la couronne de chaque arbre en tenant compte de l'ombrage produit par les couronnes des arbres voisins. Les données recueillies sur un site d'échantillonnage de quatre hectares ont montré que la lumière est la ressource déterminante dans la compétition entre les individus et que la quantité d'eau et d'azote dans le sol avaient peu d'influence sur la croissance, la mortalité et la dispersion des individus (Pacala *et al.*, 1996).

Le modèle SORTIE est composé de quatre sous-modèles, soit les sous-modèles de la lumière, de la croissance, de la mortalité et de la reproduction (Figure 2.9).

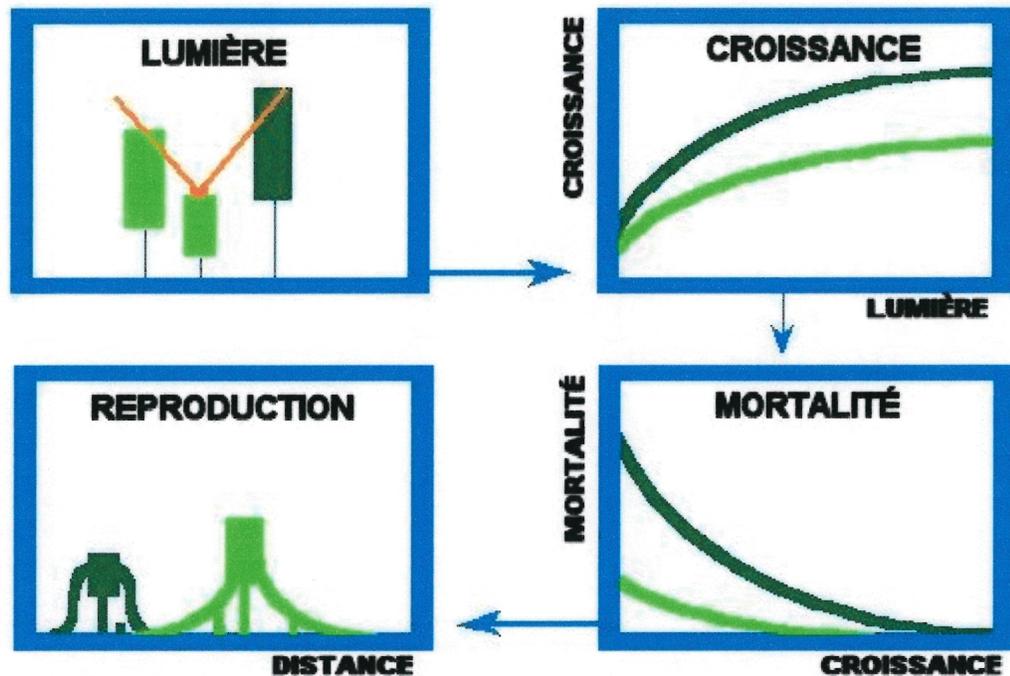


Figure 2.2: Les quatre sous-modèles de SORTIE, pour deux espèces hypothétiques, quantifiant la lumière locale disponible, la croissance, le risque de mortalité et la reproduction (Deutschman *et al.*, 1997).

Le premier sous-modèle, soit celui de la lumière, permet de calculer la quantité de lumière disponible pour chaque individu en tenant compte de son voisinage. Le sous-modèle de la lumière tient compte de la luminosité provenant du ciel, soit le mouvement diurne et saisonnier du soleil pendant une saison de croissance à la latitude du site d'expérimentation. Le rayonnement solaire direct et diffus sur le site d'expérimentation est également intégré au sous-modèle de la lumière (Pacala *et al.*, 1996).

L'indice de lumière global (Global Light Index ou GLI) est tout d'abord calculé pour chaque individu et à chaque pas de temps en tenant compte de deux fonctions allométriques qui déterminent la hauteur de l'arbre ainsi que la largeur et la profondeur de sa couronne (Canham *et al.*, 1994). Ces fonctions allométriques permettent de construire les couronnes cylindriques de chaque semis, plantule ou arbre du modèle. Ensuite, des coefficients d'atténuation de la lumière pour chaque individu et à chaque itération

déterminent l'atténuation de la lumière (réduction de l'intensité de lumière) au moment où la lumière passe à travers la couronne de l'arbre.

La quantité de lumière disponible en tout lieu dans le modèle est déterminée à partir des calculs dérivés des mesures qui ont été prises par photographie grand-angulaire (*fish-eye photograph*) sur le terrain au-dessus de chaque individu (Canham *et al.*, 1994). Par conséquent, il est possible de déterminer l'ouverture locale de la canopée dans le modèle. Les photographies grand-angulaires sont divisées en 216 pixels (directions) et chaque pixel représente le trajet à partir de la caméra jusque dans le ciel. Pour chacun de ces trajets, le sous-modèle de la lumière détermine le nombre de couronnes interceptées de chaque espèce. Les couronnes réduisent donc la quantité de lumière dans ce parcours.

La disponibilité locale de la lumière étant mesurée dans le sous-modèle de la lumière, il est possible de calculer les fonctions de croissance, de mortalité et de dispersion afin de simuler le cycle de vie de tous les arbres. Le sous-modèle de la croissance détermine le diamètre du tronc de chaque arbre et à chaque pas de temps selon la quantité de lumière disponible qui est la ressource limitative (Pacala *et al.*, 1994). Des équations déterministes permettent de calculer la croissance radiale de l'individu à l'aide du diamètre de l'arbre et de l'indice de lumière global (GLI). La croissance d'un jeune arbre se fait géométriquement puisque l'augmentation de la croissance annuelle du jeune arbre est linéaire avec le diamètre de son tronc. Par contre, la croissance d'un vieil arbre diminue progressivement au fur et à mesure que son diamètre augmente (Pacala *et al.*, 1995).

Le sous-modèle de la mortalité permet de calculer le risque de mortalité de chaque individu et à chaque pas de temps. Le risque de mortalité est le résultat d'une mortalité associée à la décroissance d'un arbre ainsi qu'à la mortalité aléatoire (Pacala *et al.*, 1993; Pacala *et al.* 1996). En effet, la mortalité juvénile des individus est fonction du taux de croissance inverse et dépend du bilan de carbone (Kobe *et al.*, 1995). La mortalité aléatoire est associée à des perturbations mineures telles que des chablis où chaque arbre adulte a une probabilité constante de mourir, soit 1% des individus de chaque espèce à chaque année. Les arbres morts engendrent la formation de trouées ce qui modifie l'indice de lumière

global (GLI). Le modèle ne tient pas compte des processus tels que l'herbivorisme, la prédation et les maladies de plante (Pacala *et al.*, 1996).

Finalement, le sous-modèle de la reproduction est caractérisé par deux composantes, soit la fécondité et la dispersion des graines (Ribbens *et al.*, 1994). Tout d'abord, la fécondité est une composante déterministe qui permet de calculer le nombre de graines et de drageons produits par chaque arbre. La quantité de graines et de drageons produits par un arbre est proportionnelle à sa taille. Ensuite, la dispersion des graines est une composante stochastique qui permet de déterminer la localisation des graines et des drageons produits par chaque arbre en fonction du diamètre de l'arbre et de sa localisation spatiale. La fonction du sous-modèle de la reproduction responsable de la localisation spatiale des graines et des drageons d'un arbre suit une distribution de probabilité centrée sur l'arbre. La localisation de chaque graine est déterminée en fonction de la position de l'arbre. La probabilité de dispersion diminue avec la distance de l'arbre. L'effet du vent sur la dispersion des graines est intégrée dans le sous-modèle de la reproduction. Ce même sous-modèle n'inclut pas la présence de sites sans risque pour la germination ainsi que de la variabilité spatiale de la survie des graines (Pacala *et al.*, 1996).

Le modèle est caractérisé par deux sources d'incertitude, soit la stochasticité et l'estimation des paramètres (Pacala *et al.*, 1993, 1996). Bien que les sous-modèles de SORTIE utilisent des fonctions déterministes, ils incluent également quelques éléments de stochasticité. En effet, des probabilités sont associées à la dispersion des graines, à la mortalité ainsi qu'à la disposition initiale des arbres dans la matrice. L'autre source d'incertitude est associée à l'estimation des paramètres dans les quatre sous-modèles. En effet, les valeurs de chacun des paramètres ont été préalablement déterminées par un groupe de chercheurs à l'aide de l'échantillonnage des données de terrain qui pourraient être déficientes ou erronées (Pacala *et al.*, 1993, 1996; Canham *et al.*, 1994; Ribbens *et al.*, 1994; Kobe *et al.*, 1995).

Des analyses de sensibilité ont été réalisées sur le modèle SORTIE afin de vérifier les patrons globaux émergents en réponse aux interactions spatiales locales entre les individus (Deutschman *et al.*, 1997, 1999). Les résultats de ces études ont montré que les patrons

globaux émergents sont insensibles à l'estimation des paramètres de la lumière locale disponible. De plus, il a été déterminé que la sensibilité du modèle aux conditions initiales se limite aux deux premiers siècles (Dubé *et al.*, 2001; Ménard *et al.*, sous presse). Une structure spatiale agrégée de dispersion des espèces est obtenue après plus de 200 ans de simulation.

La figure 2.10 montre la fenêtre du logiciel SORTIE après une simulation fictive d'un écosystème forestier de un hectare pendant 250 ans. Le modèle permet la simulation des individus, représentés par les couronnes dans la matrice, en considérant leur position exacte dans un espace continu. En plus de générer des données brutes, SORTIE produit des graphiques présentant, par exemple, la densité des espèces arborescentes et la distribution des diamètres à hauteur de poitrine (DHP) dans le temps.

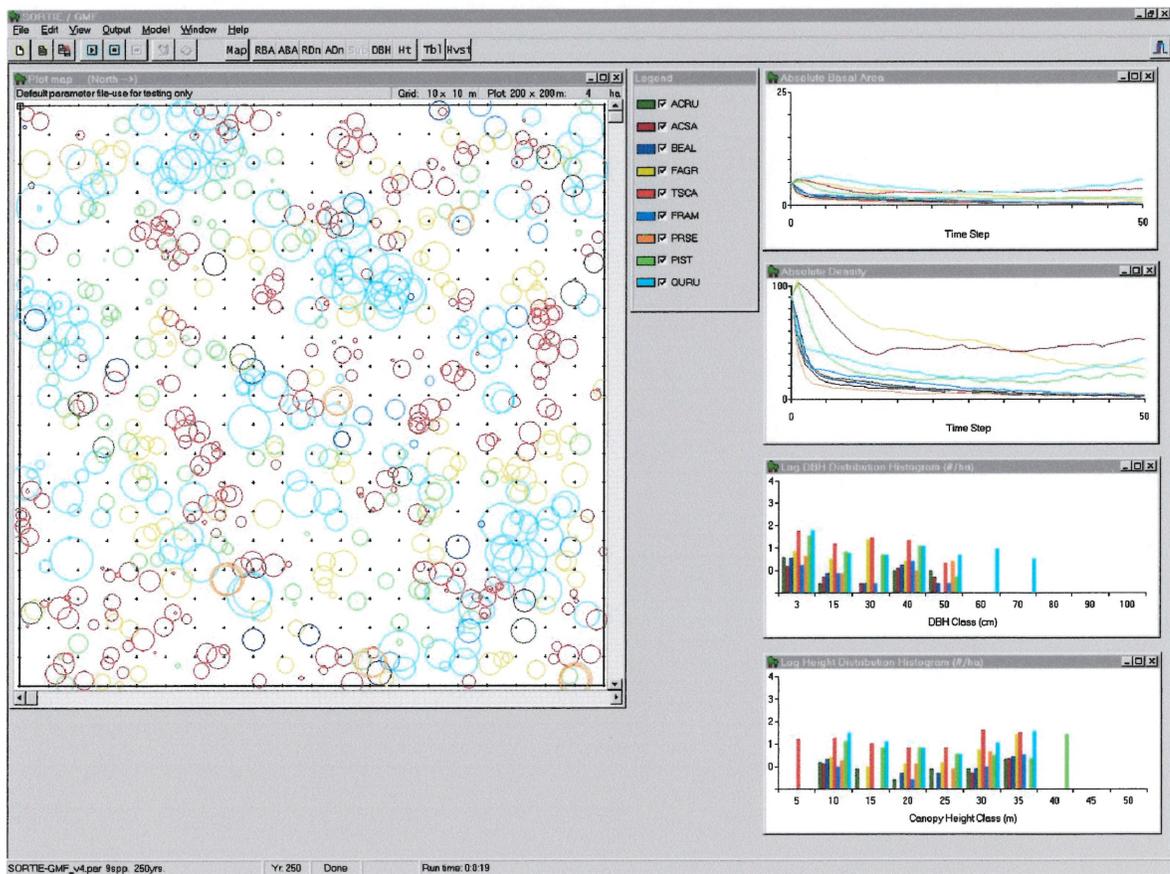


Figure 2.3: Fenêtre du logiciel SORTIE après une simulation.

