

# Stratégie répartition spatiale zone écosystémique, UAF 042-51



Projet présenté par  
L'Initiative TRIADE Mauricie

[www.projettriade.ca](http://www.projettriade.ca)

Novembre 2008

# 1. Introduction

L'Initiative TRIADE est un projet pilote initié en 2003 par la Table sectorielle de l'industrie forestière de la Mauricie qui est supporté par le milieu et par divers organismes de recherche. L'Initiative vise à mettre en application le concept de la TRIADE dans l'unité d'aménagement forestier (UAF) 042-51.

Cette Initiative a été officiellement reconnue comme projet pilote par le ministre des Ressources naturelles et de la Faune, l'Honorable M. Pierre Corbeil, en octobre 2005. L'Initiative TRIADE fait partie des mesures présentées par le ministre en vue de soutenir le milieu forestier suite à l'annonce du projet de loi 71.

La TRIADE est un concept découlant d'un zonage fonctionnel - une idée développée par Seymour et Hunter en 1992 et reprise au Québec en 2000 par M. Christian Messier, ing.f., Ph.D. - qui consiste à diviser le territoire en fonction d'objectifs spécifiques. Plus précisément, la stratégie TRIADE permet la division du territoire en trois aires ou zones d'utilisation distinctes :

1. Production forestière;
2. Aménagement écosystémique;
3. Conservation.

Son objectif général est d'assurer le développement durable de la forêt. Plus spécifiquement, l'Initiative vise à :

- Maintenir les retombées économiques liées aux activités forestières;
- Maintenir la biodiversité et l'intégrité des écosystèmes forestiers de la région;
- Développer une stratégie plus acceptable pour les partenaires du milieu et plus productive en termes de matière ligneuse.

(Repris de Beaulieu et al. 2008)

Le présent document portera sur la stratégie de répartition spatiale proposée pour la zone d'aménagement écosystémique de l'Initiative TRIADE Mauricie. Rappelons que l'aménagement écosystémique a pour fonction de satisfaire un large ensemble de besoins humains et de valeurs environnementales. Les stratégies d'aménagement s'inspirent des processus naturels de l'écosystème, généralement des perturbations naturelles, et ont pour but de maintenir l'intégrité écologique, la résilience et l'adaptabilité des écosystèmes forestiers. Selon le principe du filtre brut, les espèces présentes sur le territoire se sont adaptées au régime de perturbations naturelles qui a cours sur ce territoire et conséquemment aux habitats qui s'y rattachent. Le fait de moduler le plus possible les aménagements dans la fourchette de variabilité naturelle préindustrielle devrait permettre de préserver les habitats de la grande majorité des espèces (Hunter 1999).

## 2. Stratégie de répartition spatiale

### 2.1 Les échelles d'aménagement écosystémique de l'UAF 042-51

Un aménagement écosystémique implique un regard sur la stratégie d'aménagement à plusieurs niveaux ou échelles de planification : le peuplement, le chantier d'opération et le paysage.