2.3 Contexte d'application du modèle SORTIE

Jusqu'à maintenant, le modèle SORTIE a été l'outil de modélisation utilisé dans le cadre de quelques travaux au Laboratoire de Géomatique et d'Analyse Spatiale du département de géographie de l'Université de Montréal. Dubé *et al.* (2001) ont étudié la dynamique des trouées et les structures spatio-temporelles émergentes. L'objectif était d'évaluer la sensibilité spatio-temporelle du modèle aux conditions initiales ainsi que de caractériser la structure spatio-temporelle de la dynamique des trouées à l'échelle du peuplement selon le degré de tolérance à l'ombre des espèces. Les résultats ont montré l'existence d'une dynamique spatiale globale cohérente. De plus, la dynamique spatiale des trouées à long terme permet de quantifier les effets de la tolérance à l'ombre sur la réponse des espèces aux perturbations dans les forêts décidues tempérées.

Les travaux de Ménard *et al.* (sous presse) ont porté sur la dynamique des perturbations de petite envergure (PPE). Une PPE est une trouée dans un couvert forestier dont l'origine peut être naturelle (tempête, mort naturelle, chablis) ou anthropique (gestion de la régénération des espèces forestières en sylviculture). Le but de l'étude était d'évaluer le potentiel de SORTIE dans l'analyse spatio-temporelle des PPE. Les auteurs ont vérifié la sensibilité du modèle aux conditions initiales ainsi que l'impact des PPE sur la dynamique forestière. Le modèle est sensible aux conditions initiales durant les premiers 300 ans. La dynamique démographique globale des espèces n'est pas influencée par l'introduction de PPE pour des tailles variant entre 500 et 2000 m² et le moment dans la simulation.

Une étude subséquente (Ménard *et al.*, soumis pour publication) avait pour but de quantifier l'impact des PPE sur les arbres en périphérie en utilisant les épisodes d'essor (*release*) comme indicateur de cet impact. Un épisode d'essor est caractérisé par l'absence de compétition végétale dans le voisinage d'un arbre. Les résultats de l'étude indiquent que l'impact se manifeste bien au-delà des frontières traditionnelles des PPE. Les épisodes d'essor se produisent en majorité dans les secteurs au nord des PPE et sont généralement très présents dans les premiers 20 m en périphérie des PPE.

Le modèle SORTIE a également été appliqué dans l'étude de l'impact de la maladie corticale du hêtre sur la composition et la structure des peuplements dans la forêt décidue tempérée (voir chapitre 3). Ces travaux ont permis de vérifier les effets de cette maladie forestière à long terme, soit environ trois générations de hêtres. L'analyse des courbes démographiques globales et de la distribution des classes de diamètre des arbres a montré que le hêtre se maintenait pendant 1000 ans. De plus, la pruche est l'espèce la plus favorisée par le déclin du hêtre. La problématique et les résultats de ces travaux seront présentés dans les prochains chapitres de ce mémoire.

D'autres études sont réalisées au Québec par les membres de l'équipe de recherche dirigée par Christian Messier du département des sciences biologiques de l'UQAM afin de calibrer le modèle SORTIE pour les espèces du Sud-Ouest du Québec. Marilou Beaudet, une membre de cette équipe, a étudié l'impact des patrons de développement du bouleau jaune, de l'érable à sucre et du hêtre sur leur acclimatation aux variations de la luminosité (Beaudet and Messier, 1998). De plus, les membres de cette équipe de recherche tentent de comprendre les causes du remplacement de l'érable à sucre par le hêtre dans une forêt du Sud du Québec (Beaudet *et al.*, 1999). Pour ce faire, ces chercheurs utilisent le modèle SORTIE. Les données du modèle SORTIE ont été échantillonnées dans la *Great Mountain Forest* sur des sols sableux qui ne favorisent pas la régénération de l'érable à sucre (Pacala *et al.*, 1996). Or, la croissance maximum de l'érable à sucre se fait sur des sols argileux bien drainés (Burns and Honkala, 1990). Par conséquent, l'équipe de recherche tente de raffiner les fonctions de reproduction et de croissance de l'érable à sucre dans le modèle SORTIE. Les travaux de terrain se situent dans le Sud-Ouest du Québec. Parallèlement, ce même type de travaux de terrain est réalisé pour les forêts de la Colombie-Britannique sous la direction de David Coates du ministère des forêts de la Colombie-Britannique.

2.4 Contributions du modèle SORTIE en écologie forestière

Jusqu'à ce jour, les études réalisées en écologie forestière à l'aide du modèle SORTIE ont apporté une contribution significative dans l'étude des écosystèmes forestiers. Un des avantages du modèle SORTIE est qu'il considère la position exacte de chacun des individus

dans un peuplement forestier et à chaque pas de temps de la simulation en plus de pouvoir simuler un peuplement forestier selon différentes échelles d'observation. Il est considéré comme un outil complémentaire aux études réalisées sur le terrain. En effet, les écologistes utilisent la modélisation afin de comprendre certains comportements et phénomènes en écologie forestière qui ne pourraient être observés à l'échelle de la vie humaine. Le modèle SORTIE permet d'évaluer plusieurs scénarios qui mènent à l'exploration de nouvelles hypothèses de recherche pouvant être testées lors d'études écologiques exhaustives sur le terrain. La simulation d'un écosystème forestier se veut donc une approche préliminaire lors d'études quantitatives.

2.5 Limites du modèle SORTIE

Le modèle SORTIE, s'il permet une évaluation satisfaisante des comportements et des phénomènes en écologie forestière, présente néanmoins des limites liées, tout d'abord, à la complexité résultant des interactions entre les individus d'un peuplement forestier. Le modèle SORTIE est une représentation simple et réduite de la réalité qui confère une approximation grossière de l'étonnante complexité des écosystèmes forestiers. En effet, certaines problématiques écologiques ne sont pas reproduites par le modèle SORTIE ce qui diminue son efficacité à représenter les comportements des individus dans un peuplement forestier. Par exemple, les interactions entre la flore et la faune terrestre et aviaire ne sont pas intégrées dans le modèle SORTIE. De plus, les fonctions du modèle SORTIE ne permettent pas de simuler les perturbations naturelles présentes dans un peuplement forestier, telles que les chablis et les maladies forestières. Les perturbations qui affectent occasionnellement les peuplements forestiers, soit les feux de forêt, les tempêtes et les tornades, ne sont également pas représentées dans le modèle SORTIE.

La structure souple du modèle SORTIE permet à son utilisateur d'améliorer le modèle en modifiant ou en ajoutant des fonctions afin d'intégrer ces perturbations naturelles. Une fonction du modèle SORTIE a été modifiée dans le cadre des travaux sur la modélisation de la dynamique de succession forestière en réponse à la maladie corticale du hêtre. En effet, la fonction de mortalité du hêtre a été corrigée afin d'augmenter d'environ 50 % la

probabilité de mortalité du hêtre dont le diamètre est supérieur à 25 cm. Ainsi, le modèle SORTIE peut s'adapter aux différentes problématiques écologiques sans toutefois reproduire la réalité avec exactitude.

Une autre limite du modèle SORTIE implique la présence d'incertitudes dans les résultats générés par le modèle. Les sources d'incertitude du modèle SORTIE sont associées aux éléments de stochasticité (disposition initiale aléatoire des arbres dans la matrice, dispersion aléatoire des graines et mortalité aléatoire des arbres) et à l'erreur humaine associée à l'élaboration des fonctions du modèle SORTIE. En effet, les fonctions du modèle sont estimées à partir des mesures prises sur le terrain qui peuvent être incomplètes ou non suffisamment représentatives. De plus, elles ont été acquises dans une région particulière, ce qui ne permet d'extrapoler les résultats à d'autres régions sans apporter des modifications au modèle.

Afin de s'assurer du réalisme des prédictions du modèle SORTIE, il est recommandé de valider les résultats obtenus par modélisation. La validation par confrontation est une des principales méthodes (Coquillard et Hill, 1997). La validation par confrontation consiste à vérifier les résultats du modèle avec les conditions réelles. Par conséquent, les experts peuvent être conviés à évaluer l'exactitude des résultats d'une simulation à l'aide de leurs propres expériences sur le terrain (Coquillard et Hill, 1997).

La validation des résultats obtenus par le modèle SORTIE n'est possible que sur une courte période de temps. En effet, les résultats de la modélisation peuvent difficilement être confrontés avec les résultats des contrôles de terrain lorsque la simulation est réalisée sur une longue période de temps. Par exemple, les résultats de la modélisation de l'impact de la maladie corticale du hêtre dans une forêt décidue tempérée sur une période de 1000 ans ne peuvent pas être validés à l'aide des données de terrain. La pertinence de la modélisation d'un écosystème forestier sur une longue période de temps, comme c'est le cas dans le cadre des travaux de ce mémoire, peut être remise en question par les écologistes qui considèrent bien souvent la modélisation comme une prédiction à long terme et incertaine du comportement d'un écosystème forestier. Les travaux de simulation

d'un écosystème forestier sur une courte période de temps montrent que le modèle SORTIE génère une dynamique forestière réaliste (Pacala *et al.*, 1996). Le modèle SORTIE est plutôt considéré comme un outil lors de travaux nécessitant la réalisation de simulations sur une longue période de temps. En effet, le modèle SORTIE permet d'évaluer différents scénarios qui soulèvent des questions de recherche pouvant faire l'objet d'études approfondies sur le terrain.

2.6 Objectifs et hypothèses de recherche

L'objectif principal de cette recherche est d'évaluer l'impact à long terme de la propagation de la maladie corticale du hêtre dans la forêt décidue tempérée à l'aide du modèle SORTIE. Plusieurs questions de recherche ont été soulevées à partir de la littérature. Quels sont les effets à long terme de la maladie sur la dynamique de population selon les classes de DHP? Quelles espèces profitent le plus du déclin du hêtre? L'objectif spécifique sera donc d'analyser l'impact de la maladie corticale du hêtre sur la composition et la structure des peuplements forestiers pendant 1000 ans. Le modèle SORTIE n'étant pas originalement conçu pour réaliser ce genre d'étude, l'augmentation de la probabilité de mortalité du hêtre due à la présence de la maladie corticale du hêtre a été modélisée grâce à la modification de la fonction de mortalité du hêtre.

Nous formulons l'hypothèse que le hêtre ne disparaît pas suite à l'invasion de la maladie en raison de sa capacité à se régénérer par rejets de souche. De plus, la structure démographique du hêtre devrait se modifier substantiellement en réponse à l'introduction de la maladie. La régénération du hêtre dépend principalement des rejets de souche dont la production est stimulée par la perte de vigueur des hêtres matures avant leur mort (Houston 1975; Jones and Raynald 1986; 1987). La susceptibilité du hêtre à être atteint de la maladie augmente avec un DHP supérieur à 25 cm (Houston 1975; Mize and Lea 1979; Twery and Patterson 1984; Fernandez and Boyer 1988; Houston and Valentine 1988; Runkle 1990; Gavin and Peart 1993, Houston 1994a, 1994b). Par conséquent, les changements devraient se traduire par une augmentation du nombre de semis et de plantules du hêtre ainsi qu'une baisse du nombre de hêtres matures au cours des simulations. Finalement, la pruche du

Canada (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.) et l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) devraient être les espèces les plus avantagées par le passage de la maladie étant des espèces tolérantes à l'ombre. Selon les études de terrain, la pruche du Canada était l'espèce la plus avantagée par l'augmentation de la mortalité du hêtre (Houston 1975; Twery and Patterson 1984; Runkle 1990; Gavin and Peart 1993).

Chapitre 3: Modeling the impact of beech bark disease in northern hardwood forest using the SORTIE model

Modeling the impact of beech bark disease in northern hardwood forest using the SORTIE model

Catherine Le Guerrier¹, Charles D. Canham², André Bouchard³, and Danielle J. Marceau¹

¹Geocomputing Laboratory, Department of Geography, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3J7. Tel: [REDACTED] Fax: (514) 343-8008
e-mail: [REDACTED]

²Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA.

³IRBV, Université de Montréal, Jardin botanique de Montréal, Montréal, Québec, Canada.

3.1 Abstract

Beech bark disease is a serious menace in stands of north-east America. Several researches have been conducted on species composition and structure of American northern hardwood forests to understand the impact of beech bark disease for the first generation of trees. Modeling appears to be an interesting method to investigate the long-term impact of beech bark disease. The main objective of this study is to evaluate the effects of beech bark disease in terms of species composition and structure of stands during a few generations of trees using SORTIE, a spatially-explicit and individual-based model. Two different scenarios were compared and replicated ten times each on a 100 x 100 m lattice and over a period of 1000 years. The first scenario models species behaviour without the impact of the disease while the second scenario simulates an increase of about 50% in probability of American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.) mortality for trees with a diameter greater than 25 cm. A natural species spatial structure was imputed at the beginning of the simulations. There are significant differences in species global demographic dynamics between both scenarios. Species global demographic densities and tree diameter distribution analyses indicated that *Fagus grandifolia* maintained its importance in stands over a millennium of evolution by root sprouting. Moreover, eastern hemlock (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.) is the species that benefits the most from the invasion of the beech bark disease due to its shade tolerance. The intensive *Tsuga canadensis* dominance is likely to affect *Fagus grandifolia* reproduction by root spouting and by seed dispersion. Therefore, *Fagus grandifolia* demographic structure is modified over a long-term period since there is a

decrease in the number of seedlings, saplings and adult trees. These short-term trends are in accordance with what have already been observed in previous field studies.

3.2 Introduction

Forest ecosystems are maintained in equilibrium with the presence of pathogens inherent in natural processes (Dinoor and Eshed 1984). These forest pathogens are considered as biotic agents that lead to disease development. They eliminate less vigorous or not genetically adapted individuals of a community by natural selection that causes tree mortality or decrease in resources competition ability. Pathogens are part of forest succession since they control species maintenance and genetic diversity (Castello *et al.* 1995). Though pathogens are usually beneficial to forest ecosystems, they may contribute to a loss in forest equilibrium if they are exotic. In fact, foreign pathogens can modify considerably forest natural dynamics by reducing the number of individuals within a species.

Beech bark disease is caused by two exotic forest pathogens (Ehrlich 1934; Shigo 1972; Houston 1975). A bark-cankering fungus, *Nectria coccinea* var. *faginata* Lohman, Watson, and Ayers moves into wounds and cracks previously infested by the beech scale, *Cryptococcus fagisuga* Lind. A red-brown liquid flows out of bark defects near areas infested with the insect and sparse foliage may turn yellow (Shigo 1972; Lavallée 1985; Burns and Houston 1987). American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.), weakened by the scale, has difficulty to fight against fungi and dies.

Beech bark disease has been the subject of several studies in the past few years. Regeneration of *Fagus grandifolia* depends especially on root sprouts which production is stimulated by parents decline before they die (Houston 1975; Jones and Raynald 1986; 1987). This would explain the fact that *Fagus grandifolia* does not disappear in an infected forest stand. Seedlings and root sprouts produced by infected *Fagus grandifolia* are susceptible to scale infestation once mature, but they are not systematically infected by the disease. *Fagus grandifolia* susceptibility to disease increases with trunk surface for tree >

25 cm DBH (diameter at breast height) (Houston 1975; Mize and Lea 1979; Twery and Patterson 1984; Fernandez and Boyer 1988; Houston and Valentine 1988; Runkle 1990; Gavin and Peart 1993, Houston 1994a, 1994b). A forest stand with a high density of mature *Fagus grandifolia* is considered as a major source of dispersion. Susceptibility of *Fagus grandifolia* to scale infestation is related to distance from an old tree and to wind direction (Houston *et al.* 1979; Houston and Valentine 1988). That susceptibility is higher in the first encounter and, if the disease does reappear in the aftermath forests, its development will be similar to eruptive patterns (Houston 1975). Disease effects are not uniform among stands and change depending on species composition and structure of stands. Many field studies have been realised about these effects on species composition and structure of American northern hardwood forests. The understory composition of stands revealed minor changes. The increase in *Fagus grandifolia* mortality was beneficial the most to eastern hemlock (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.). *Fagus grandifolia* was maintained for the first generation of trees (Houston 1975; Twery and Patterson 1984; Runkle 1990; Gavin and Peart 1993).

However, the impact of the disease on species composition and structure of stands has never been observed beyond the first generation of trees. Field studies require a tedious data collecting process that generally does not extend for more than few decades. Forest modeling represents an innovative approach to overcome time limitation and explore hypotheses in beech bark disease studies.

During the last three decades, different types of forest models have been developed. Global forest models operate at the ecosystem level and use Markov chains or differential deterministic or stochastic equations (Coquillard et Hill 1997). Spatial interactions are not considered in these global forest models. Gap models emerged from these analytical models. They explicitly consider space and time. JABOWA (Botkin *et al.* 1972) and FORET (Shugart and West 1977; Shugart 1984; Urban *et al.* 1991) are the main gap models that discretize space created by a gap using spatial cells but do not consider spatial distribution of individuals. However, ecosystem global behaviour is not easily foreseeable with such modeling methods that do not take into account emerging complex properties.

An ecological system such as a forest is a dynamic system which properties change with time (Coveney and Highfield 1996). It cannot be reduced to its components since its complexity comes from its component interactions (Wolfram 1984; Itami 1994). These interactions give rise to non-linear processes that reduce capacity to predict components behaviours in time and space (Klomp and Green 1996). Distributed simulation is a new approach in forest modeling that explicitly integrates the spatio-temporal dimension. Spatially-explicit and individual-based models consider local interactions in a continuous space and trees as simulation units (Judson 1994). They allow the emergence of inherent complexity of forest ecosystems. One of these models, called SORTIE, is used in this study.

The main objective of this paper is to evaluate the impact of beech bark disease invasion on species composition and structure of stands over three generations of trees with SORTIE. Many research questions have been raised throughout literature. For example, what is the long-term impact of the disease on population dynamics and on DBH size classes, and which species benefit the most of *Fagus grandifolia* decline on a long-term basis? These questions are answered by simulating the introduction of beech bark disease using the SORTIE model in order to evaluate the effects of the disease in a northern hardwood forest. We hypothesize that *Fagus grandifolia* does not disappear following the invasion of the disease according to its ability to regenerate by root sprouts, but that its demographic structure should be substantially changed in response to the introduction of the disease. *Fagus grandifolia* seedlings and saplings should be increased while mature trees density should be reduced over a millennium of evolution. Finally, *Tsuga canadensis* and *Acer saccharum*, two shade tolerant species, should benefit the most from the infestation.

3.3 Methodology

SORTIE BC v. 4.1 (Pacala *et al.* 1993, 1996; Papaik 1999) is a mechanistic and stochastic spatially-explicit and individual-based model that simulates forest dynamics in a northern hardwood forest. The model has been developed using a large empirical database on nine dominant or subdominant species of the Great Mountain Forest (GMF) in northwestern

Connecticut (USA) (Canham *et al.* 1994; Pacala *et al.* 1994; Ribbens *et al.* 1994; Kobe *et al.* 1995). SORTIE simulates the life cycle of each tree based on estimated functions that were determined according to tree size and competition for light among trees. Local light availability represents the light intercepted by each tree crown influenced by the shading effects produced by each individual's neighbours (Pacala and Deutschman 1995). SORTIE is made of four submodels. In the first one, the General Light Index (GLI) is measured for each tree and at each time step of five years (Canham *et al.* 1994). The tree growth submodel is used to calculate each tree crown height and width as well as trunk diameter as a function of GLI (Pacala *et al.* 1994). The reproduction submodel is characterised by recruitment and dispersion. Recruitment is a determinist function that calculates the number of seeds and root sprouts produced by each tree as a function of its size. Dispersion is a stochastic function that determines the location of seeds and root sprouts produced by each tree. Dispersion probability decreases with the distance of the tree. (Ribbens *et al.* 1994). Juvenile tree mortality is function of the inverse growth rate (Kobe *et al.* 1995) while the submodel also simulates random mortality, representing minor disturbances, where each adult tree has a constant probability of dying of 1% each year (Pacala *et al.* 1996). Though SORTIE is a deterministic model, it also includes some components of stochasticity. Seed dispersion, seedling initial distribution, and adult tree mortality use random functions that are determined with a pseudo-random number generator.

Model sensitivity analyses have been performed to assess emergent forest dynamics from local scale spatial interactions among individual seedlings, saplings and adult trees (Deutschman *et al.* 1997, 1999). Sensitivity of SORTIE to initial conditions is limited to the first few centuries since species are clustered and exhibit a natural spatial configuration after 200 years (Dubé *et al.*, 2001; Ménard *et al.*, in press).

3.3.1 Modeling the impact of beech bark disease

Our approach to measure the impact of beech bark disease on species composition and structure of stands using the SORTIE model is to compare two different scenarios. The first scenario simulates forest dynamics without the effect of beech bark disease. The second

scenario is modeling a decline in *Fagus grandifolia* population by increasing the mortality of *Fagus grandifolia* trees using the adult mortality function.

The adult mortality function is expressed by a curve that illustrates a constant annual probability of mortality of 1%. A logistic equation allows a flexible range of curve shapes used to modify parameter values of that random mortality function of the form:

$$[1] \quad \text{Prob}(m) = \text{rand} + \frac{e^{(\alpha+\beta*(DBH-E))}}{1 + e^{(\alpha+\beta*(DBH-E))}}$$

where Prob(m) is the probability of mortality at each time step; rand is the constant annual mortality for all tree sizes (1%/year); DBH is the diameter at breast height (cm); α is the random mortality expressed by the slope after the inflection point of the curve; β is the random mortality expressed by the slope at the inflection point of the curve; E is the elderly mortality or DBH at the inflection point of the curve. α , β and E are estimated species-specific parameters.

Adult tree mortality parameters can be set to cause an increase in probability of mortality of *Fagus grandifolia* with increasing tree size. Several studies have investigated *Fagus grandifolia* susceptibility to disease. They conclude that probability of mortality increases drastically with approximately tree > 25 cm DBH in northern hardwood forests. Also, Houston (1994a) mentioned that more than 50% of the *Fagus grandifolia* trees > 10 inches in diameter are killed and many more are severely damaged. Many tests have been done to find the best possible curve having a shape that shows an increase of about 50% in probability of *Fagus grandifolia* mortality for trees > 25 cm DBH. We multiplied Prob (m) of the random mortality curve by 1.5 from 25 cm DBH. This curve was then used to adjust the original curve by changing its α , β and E values and to obtain a modified mortality curve (Figure 3.1). α , β and E values were changed in order to have mortality varying with tree size. The modified mortality curve shows an increase in probability of mortality of about 50% for trees > 25 cm DBH. It allows us to simulate the reappearance of the disease over many generations of trees. The respective parameter values of the modified mortality

curve are -5, 0.05 and 60. These two curves are asymptotic at a probability of mortality of 1.

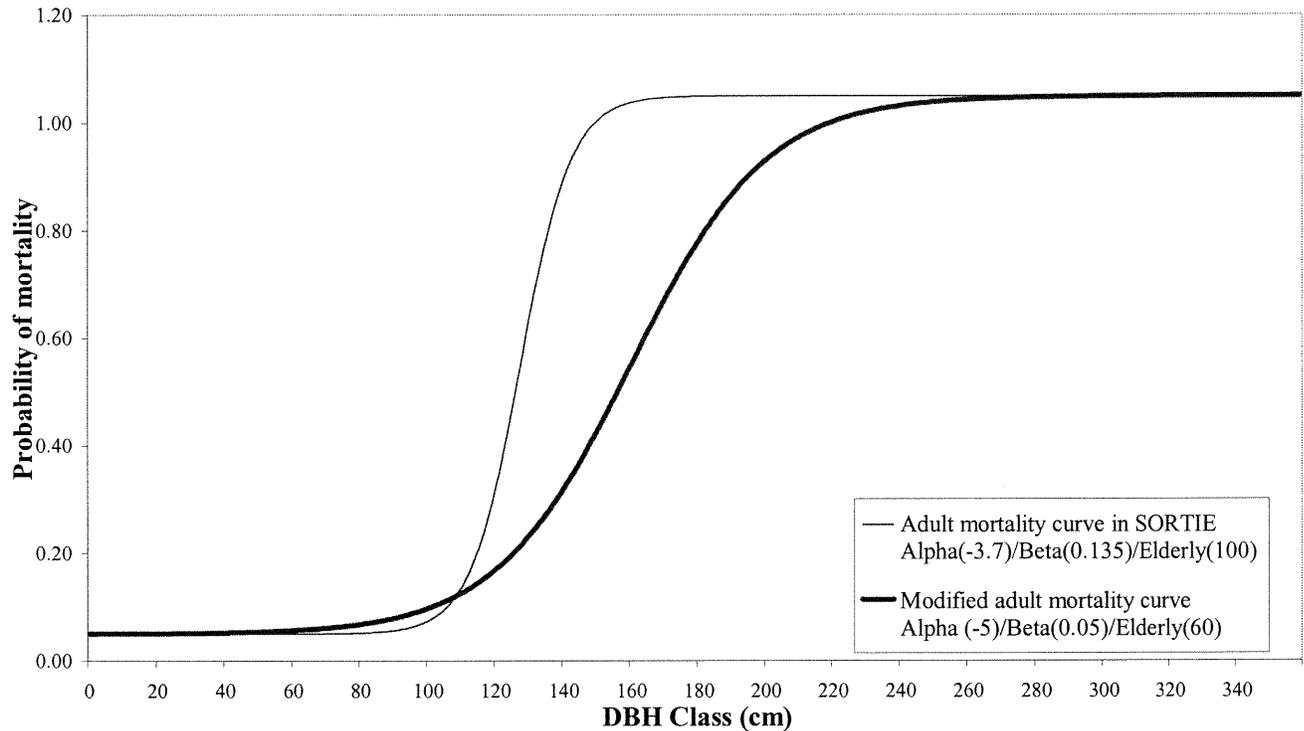


Figure 3.1: Modified adult mortality curve presenting an increase in probability of mortality of about 50% for *Fagus grandifolia* > 25 cm DBH.