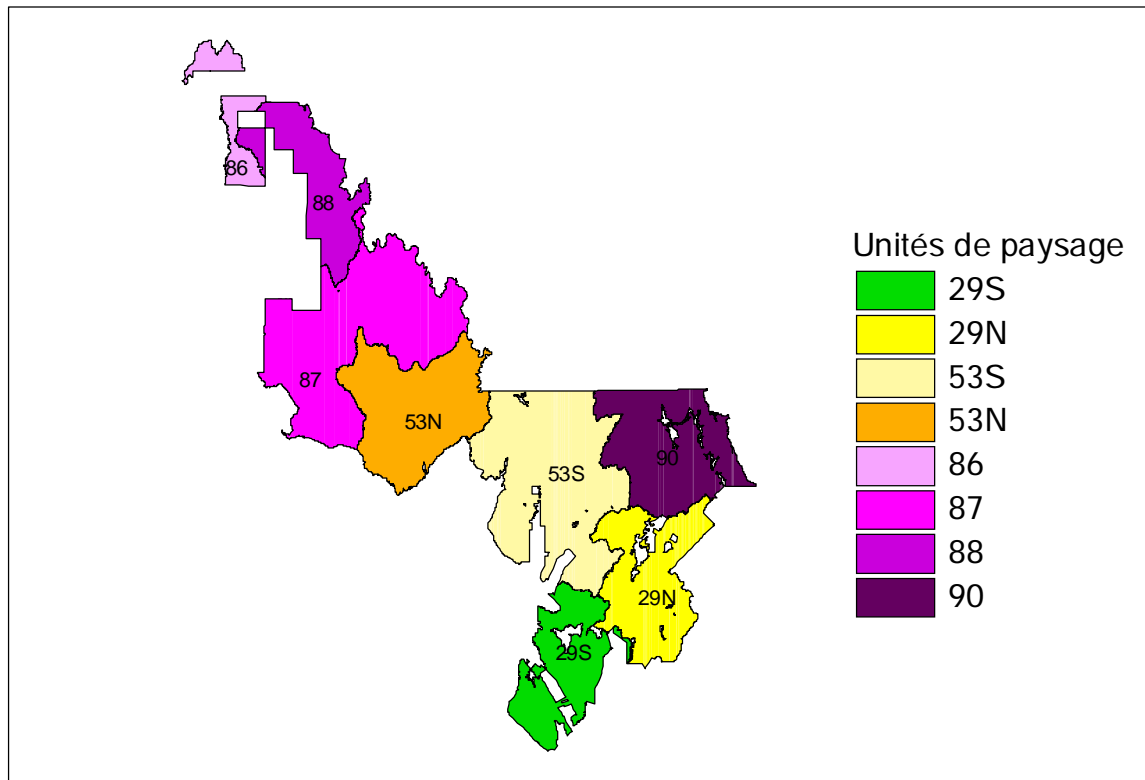
La stratégie d'aménagement à l'échelle du peuplement a été très largement décrite dans plusieurs rapports produits par l'Initiative TRIADE pour l'UAF 042-51. C'est pourquoi le présent document s'attardera à la stratégie de répartition spatiale à l'échelle du chantier d'opération (moy. 500 ha pour l'UAF 042-51)<sup>1</sup> et du paysage. Cette stratégie vient en complément à ce qui a déjà été adressé dans la stratégie d'aménagement TRIADE décrite, entre autre, dans le PGAF de l'UAF 042-51.

Plusieurs avenues ont été étudiées pour trouver la meilleure unité de mesure pour l'échelle du paysage. La littérature n'est pas unanime à ce sujet. Certains suggèrent d'utiliser le bassin versant pour l'échelle du paysage, d'autres la classification écologique ou encore l'unité d'aménagement dans son entier. Tous s'entendent sur l'importance de cette échelle, mais la façon de la considérer et la taille de cette échelle sont extrêmement variables. Même dans le cas du bassin versant, on se demande lequel utiliser. Pour ce qui est de l'UAF 042-51, plusieurs bassins versants sont disponibles et ce, à des tailles très variables, de micro-bassins versants à un bassin versant pouvant englober l'ensemble de l'UAF.

Pour l'échelle du paysage de l'UAF 042-51, nous avons choisi l'unité de paysage qui provient du système de classification écologique développé par le MRNF (Fig. 1). Le choix de cette unité de mesure provient du fait que la superficie est sensiblement la même que celle des unités de compilations des inventaires forestiers historiques des régions qui nous ont servies à établir notre portrait de la forêt préindustrielle (des milliers d'hectares; Alvarez *en préparation*; Barrette 2007). Ceci nous facilite grandement la tâche dans la réalisation d'études et de comparaisons entre les données historiques et notre suivi actuel. Les districts écologiques correspondent aussi sensiblement à la même superficie que les blocs d'inventaires historiques composant les plus grands territoires de compilation utilisés à l'époque. Enfin, autre avantage non moins négligeable, cette unité de mesure nous permet de considérer le gradient de variation de la végétation nord sud existant sur l'UAF 042-51 (érablière à bouleau jaune à la pessière à mousse). Afin de rendre le tout plus proche de la réalité historique, nous avons subdivisé en deux sections (nord-sud) l'unité de paysage 53. Nous avons aussi subdivisé l'unité 29 en deux sections puisque l'unité de paysage incluait deux régions bioclimatiques (soit l'érablière à bouleau jaune et la sapinière à bouleau jaune).