It is important to note that the *Fagus grandifolia* recruitment submodel considers seedlings as seeds and root sprouts since offsprings are generated as a function of distance from a parent.

3.3.2 Initial conditions and simulation scenarios

The species modeled by SORTIE in this study are *Acer rubrum* L. (red maple), *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple), *Betula alleghaniensis* Britt. (yellow birch), *Fagus grandifolia* Ehrh. (American beech), *Tsuga canadensis* (L.) Carr. (eastern hemlock), *Fraxinus americana* L. (white ash), *Prunus serotina* Ehrh. (black cherry), *Pinus strobus* L.

(white pine) and *Quercus rubra* L. (red oak). All the nine species of the model have been used to create a realistic species composition and structure of stands of the northern hardwood forest. Simulations were generated using a toroidal matrix of 100 x 100 m over a temporal extent of 1000 years or 200 time steps.

Two scenarios were replicated ten times each. For the infested scenario, we applied the modified parameter values of the *Fagus grandifolia* random mortality function to simulate the second stage of the beech bark disease (killing front). In order to isolate the beech bark disease impact, we imputed ten different seeds in the pseudo-random number generator of SORTIE for the non-infested scenario and the exact same seeds were imposed to the infested one. We therefore replicated for both scenarios ten simulations that were different only in terms of *Fagus grandifolia* random mortality parameter values.

A coherent spatial pattern was essential at the beginning of each simulation. It was obtained by modeling a random initial seedling distribution of the nine species with a seedling density of 100 individuals per ha for each species. It has been observed that SORTIE generates a natural species spatial structure after few centuries of simulation regardless of species initial spatial configuration (Dubé *et al.*, 2001; Ménard *et al.*, in press). For each simulation of both scenarios, we extracted the SORTIE Tree Map File after three centuries (60 time steps) and used it as initial conditions to obtain a millennium of evolution (Figure 3.2). The Tree Map File is gathering information about trees (spatial position and size) at a specific time step that is, in this case, 300 years. Temporal demographical outputs and playback files were generated for each replicate. Playback files give information on species type, spatial coordinates and DBH for each individual in the matrix at each time step of the simulation.

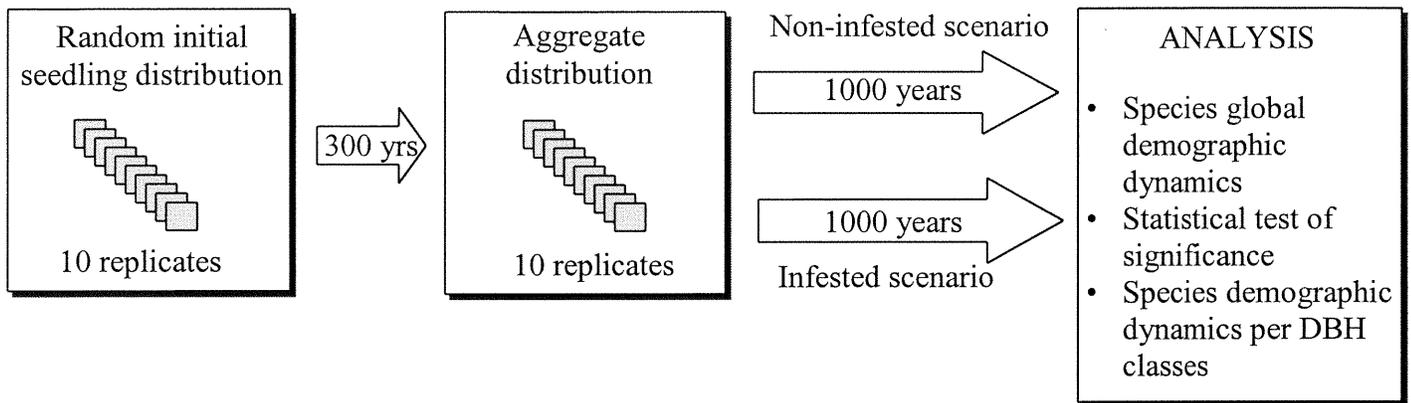


Figure 3.2: Outline of the simulation and analytical steps.

Once the simulations were performed using SORTIE, we evaluated species global demographic dynamics regardless of tree size. Time series were used to observe and to characterize the impact of beech bark disease on forest dynamics over three generations of trees. A nonparametric statistical test was performed for each species to compare the two scenarios from the extracted demographic outputs. The two-sample Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test was used to verify whether two replicates, one of each scenario, having the same seed in the pseudo-random number generator of SORTIE, were significantly different or not from one another. This test is based on differences between an observed and an expected continuous frequency distribution (Sokal and Rohlf 1981). We compared each of the ten replicates between both scenarios as well as the average of the replicates for each scenario. The impact on species composition and structure of stands was measured with a more detailed analysis. Averaged tree diameter distributions were extracted, after three centuries of simulation, at many moments in the simulation, that is 0, 50, 200, 300, 600 and 900 years. The first generation of trees is approximately between 0 and 300 years, the second is between 300 and 600 years, and the third generation goes from 600 to 900 years. This fine analysis was used as additional observations to global demographic dynamics analysis in order to evaluate the impact of the disease in terms of species composition and structure of stands over three generations of trees.

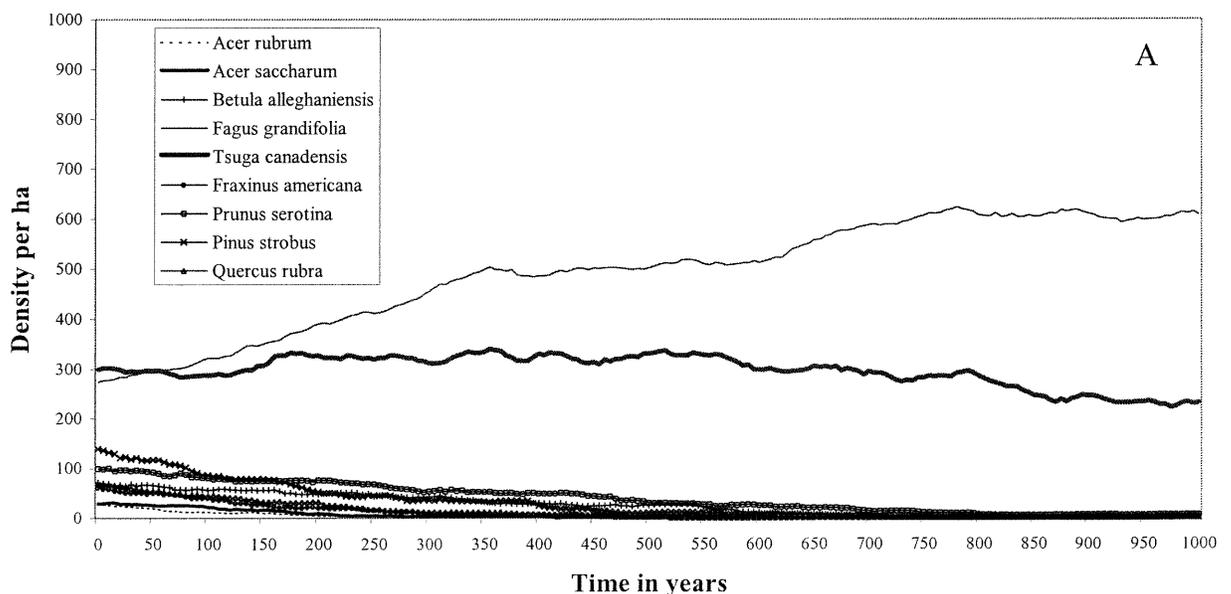
3.4 Results and discussion

The results are presented in the next two subsections. The first is related to the beech bark disease impact on the global ecosystem dynamics. The second corresponds to a detailed analysis of *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* that is performed for each DBH size class at many time steps.

3.4.1 Global evaluation of the species demographic dynamics

Averaged curves for the non-infested scenario representing the absence of the disease suggest coherent species global demographic behaviours (Figure 3.3). They indicate that *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* are co-dominant species in a non-disturbed forest. This dynamics is naturally found in an old-growth forest of southern Quebec that is mainly dominated by the two most shade tolerant species of the model. Moreover, it is characterised by a dominance in *Fagus grandifolia* at the expense of *Acer saccharum* (Brisson *et al.* 1994). Though both species are very tolerant to shade, *Fagus grandifolia* is more late-successional and shade tolerant than *Acer saccharum* in old-growth beech-maple forests (Forcier 1975; Kobe *et al.* 1995). *Acer saccharum* saplings in old-growth stands seem not sufficiently adapted to grow and survive in deeply shaded conditions (Canham *et al.* 1994). However, *Fagus grandifolia* benefits more from light availability than *Acer saccharum* due to its root sprouting ability (Beaudet *et al.* 1999).