---

<sup>1</sup> Un chantier d'opération est un territoire délimité par l'ensemble des aires de récolte de coupe d'un même secteur, dont les parties les plus rapprochées sont distantes de moins de 2 km les unes des autres, et la superficie en périphérie de cet ensemble jusqu'à une distance de 2 km (inspiré de la définition de la CMO dans le RNI).



**Figure 1.** Les unités de paysages de l'UAF 042-51. L'unité verte (29S) est dans l'érablière à bouleau jaune, les unités en jaune et orange (29N, 53N, et 53S) sont dans la sapinière à bouleau jaune, et les unités en violet (86-90) sont dans la sapinière à bouleau blanc.

## 2.2 Mise en contexte

L'UAF 042-51 possède une très grande variété en termes de végétation et de perturbations naturelles. En effet, l'UAF passe de l'érablière à bouleau jaune à la sapinière à bouleau blanc et un peu de pessière à mousse. Les principales perturbations affectant le territoire sont les feux de forêt, les épidémies d'insectes (principalement la tordeuse des bourgeons de l'épinette, TBE) et les chablis. Le paysage résultant est donc un amalgame complexe provenant des interactions entre ces différents éléments.

Après la défoliation initiale, les épidémies de TBE créent des trouées dans le canopy, qui est une conséquence de la mortalité des arbres. Dans la forêt boréale de l'est du Canada, Cappuccino et al. (1998) ont trouvé que ces épidémies tuaient en moyenne entre 17 à 62% des arbres, laissant donc de 38 à 83% des arbres vivants dans des échantillons de 0,03 ha (Cappuccino et al. 1998).

Les coupes partielles et les petites trouées sont les types de coupes qui sont le plus à même de reproduire la structure de peuplement laissée par la TBE. Afin de tenir compte de cette réalité, une hausse considérable des coupes partielles a été intégrée à la stratégie (environ la moitié des superficies prévues sont en coupes partielles).

Les feux sont, pour leur part, généralement caractérisés par des taux de mortalité beaucoup plus élevés que par ceux des épidémies de tordeuse. Dans la forêt boréale, les feux laissent de 0 à 50% de résiduel à l'intérieur des aires brûlées, mais les moyennes sont généralement de moins de 10% (voir Schmiegelow et al. 2006 pour une revue de la littérature), avec une moyenne de 11% et une variation entre 7 et 19% pour la Mauricie (Dragotescu 2008). Ce résiduel est en forme d'îlots relativement circulaires, distribués aléatoirement (Dragotescu 2008). Une comparaison avec les coupes traditionnelles démontre que le bois laissé dans les coupes était généralement mal distribué (trop rectiligne) par rapport aux feux.

En termes de superficie, le portrait de la forêt préindustrielle de la région de l'UAF 042-51 démontre que la plupart des feux d'origine naturelle avait une superficie de moins de 100 ha, mais la vaste majorité de la superficie brûlée était le résultat de très grands feux. Ces feux brûlaient parfois des milliers d'hectares en un seul événement, des superficies qui sont beaucoup plus grandes que ce qui est prévu dans le Règlement sur les normes d'intervention (RNI). L'analyse des données de la « Saint Maurice Forest Protection Agency » sur les feux d'origine naturelle éteints dans la région de l'UAF entre 1914 et 1955 illustre que malgré le fait que 77% des feux dans l'érablière à bouleau jaune possèdent une superficie de moins de 100 ha et 59% de moins de 5 ha (Fig. 2a), ces petits feux ne sont responsables que de 2,5% de la superficie brûlée dans ce sous-domaine (Fig. 2b). En ce qui a trait à la sapinière à bouleau jaune, 54% des feux couvrent une superficie de moins de 5 ha et 80% de moins de 150 ha, mais ces feux ne sont responsables que de 1,5% de la superficie brûlée. Enfin, dans la sapinière à bouleau blanc, 33% des feux couvrent moins de 5 ha et 71% moins de 150 ha, mais ces derniers ne sont responsables que de 0,4% de la superficie brûlée (Fig. 2a et b). Cependant, les feux de plus de 500 ha sont responsables de 84% de la superficie brûlée dans l'érablière, 96% dans la sapinière à bouleau jaune, et 99% dans la sapinière à bouleau blanc (Fig. 2b). Les feux avaient une moyenne en superficie de 188 ha dans l'érablière, 1265 ha dans la sapinière à bouleau jaune, et 2540 ha dans la sapinière à bouleau blanc.