Non-infested scenario



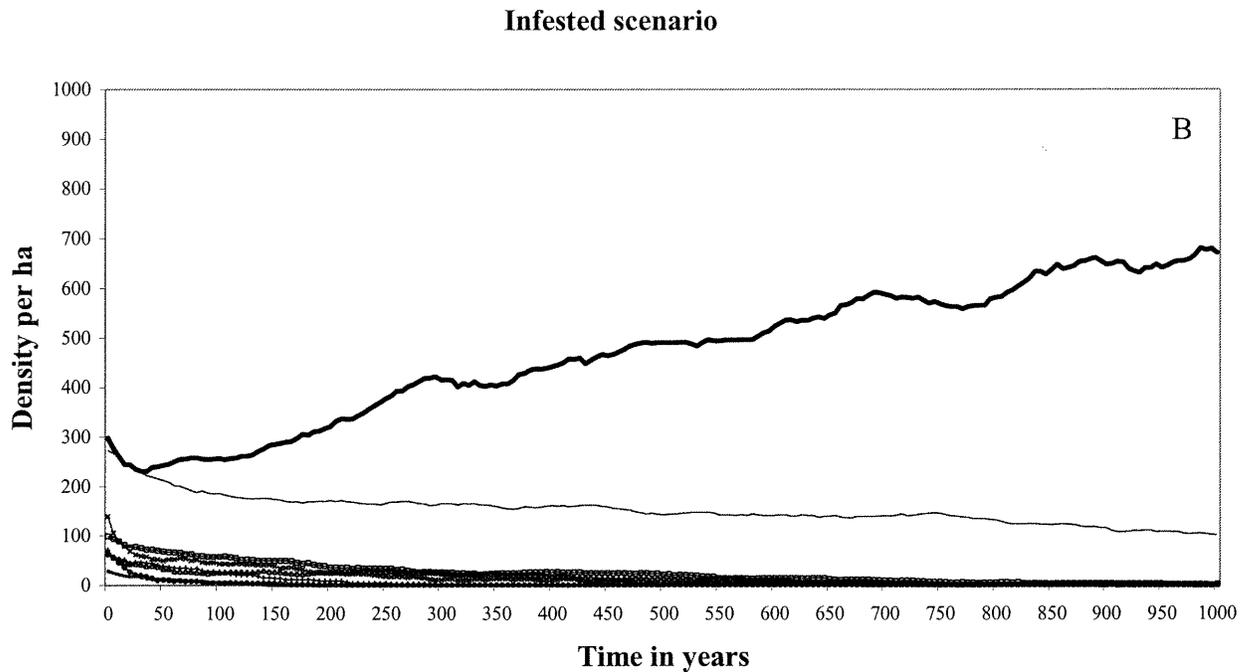


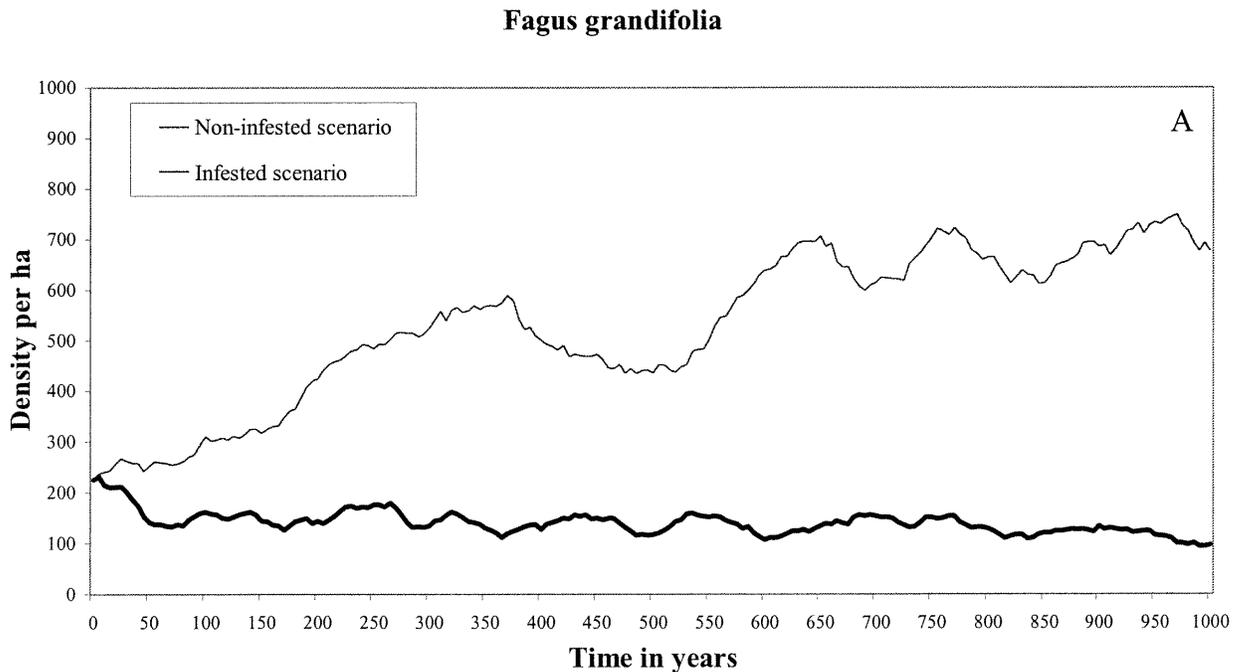
Figure 3.3: Species global averaged demographic densities results for non-infested and infested scenarios (A. Non-infested scenario; B. Infested scenario).

Prunus serotina and *Betula alleghaniensis* remain in third and fourth place respectively (Figure 3.3). *Acer rubrum*, *Acer saccharum* and *Quercus rubra* disappear around year 500 in the non-infested scenario (Figure 3.3). They are followed by *Fraxinus americana* (year 635) and *Pinus strobus* (year 780). Pacala *et al.* (1996) obtained results in accordance with these species proportions.

The species global demographic dynamics represented by the averaged curves for both scenarios reveal some differences in species behaviour as simulations progress with time (Figure 3.3). *Fagus grandifolia* is maintained after 1000 years of simulation though a decrease in density is observed during each generation of trees. *Acer saccharum* is still not a strong competitor like in the non-infested scenario. Small canopy gaps are created in stands in response to *Fagus grandifolia* death. *Acer saccharum* does not seem to take advantage of the increased light availability produced by individual tree death. Consequently, *Tsuga canadensis* is the species that benefits the most of *Fagus grandifolia*

decline over the runs. *Prunus serotina* is the third competitor that is maintained in simulations. It does not seem affected by the presence of the disease in the forest stands.

We illustrate the demographic density results of *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* for a single replicate in order to observe species behaviour differences between both scenarios (Figure 3.4). Since everything is kept constant, then only *Fagus grandifolia* random mortality parameter values are different in the infested scenario. A comparison can be made for the two species between both scenarios. Though *Fagus grandifolia* density is greatly reduced regardless of tree size in the infested scenario, it is maintained for at least 1000 years due to its root sprouting ability. In the case of *Tsuga canadensis*, density is slightly the same up to year 200 but it definitely increases until the end of the simulation (Figure 3.4). The gap between curves of both scenarios for each species amplifies with time. We will examine in detail *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* responses to the introduced disturbance in terms of species composition and structure of stands in the next subsection.



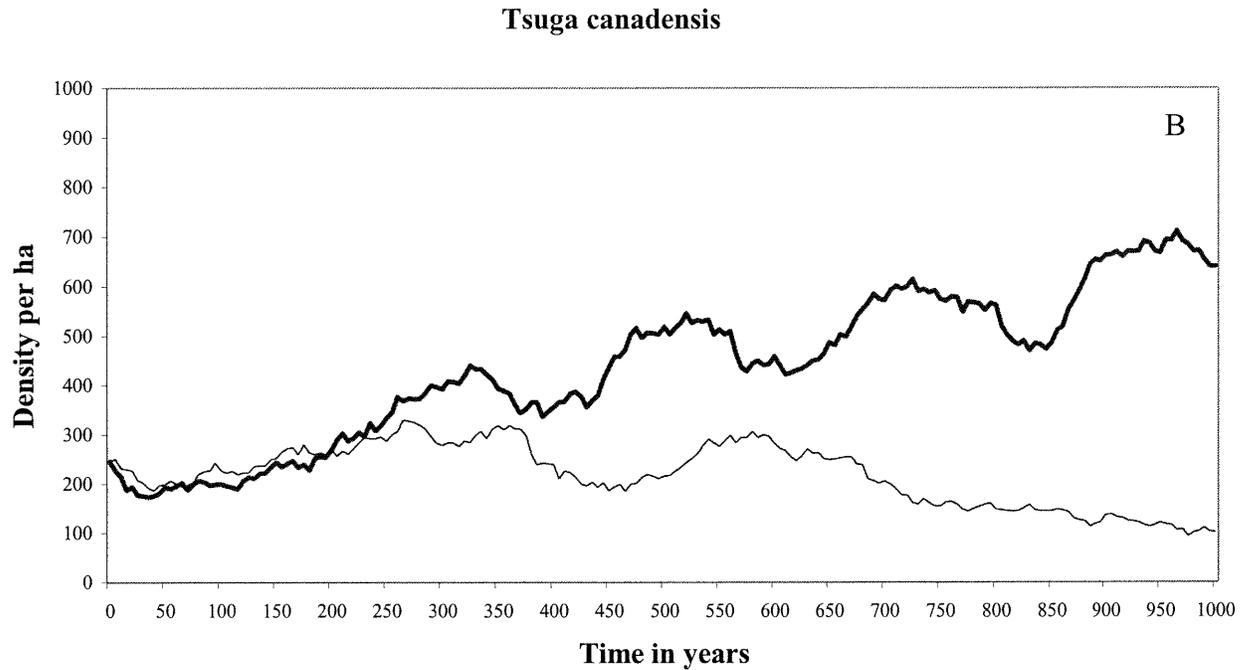


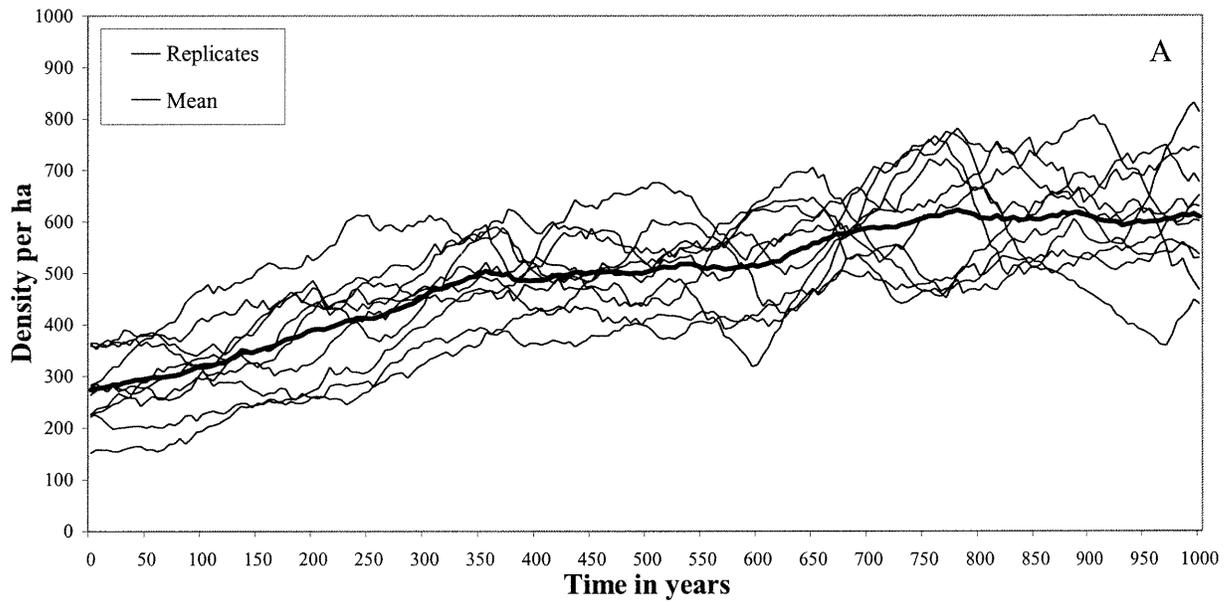
Figure 3.4: Global demographic densities results for replicate 5 of *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* for both scenarios (A. *Fagus grandifolia*; B. *Tsuga canadensis*).

There exists a variability among replicates for each species explained by different seeds used in the pseudo-random number generator of SORTIE in each of the ten replicates. In the case of *Fagus grandifolia*, this variability is emphasized in the non-infested scenario (Figure 3.5). Moreover, *Fagus grandifolia* seems to have a cyclic behaviour over 1000 years. However, this trend is not repeated in the infested scenario (Figure 3.5). There is no obvious cyclical decline in *Fagus grandifolia* at the end of each generation of trees but rather a gradual decline.

From these observations, we statistically verify the similarity of each replicate and of the average of the replicates for each species between both scenarios using the nonparametric Kolmogorov-Smirnov test. Significant values of the comparison between scenarios for each replicate and the average of them are shown in Tables 3.1 and 3.2, respectively, for

each species at a 5% alpha level ($D_c = 0.096$). We reject the null hypothesis for almost each replicate (Table 3.1) and for the average of replicates (Table 3.2) since there are significant differences between non-infested and infested scenarios for each species. However, there is no significant difference in replicates 2, 5, 6 and 10 for *Acer rubrum* and in replicates 3, 4 and 9 for *Acer saccharum* (Table 3.1).

Non-infested scenario



Infested scenario

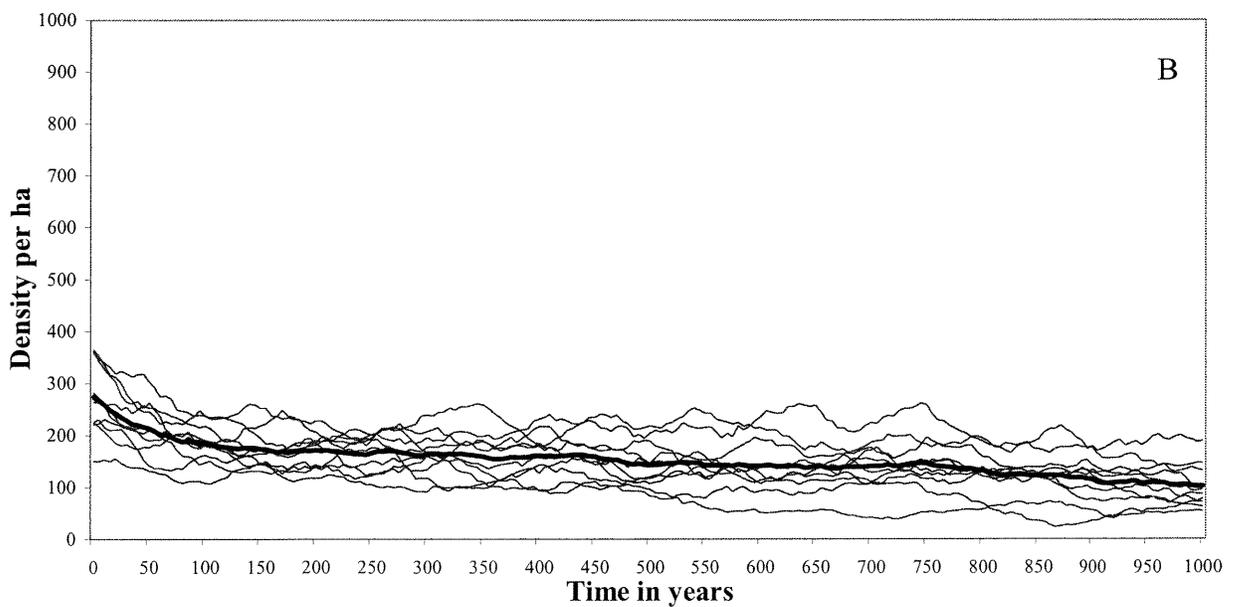


Figure 3.5: Replicates variability for *Fagus grandifolia* in demographic densities for non-infested and infested scenarios (A. Non-infested scenario; B. Infested scenario).