Selon le portrait historique, la biodiversité de la région devrait être adaptée à des paysages caractérisés par quelques très grandes perturbations et beaucoup de très petites. Nous devrions, dans l'idéal, proposer des agglomérations de coupes assez énormes en complément aux petites superficies de coupes que nous pratiquons actuellement. Ceci présenterait des bénéfices écologiques en permettant d'éviter une trop grande fragmentation du territoire, mais socialement il serait très difficile de vendre une telle stratégie, du moins en Mauricie où l'occupation du territoire est très grande.

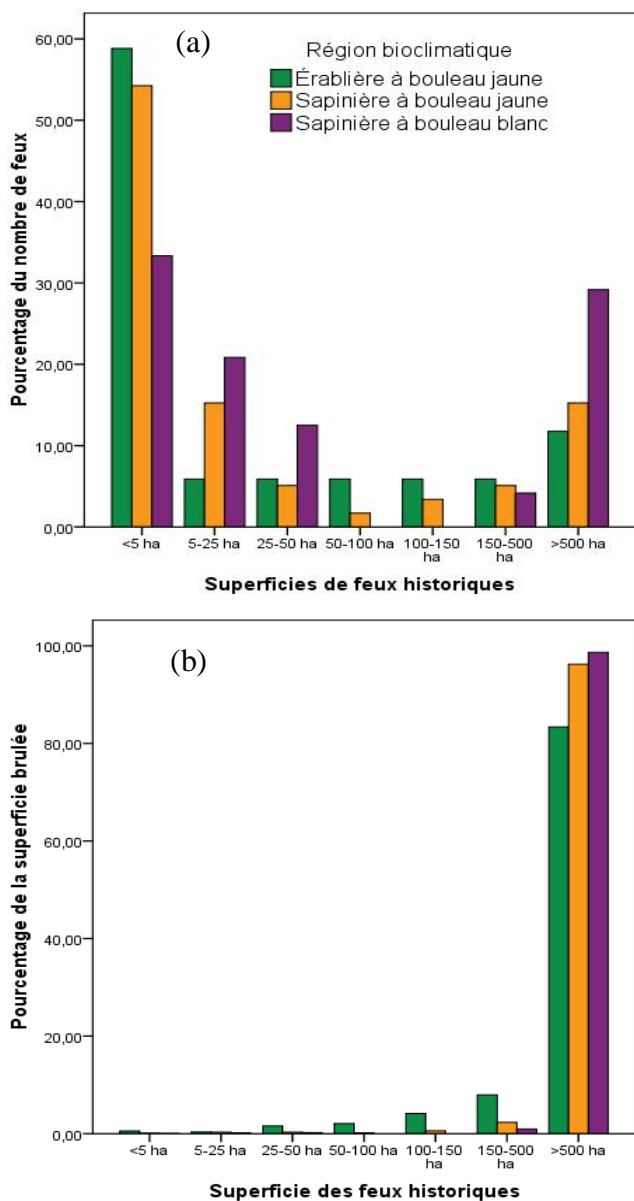
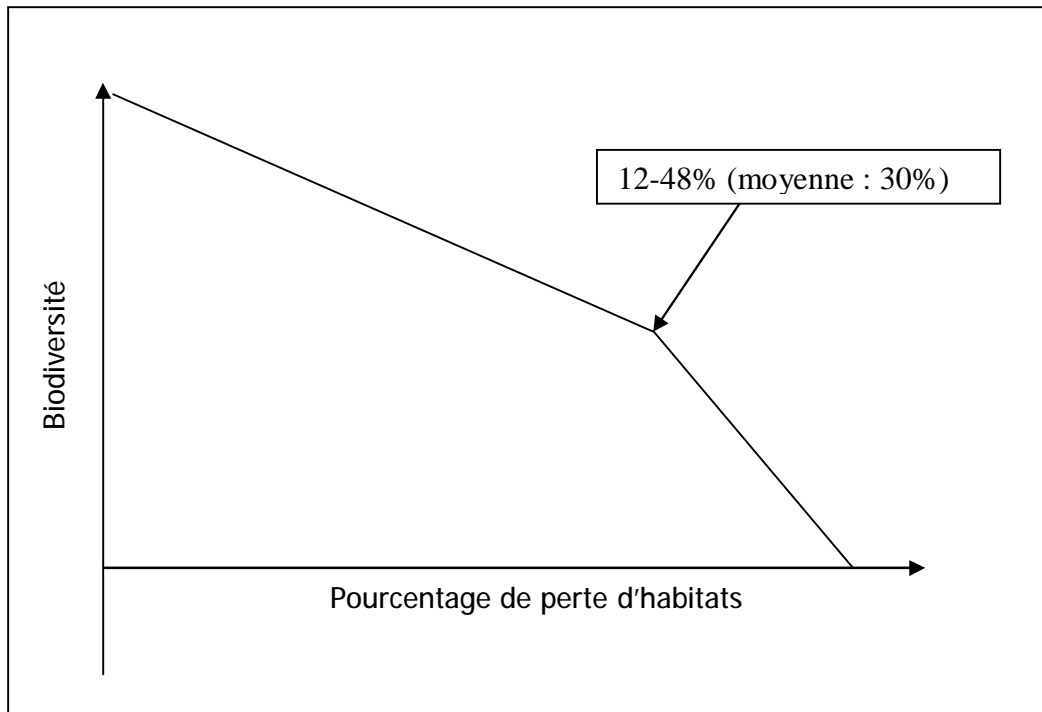


Figure 2. Pourcentage (a) de feux et (b) de la superficie brûlée dans les environs de l'UAF 042-51 entre 1914 et 1955 dans chaque classe de superficie par région bioclimatique.

À des échelles plus grandes que le peuplement, la littérature considère la quantité d'habitats comme étant la caractéristique du paysage la plus importante (e.g., Fahrig 2003). Dans le contexte forestier, l'habitat qu'il faut considérer est ce qui est nécessaire pour la survie de la biodiversité forestière, ce qu'on définit parfois comme « forêt fermée ». Nous définissons **une forêt fermée** comme une forêt de plus de 7 m ou encore une forêt ayant subi une coupe partielle avec une rétention résiduelle de 50% et plus. En deçà de ce seuil de

rétenction, la littérature nous indique que la structure de la communauté végétale change sensiblement (Deal 2001).

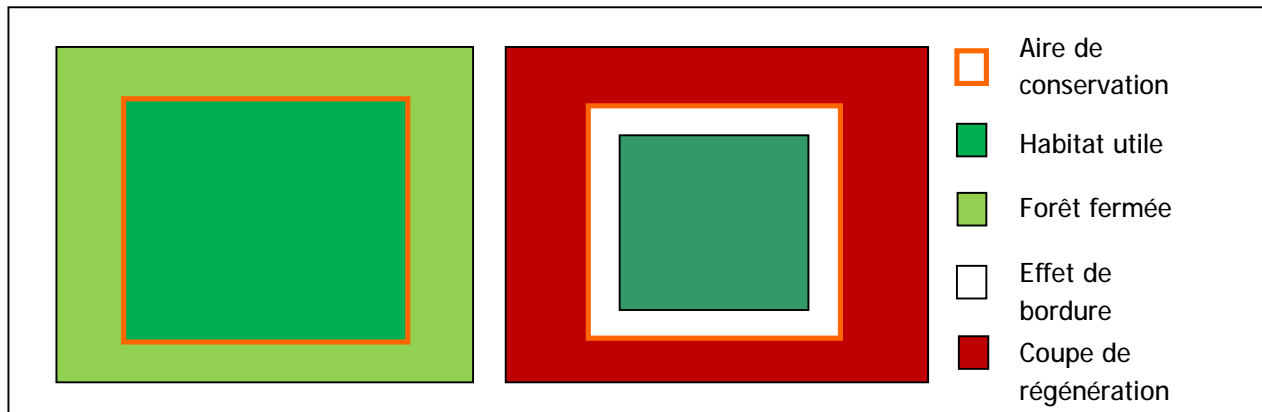
La littérature écologique nous démontre que, pour beaucoup d'espèces, il y a un seuil critique en termes de quantité d'habitats sur le paysage en bas duquel il y a un déclin rapide en biodiversité (e.g., Fig. 3) et la répartition spatiale de l'habitat restante devient importante. Ce seuil varie selon l'espèce et l'échelle étudiées, mais il est généralement entre 12 et 48% à de relativement petites échelles (comparable à l'échelle du chantier d'opération), pour une moyenne d'environ 30% (e.g., Andrén 1994, With et Crist 1995, Fahrig 1998).