Species	Replicates									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Acer rubrum</i>	0.3881	0.0498	0.1642	0.2587	0.0547	0.0000	0.2189	0.1194	0.1343	0.0846
<i>Acer saccharum</i>	0.2786	0.3284	0.0945	0.0448	0.3134	0.2090	0.3333	0.1692	0.0000	0.3134
<i>Betula alleghaniensis</i>	0.5473	0.4428	0.5025	0.6965	0.7114	0.1443	0.8159	0.3582	0.3333	0.1194
<i>Fagus grandifolia</i>	0.9801	0.9900	0.9950	0.9851	0.9950	0.9801	0.9950	0.9950	0.9900	0.9254
<i>Tsuga canadensis</i>	0.4627	0.7861	0.6318	0.5572	0.7512	0.6169	0.7512	0.5174	0.7015	0.5672
<i>Fraxinus americana</i>	0.4627	0.4030	0.1343	0.6020	0.2886	0.1343	0.0995	0.2289	0.2239	0.2239
<i>Prunus serotina</i>	0.2537	0.2537	0.3234	0.3284	0.3831	0.4279	0.3383	0.7313	0.5373	0.4677
<i>Pinus strobus</i>	0.2537	0.4527	0.1940	0.2090	0.1891	0.2438	0.1393	0.1393	0.1990	0.3930
<i>Quercus rubra</i>	0.2587	0.4478	0.1343	0.7910	0.4279	0.1791	0.3383	0.0995	0.4428	0.1791

Nota: Boldface values indicate no significant difference between both scenarios.

Table 3.1: Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test results for all replicate comparison between both scenarios.

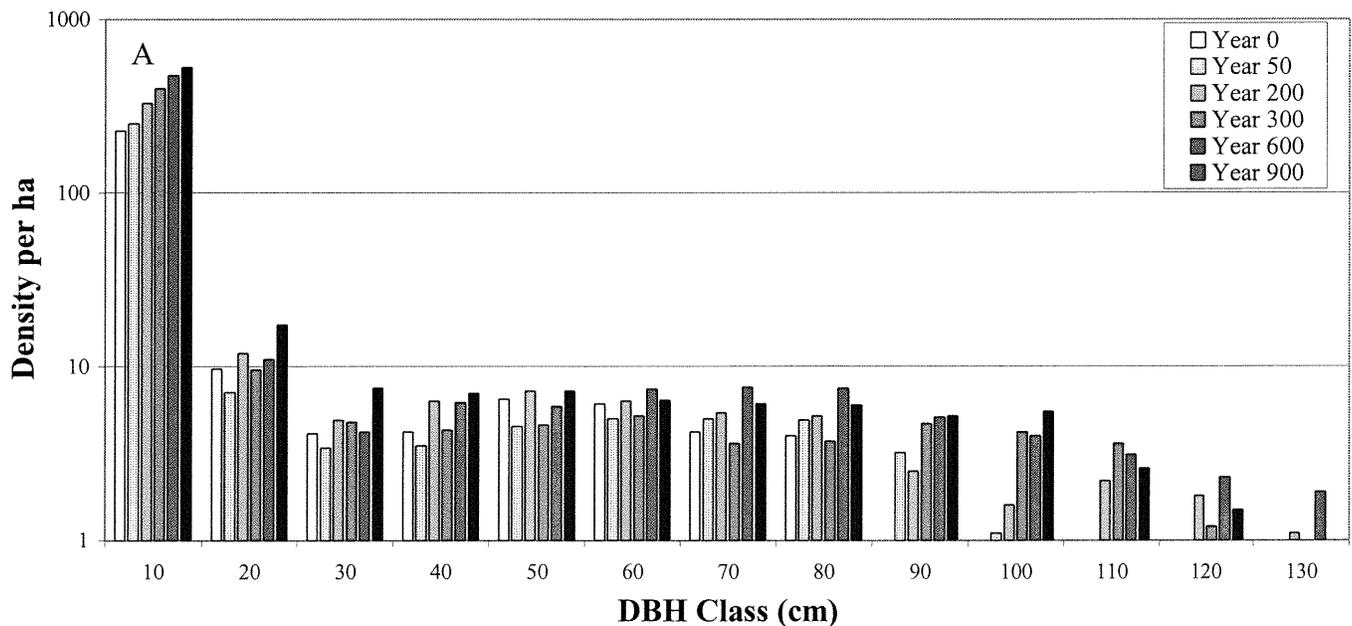
Species	k-s
<i>Acer rubrum</i>	0.2836
<i>Acer saccharum</i>	0.3333
<i>Betula alleghaniensis</i>	0.7363
<i>Fagus grandifolia</i>	0.995
<i>Tsuga canadensis</i>	0.7761
<i>Fraxinus americana</i>	0.4527
<i>Prunus serotina</i>	0.2836
<i>Pinus strobus</i>	0.2189
<i>Quercus rubra</i>	0.4826

Table 3.2: Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test results for the average of replicate comparison between both scenarios.

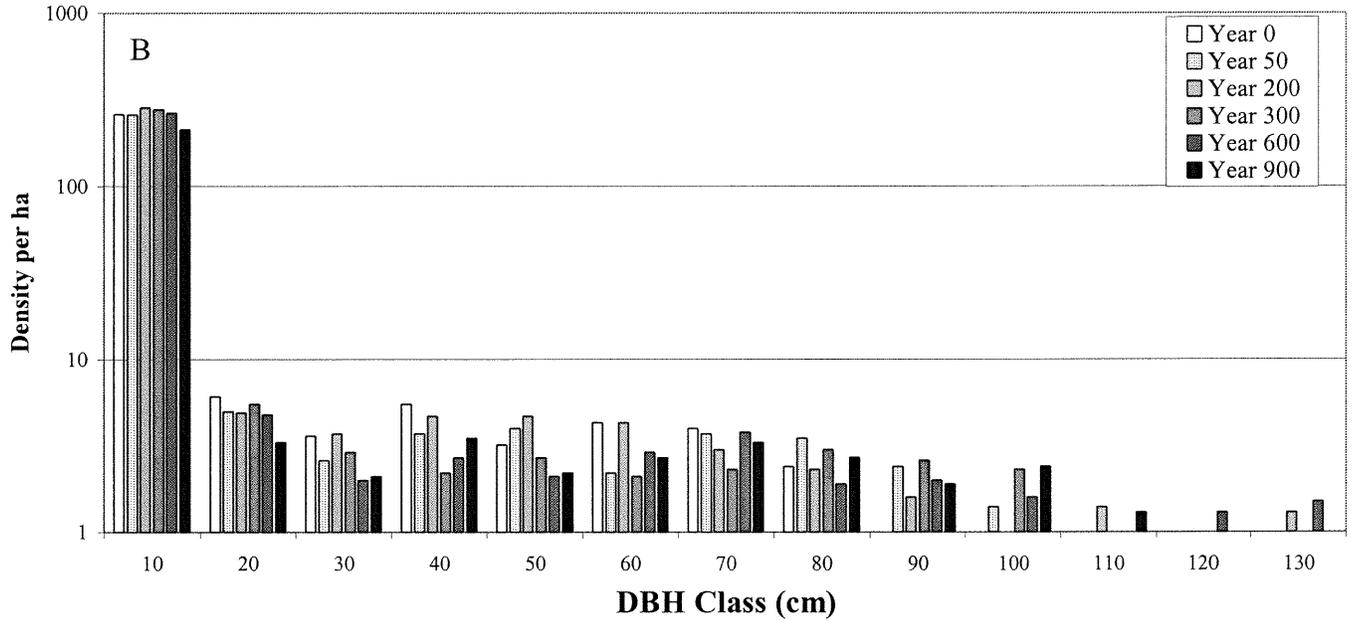
3.4.2 Species demographic responses at a detailed level of observation

In the assessment of the species demographic behaviours, the model generates coherent dynamics for the non-infested scenario. The impact of beech bark disease on species composition and structure of stands is measured in detail for six temporal windows in terms of DBH size classes (Figure 3.6). These critical moments have been chosen according to their relevance in this analysis. Beside the decision to present the results at year 0, we believed important to illustrate those at year 50, where *Fagus grandifolia* surpasses *Tsuga canadensis* in the non-infested scenario (Figure 3.6), and at year 200 where *Tsuga canadensis* is more abundant in the infested scenario than in the non-infested scenario (Figure 3.4). Finally, we attempted to show results at the end of each generation of *Fagus grandifolia* that is 300, 600 and 900 years.

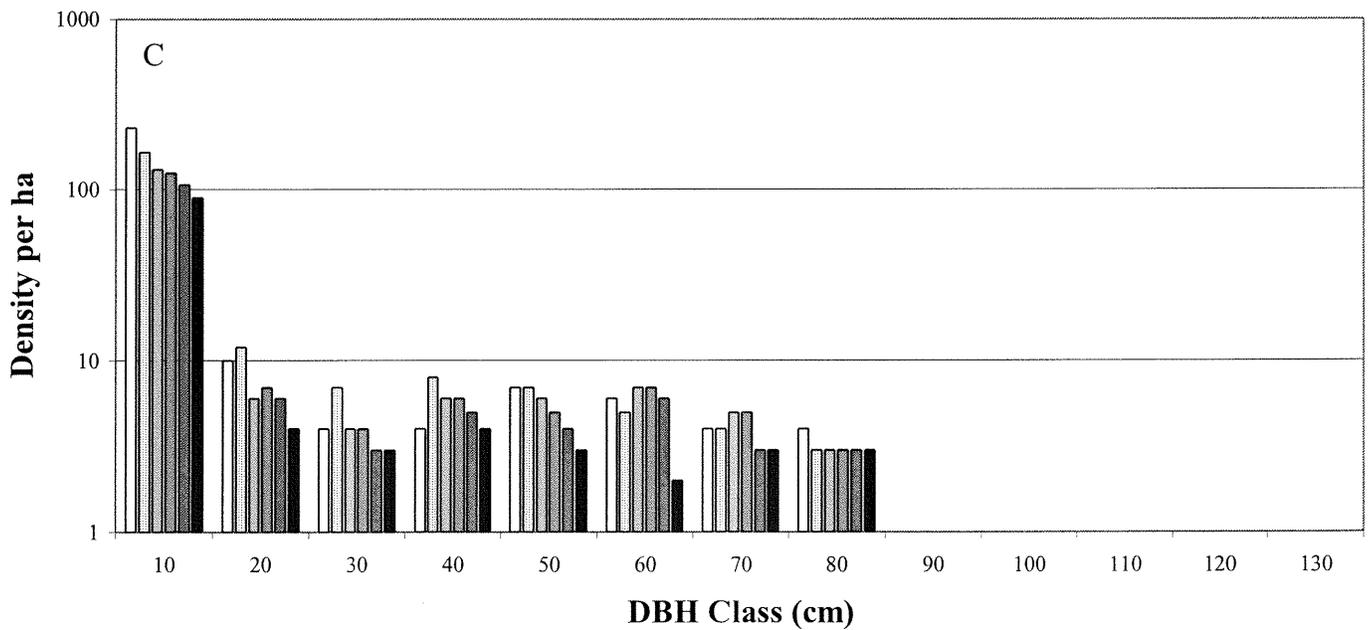
Fagus grandifolia
Non-infested scenario



Tsuga canadensis
Non-infested scenario



Fagus grandifolia
Infested scenario



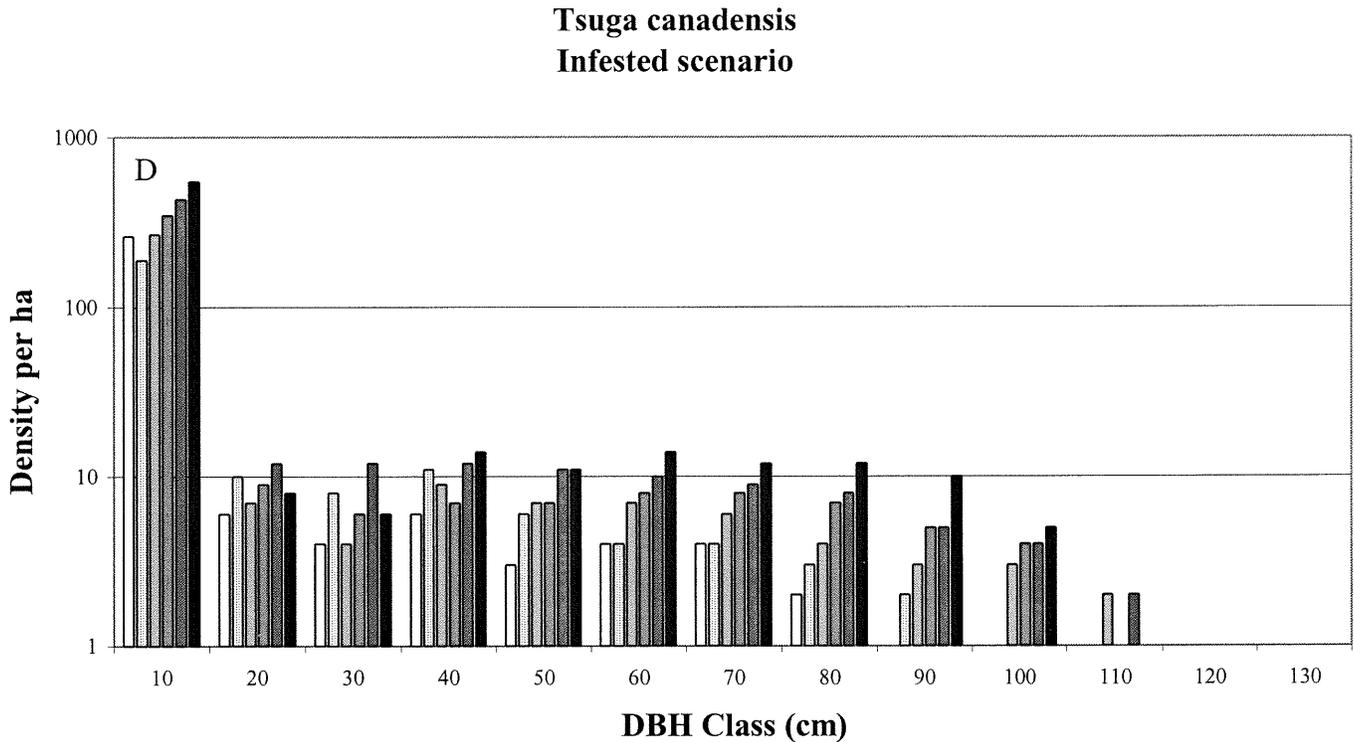


Figure 3.6: Averaged tree diameter distributions (in 10-cm DBH size classes) for *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* and both scenarios at years 0, 50, 200, 300, 600 and 900 (A. *Fagus grandifolia* and non-infested scenario; B. *Fagus grandifolia* and infested scenario; C. *Tsuga canadensis* and non-infested scenario; D. *Tsuga canadensis* and infested scenario).

We first evaluated *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* responses to the introduced disturbance up to year 300. *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* mainly experience the major changes in species composition and structure of stands in the first generation of trees (Figure 3.6). Note that the Y axis is at logarithmic scale. We observe a decline in *Fagus grandifolia* growth in the infested scenario that results in a significant decrease in the number of *Fagus grandifolia* individuals for every DBH size class especially as seedlings and saplings (Figure 3.6). *Fagus grandifolia* tends to increase at year 50 for DBH classes from 20 to 50 cm resulting from the growth of saplings following the infestation. These saplings could have reached maturity due to the space in the stand left by adult trees

mortality. There is a definitive decrease in the density of seedlings and saplings after year 50 in the infested scenario. We notice the disappearance of *Fagus grandifolia* in the infested scenario for trees having a DBH higher than 80 cm from the beginning of the simulation.

Tsuga canadensis is the species that is advantaged the most by the spread of the disease during the first generation of trees. We could expect this result since the potential beneficiaries of minor disturbances are principally shade tolerant species (Twery and Patterson 1984). We observe a slight decrease up to year 50 for *Tsuga canadensis* with a diameter lower than 10 cm but it is followed by an increase in this DBH size class up to year 300 (Figure 3.6). There is an increase in the number of *Tsuga canadensis* adult trees during the first generation of trees.

Fagus grandifolia is maintained in forest stands in presence of the disease since it has the potential to replace itself for at least one generation of trees (Twery and Patterson 1984). Houston (1975) mentioned that beech bark disease could be ecologically beneficial to *Fagus grandifolia* due to its root sprouting ability. This is in accordance with our results that show a light increase in *Fagus grandifolia* of diameter between 20 and 50 cm in the first 50 years (Figure 3.6). This is also supported by a decrease in seedlings and saplings of *Tsuga canadensis* in the same time period. The delay observed in *Fagus grandifolia* mortality is certainly due to root sprouts.

Juvenile *Tsuga canadensis* are prevailing from year 200 in the infested scenario at the expense of dead adult *Fagus grandifolia* trees (Figure 3.6). Subcanopy of *Tsuga canadensis* is globally more abundant from the first generation of trees. Areas occupied in the past by veteran trees are replaced by a dense subcanopy layer of foliage as noticed in the field by Houston (1975).

The effects of that disturbance on species composition and structure of stands was assessed beyond the first generation of trees. We notice that *Fagus grandifolia* continues to decline through the second generation of trees (year 300 to 600) for each DBH size class (Figure

3.6). Mortality of *Fagus grandifolia* with a diameter > 25 cm is increased of about 50 % in the infested scenario (Figure 3.6). Density of *Tsuga canadensis* of any diameter class is higher all over that temporal extent in the infested scenario (Figure 3.6). In the third generation of trees, *Fagus grandifolia* is still decreasing and *Tsuga canadensis* is increasing regardless of the diameter class (Figure 3.6).

The results for the first generation of trees discussed in this section are consistent with previous field studies which reveal that *Fagus grandifolia* survives over long disease infection periods and that it is being mainly substituted by *Tsuga canadensis* (Houston 1975; Twery and Patterson 1984; Runkle 1990; Gavin and Peart 1993). Simulation is an interesting tool used in this study to observe long-term behaviour of *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* that was not possible with field studies.

3.5 Conclusion

Beech bark disease is a major source of new outbreaks encountered in northern hardwood forests. Ecologists have studied changes in species composition and structure of infested stands for the first generation of trees. Recent field studies reveal that *Fagus grandifolia* is maintained in stands for one generation of trees. Twery and Patterson (1984) mentioned that *Fagus grandifolia* is likely to replace itself for at least another generation of trees since it is a major component of the understory. This research attempts to understand this issue for a long temporal extent that is about three generations of *Fagus grandifolia* with the modeling tool SORTIE. SORTIE is a spatially-explicit and individual-based model that simulates forest dynamics in order to examine individual tree death or natural and anthropic disturbances.

SORTIE was used to simulate two different scenarios of simulation over a millennium of evolution, which is about three generations of trees. In the first scenario, forest dynamics is simulated for a non-infested stand. The second scenario simulates an increase of about 50% of probability of mortality for *Fagus grandifolia* > 25 cm DBH. Regeneration and maintenance of *Fagus grandifolia* in an infested stand depends especially on root sprouts

that are stimulated by parent decline (Houston 1975). The recruitment submodel of SORTIE incorporates *Fagus grandifolia* reproduction, growth and mortality functions for seeds and root sprouts.

Coherent species spatial structures after a millennium of evolution are observed in the non-infested scenario. For the infested scenario, general trends produced in the infested scenario for *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* during the first generation of trees are similar to the observations from field studies. Some hypotheses have been confirmed from our results. First, *Fagus grandifolia* is largely affected by the disease invasion but is not extinct over a long time period. *Fagus grandifolia* preservation in stands is mainly liable to its root sprouting ability. Secondly, *Fagus grandifolia* demographic structure has been modified in terms of number of individuals in juvenile and adult diameter classes. Seedling, sapling and adult tree density is lowered following a massive adult *Fagus grandifolia* mortality. An increase in root sprouts should be observed in the subcanopy since less vigorous parents stimulate root sprouting. However, a decrease in the number of *Fagus grandifolia* with a diameter less than ten cm is noted from year 50.

Fagus grandifolia with a diameter from 20 and 50 cm are more abundant at year 50 in the infested scenario. These adult trees are the result of the growth of saplings. These saplings take advantage of the space left in stands following a massive adult *Fagus grandifolia* mortality. From year 50, *Tsuga canadensis* density is increased for each diameter class. This shade tolerant species is the one that benefits the most from *Fagus grandifolia* decline. The increasing number of mature *Tsuga canadensis* is responsible for a high production of seedlings which is likely to be harmful to *Fagus grandifolia* reproduction by root sprouting and by seed dispersion without preventing *Fagus grandifolia* maintenance in an infested forest.

Even though modeling is recognised to give realistic results from general observations, some ecological issues related to this study are not captured in the model. The only increase in *Fagus grandifolia* mortality may not have been sufficient to simulate the main effects of beech bark disease on forest dynamics. No potential evidence of developed

resistance in survivor *Fagus grandifolia* during the second and the third generations of trees is included in the infested scenarios. Also, reproduction of infected *Fagus grandifolia* by root sprouts could lead to weak clones. These ecological assumptions are ignored in the simulations. Therefore, future researches could be conducted to improve the realism of the simulations with new functions integrated in the model.

One can conclude from these results that forest modeling constitutes an original approach in the intent to get new information on complex systems dynamics. Because of field studies limitations, simulations are a new solution in the assessment of species composition and structure of stands in response to any insect outbreaks. It is certainly a valuable complementary tool to ecologists to understand the long-term impact of beech bark disease. Modeling was not used in this study to attempt making predictions with certainty. The main idea was to explore new hypotheses that could eventually lead to exhaustive ecological studies.

Chapitre 4: Conclusion

Le présent chapitre examine l'ensemble des résultats obtenus en plus de résumer les grandes étapes qui ont permis de répondre aux objectifs de recherche. Dans ce mémoire, le portrait actuel de la modélisation forestière a été dressé en plus d'appliquer l'un de ces modèles dans le but de comprendre la problématique reliée à la maladie corticale du hêtre. Une méthodologie a été développée afin d'étudier l'impact à long terme de cette maladie sur la structure et la composition d'un peuplement forestier. Les résultats de ce projet de maîtrise ont contribué à considérer la modélisation comme un outil de recherche efficace et complémentaire aux méthodes traditionnelles de recherche. Déjà ce projet laisse place à des développements potentiels futurs qui permettront d'améliorer le réalisme des résultats issus des simulations de la maladie corticale du hêtre.

Les écologistes ont pu jusqu'à maintenant observer et analyser la structure et la composition des forêts pour une seule génération de hêtres en présence de la maladie corticale du hêtre. La modélisation permet de générer des résultats sur une grande étendue temporelle et de vérifier si les tendances s'accroissent ou, au contraire, disparaissent dans le temps et dans l'espace. Cette recherche constitue donc une approche originale dans l'étude à long terme des effets de cette maladie.

Nous avons utilisé le modèle SORTIE dans la simulation de deux différents scénarios pendant 1000 ans. Cette étendue temporelle correspond à environ trois générations de hêtres. Le premier scénario permet de simuler la dynamique forestière sans l'introduction de l'épidémie d'insectes. Dans le second scénario, les conditions initiales sont identiques à l'exception des valeurs attribuées aux paramètres de la fonction de mortalité du hêtre. Certains paramètres ont été modifiés afin d'augmenter la probabilité de mortalité du hêtre d'environ 50% au sein d'un peuplement forestier infesté par la maladie pour les hêtres ayant un DHP supérieur à 25 cm. Le maintien du hêtre est assuré par sa capacité à se régénérer par rejets de souche. La production de drageons est stimulée lorsque le parent perd de la vigueur. Le sous-modèle de reproduction du hêtre de SORTIE permet de modéliser la régénération du hêtre par drageons et par semis.

Les simulations montrent que les tendances observées chez les peuplements de hêtres atteints par la maladie corticale depuis un certain temps s'accroissent au-delà de la première génération de hêtres. Tout d'abord, le hêtre est en déclin suite à l'introduction de la maladie, mais se maintient pendant 1000 ans. La structure démographique du hêtre se modifie en termes de sa densité suite à la disparition massive des hêtres matures. Étant donné que la perte de vigueur du hêtre stimule le drageonnement, une augmentation du nombre de rejets de souche devrait être observée dans la sous-canopée. Or, une diminution du nombre de hêtres ayant un diamètre inférieur à 10 cm est notée à partir d'environ 50 ans. À ce moment, la densité de la pruche augmente dans toutes les classes de DHP au cours d'une simulation. Par conséquent, l'espèce la plus avantagée par la mortalité du hêtre est la pruche en raison de sa très grande tolérance à l'ombre. Le nombre croissant de pruches matures entraîne la production massive de semis ce qui semble nuire à la reproduction du hêtre par drageonnement et par dispersion des graines sans toutefois empêcher le maintien du hêtre dans un peuplement infesté par la cochenille du hêtre.

La méthodologie associée à la modélisation de la maladie corticale du hêtre s'avère innovatrice en plus de produire des résultats concluants. Le modèle SORTIE est un outil efficace et prometteur puisqu'il est spatialement explicite et centré sur l'individu. Si d'autres modèles, tels que FORDYN (Luan *et al.*, 1996) et FORMOSAIC (Liu and Ashton, 1998), possèdent ces mêmes caractéristiques, ils n'ont toutefois pas été développés et testés pour simuler la dynamique forestière dans les peuplements du Nord-Est américain. Par conséquent, le modèle SORTIE est le modèle orienté-objets dérivé des modèles trouées-centrés le plus approprié dans la simulation de la maladie corticale du hêtre dans la forêt décidue tempérée.

Ce projet de recherche a contribué à l'avancement de la modélisation en termes des applications possibles en plus d'améliorer les connaissances concernant les effets de la maladie corticale du hêtre sur la structure et la composition d'un peuplement forestier à long terme. Il est important de noter que ce modèle n'a pas été conçu dans la perspective de faire des prédictions avec certitude, mais plutôt d'explorer de nouvelles hypothèses qui pourront éventuellement conduire à des études écologiques exhaustives.

Cette étude présente toutefois quelques limites méthodologiques. On ne peut pas affirmer avec certitude que le seul fait d'avoir augmenté la probabilité de mortalité de moitié des hêtres ayant un diamètre supérieur à 25 cm ait pu capter adéquatement l'essentiel de l'effet de la maladie sur la dynamique forestière. Qu'en est-il de la résistance génétique à la maladie qui pourrait se développer chez les hêtres survivants? Les arbres malades qui se régénèrent par drageonnement pourraient-ils, au contraire, produire des jeunes hêtres toujours de plus en plus faibles et moins résistants à la maladie? Ces différents comportements possibles du hêtre face à la maladie n'ont pas été modélisés durant les premières générations d'arbres. Par conséquent, les futurs développements issus de cette recherche consisteraient à intégrer de nouvelles fonctions qui tiendraient compte des lacunes rencontrées dans la réalisation des simulations à l'aide du modèle SORTIE.

Références

- Bascompte, J., and Solé, R.V.** 1995. Rethinking complexity: Modelling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 361-366.
- Beaudet, M., and Messier, C.** 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 1007-1015.
- Beaudet, M., Messier, C., Paré, D., Brisson, J., and Bergeron, Y.** 1999. Possible mechanisms of sugar maple regeneration failure and replacement by beech in the Boisé-des-Muir old-growth forest, Québec. *Écoscience*, 6: 264-271.
- Botkin, D.B., Janak, J.F., and Wallis, J.R.** 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology*, 60: 849-873.
- Brisson, J., et Le Sauteur, A.** 1997. Une maladie menace le hêtre au Québec. *Le Naturaliste Canadien*, 121: 8-11.
- Brisson, J., Bergeron, Y., Bouchard, A., and Leduc, A.** 1994. Beech-maple dynamics in an old-growth forest of southern Québec, Canada. *Écoscience*, 1: 40-46.
- Brisson, J., Hauser, S., Beauchamp, É, et Bouchard, A.** 1996. *État de la maladie corticale du hêtre dans la réserve écologique du Boisé-des-Muir*. Institut de recherche en biologie végétale, Montréal, 26 p.

- Burns, B.S., and Houston, D.R.** 1987. Managing beech bark disease: Evaluating defects and reducing losses. *Northern Journal of Applied Forestry*, 4: 28-33.
- Burns, R.M., and Honkala, B.H.** 1990. *Silvics of North America. Vol. 2: Hardwoods*. U.S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook No. 654., U.S.D.A. Forest Service, Washington, D.C.
- Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W., and Burbank, D.H.** 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: Interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 337-349.
- Castello, J.D., Leopold, D.J., and Smallidge, P.F.** 1995. Pathogens, patterns and processes in forest ecosystems. *BioScience*, 45: 16-24.
- Coquillard, P., et Hill, D.R.C.** 1997. *Modélisation et simulation d'écosystèmes: Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets*. Masson, Paris.
- Coveney, P., and Highfield, R.** 1996. *Frontiers of complexity. The search for order in a chaotic world*. Fawcett Columbine, New York.
- Deutschman, D.H., Levin, S.A., Devine, C., and Buttell, L.A.** 1997. *Scaling from trees to forests: Analysis of a complex simulation model*. Science ONLINE, <http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm>

- Deutschman, D.H., Levin, S.A., and Pacala, S.W.** 1999. Error propagation in a forest succession model: The role of fine-scale heterogeneity in light. *Ecology*, 80: 1927-1943.
- Dinoor, A., and Eshed, N.** 1984. The role and importance of pathogens in natural plant communities. *Annual Review of Phytopathology*, 22: 443-466.
- Direction de la conservation des forêts.** 1998. *Insectes, maladies et feux dans les forêts québécoises en 1998. Rapport intégral 1998.* Ministère des Ressources naturelles, Gouvernement du Québec, Charlesbourg, 47 p.
- Dubé, P.** 1998. *Examen de synthèse de doctorat.* Département de géographie, Université de Montréal, 111 p. non publié.
- Dubé, P., Fortin, M.-J., Canham, C.D., and Marceau, D.J.** 2001. Quantifying gap dynamics at the patch mosaic level using a spatially-explicit model of a northern hardwood forest ecosystem. *Ecological Modelling*, 142: 39-60.
- Ehrlich, J.** 1934. The beech bark disease, a *Nectria* disease of *Fagus*, following *Cryptococcus fagi* (Baer.). *Canadian Journal of Research*, 10: 593-692.
- Fernandez, M.R., and Boyer, M.G.** 1988. Beech bark disease – A survey of the Toronto area. *Canadian Plant Disease Survey*, 68: 157-159.

-
- Forcier, L.K.** 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science*, 189: 808-810.
- Gardner, M.** 1970. The fantastic combinations of John Conway's new solitaire game "life". *Scientific American*, 223: 120-123.
- Gavin, D.G., and Peart, D.R.** 1993. Effects of beech bark disease on the growth of American beech (*Fagus grandifolia*). *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 1566-1575.
- Grimm, V.** 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: What have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115: 129-148.
- Hill, D.R.C.** 1993. *Analyse orientée-objets et modélisation par simulation*. Addison Weysley.
- Houston, D.R.** 1975. Beech bark disease: The aftermath forests are structured for a new outbreak. *Journal of Forestry*, 73: 660-664.
- Houston, D.R.** 1994a. Major new tree disease epidemics: Beech bark disease. *Annual Review of Phytopathology*, 32: 75-87.

-
- Houston, D.R.** 1994*b*. Temporal and spatial shift within the *Nectria* pathogen complex associated with beech bark disease of *Fagus grandifolia*. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 960-968.
- Houston, D.R., and Valentine, H.T.** 1988. Beech bark disease: The temporal pattern of cankering in aftermath forests of Maine. *Canadian Journal of Forestry Research*, 18: 38-42.
- Houston, D.R., Parker, E.J., and Lonsdale, D.** 1979. Beech bark disease: Patterns of spread and development of the initiating agent *Cryptococcus fagisuga*. *Canadian Journal of Forest Research*, 9: 336-343.
- Itami, R.M.** 1994. Simulating spatial dynamics: Cellular automata theory. *Landscape and Urban Planning*, 30: 27-47.
- Jones, R.H., and Raynald, D.J.** 1986. Spatial distribution and development of root sprouts in *Fagus grandifolia* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 73: 1723-1731.
- Jones, R.H., and Raynal, D.J.** 1987. Root sprouting in American beech: Production, survival, and the effect of parent vigor. *Canadian Journal of Forest Research*, 17: 539-544.

- Judson, O.P.** 1994. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 9-14.
- Kawata, M., and Toquenaga, Y.** 1994. From artificial individuals to global patterns. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 417-421.
- Kay, J., and Schneider, E.** 1994. Embracing complexity: The challenge of the ecosystem approach. *Alternatives*, 20: 32-38.
- Klomp, N.I., and Green, D.G.** 1996. *Connectivity in landscapes and ecosystems*. In R. Stocker, H. Jelinek, et B. Durnota (eds). *Complex Systems - From local interactions to global behaviour*. Longmans, Melbourne.
- Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander Jr, J.A., and Canham, C.D.** 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5: 517-532.
- Lachance, D.** 1982. *Status of beech bark disease in the province of Quebec*. Proceedings, IUFRO Beech Bark Disease Working Party Conference (26 sept. - 8 oct. 1982), Hamden, Connecticut. Gen. Tech. rep. WO-37: 18-20.
- Lavallée, A.** 1985. *La maladie corticale du hêtre*. Feuille d'information du CRFL. Service canadien des forêts. Ministère de l'environnement. Gouvernement du Canada. p.12.

-
- Liu, J., and Ashton, P.S.** 1998. FORMOSAIC: An individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. *Ecological Modelling*, 106: 177-200.
- Luan, J., Muetzelfeldt, R.I., and Grace, J.** 1996. Hierarchical approach to forest ecosystem simulation. *Ecological Modelling*, 86: 37-50.
- Ménard, A., Dubé, P., Marceau, D.J., Bouchard, A., and Canham, C.D.** sous presse. Evaluating the potential of the SORTIE forest succession model for spatio-temporal analysis of small-scale disturbances. *Ecological Modelling*.
- Ménard, A., Dubé, P., Bouchard, A., and Marceau D.J.** soumis pour publication. Release episodes at the periphery of gaps: A modeling assessment of gap impact extent. *Canadian Journal of Forest Research*.
- Mize, C.W., and Lea, R.V.** 1979. The effect of beech bark disease on the growth and survival of beech in northern hardwoods. *European Journal of Forest Pathology*, 9: 243-248.
- Pacala, S.W., and Deutschman, D.H.** 1995. Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *OIKOS*, 74: 357-365.

- Pacala, S.W., Canham, C.D., and Silander Jr, J.A.** 1993. Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 1980-1988.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander Jr, J.A., and Kobe, R.K.** 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 2172-2183.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Silander Jr, J.A., Kobe, R.K., and Ribbens, E.** 1996. Forest models defined by field measurements: II. Estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, 66: 1-43.
- Papaik, M.J.** 1999. *SORTIE BC v4.1 User Manual*. Institute of Ecosystem Studies.
- Ribbens, E., Pacala, S.W., and Silander Jr, J.A.** 1994. Seedling recruitment in forests: Calibrating models to predict patterns of seedling dispersion. *Ecology*, 75: 1794-1806.
- Runkle, J.R.** 1990. Eight years change in an old *Tsuga canadensis* woods affected by beech bark disease. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 177: 409-419.
- Shigo, A.L.** 1972. The beech bark disease today in the northeastern U.S. *Journal of Forestry*, 54: 286-289.

-
- Shugart, H.H.** 1984. *A theory of forest dynamics: The ecological implications of forest succession models*. Springer-Verlag, New York.
- Shugart, H.H., and West, D.C.** 1977. Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chesnut blight. *Journal of Environmental Management*, 5: 161-179.
- Shugart, H.H., and West, D.C.** 1980. Forest succession models. *BioScience*, 30: 308-313.
- Sokal, R.R., and Rohlf, F.J.** 1981. *Biometry*. 2nd edition. Freeman and Co., San Francisco.
- Twery, M.J., and Patterson, W.A.** 1984. Variation of beech bark disease and its effects on species composition and structure of northern hardwood stands in central New-England. *Canadian Journal of Forest Research*, 14: 565-574.
- Urban, D.L., Bonan, G.B., Smith, T.M., and Shugart, H.H.** 1991. Spatial applications of gap models. *Forest Ecology and Management*, 42: 95-110.
- Von Neumann, J.** 1958. *The computer and the brain*. Yale University Press, New Haven, 82 p.
- Wolfram, S.** 1984. Cellular automata as models of complexity. *Nature*, 311: 419-424.