**Figure 3.** Schématique du seuil critique : le pourcentage d'habitats auquel la biodiversité commence à décliner rapidement. C'est en dessous de ce seuil que la répartition spatiale de l'habitat qui reste devient importante. Ce seuil varie selon l'espèce et l'échelle de l'étude, mais est généralement entre 12 et 48%, pour une moyenne de 30% pour une unité donnée.

Dans une stratégie de répartition spatiale des coupes, il peut être important de considérer l'effet de bordure autour des aires de conservation. En effet, même si la quantité d'habitats dans le paysage est le facteur le plus important à considérer à des échelles plus grandes que le peuplement, il faut aussi considérer l'effet de bordure résultant de l'interaction entre la forêt fermée et les coupes totales. Pour beaucoup d'espèces, les bordures entre les coupes totales et les peuplements de forêts fermées présentent des conditions non-idéales. Les conditions près de ces bordures ne sont pas seulement différentes des conditions présentes à l'intérieur de la forêt en termes de lumière, vents, etc., mais il peut aussi y avoir de la compétition entre les espèces forestières et les espèces qui préfèrent les milieux ouverts offerts par les coupes (voir Fletcher et al. 2007 pour une revue de la littérature sur les effets de bordures). Par exemple, Larivée et al. (2008) ont trouvé que certaines espèces d'araignées forestières se trouvaient beaucoup moins souvent dans les 30 m de la bordure des coupes. Boudreault et al. (2008) ont

découvert des patrons semblables pour les lichens forestiers. Gagné et al. (2007) ont trouvé que les pics à dos rayé utilisaient moins souvent les ressources dans les 40 m de la forêt les plus proches aux bordures de coupes. Donc, les bordures peuvent effectivement réduire la quantité d'habitats utilisable dans la forêt fermée qui reste, ayant pour effet de réduire la superficie des aires de conservation ou des aires protégées (Fig. 4).



**Figure 4.** Schéma représentant la perte d'habitats possible dans les aires de conservation résultantes des effets négatifs des bordures. À gauche, l'aire de conservation est encadrée dans de la forêt fermée, donc tout l'habitat (en vert foncé) dans l'aire de conservation est utile aux espèces forestières. À droite, l'aire de conservation est encadrée dans une grande coupe et la superficie de l'habitat utile aux espèces forestières (vert foncé) est réduite à cause des effets de bordures (en blanc).

### 2.3 Stratégie de répartition à l'échelle du chantier d'opération<sup>2</sup>

Afin d'éviter le déclin rapide de la biodiversité forestière en bas des seuils critiques tout en maintenant la variabilité naturelle très présente sur le territoire de la 042-51, il est proposé de garder entre 12 et 48% de forêts fermées en tout temps à l'échelle du chantier d'opération. Ces forêts fermées seront distribuées sur le chantier selon la mosaïque naturelle existante sur le territoire, permettant ainsi de relier la stratégie d'aménagement à l'échelle du peuplement avec celle du chantier d'opération. Il est important d'éviter l'uniformité dans le design des chantiers d'opération afin de permettre d'imiter la très grande variation existante dans les paysages naturels mauriciens. Rappelons qu'une forêt fermée est une forêt de plus de 7 m ou encore une forêt ayant subi une coupe partielle avec une rétention résiduelle de 50% et plus. La figure 5 illustre un exemple de répartition spatiale à l'échelle du chantier d'opération où l'on retrouve plus de 40% de forêts fermées et la figure 6, donne un exemple d'un cas où il y a moins de 40% de forêts fermées. Le code « CMCD » sont des coupes multicohortes, les « CJSAS » sont un type de coupe jardinatoire, les « CPRSBOU » sont des CPRS avec 5 % de bouquets répartis aléatoirement et enfin, le code « ESIP » est une sorte d'éclaircie.

<sup>2</sup> Un chantier d'opération est un territoire délimité par l'ensemble des aires de récolte de coupe d'un même secteur, dont les parties les plus rapprochées sont distantes de moins de 2 km les unes des autres, et la superficie en périphérie de cet ensemble jusqu'à une distance de 2 km (inspiré de la définition de la CMO dans le RNI).

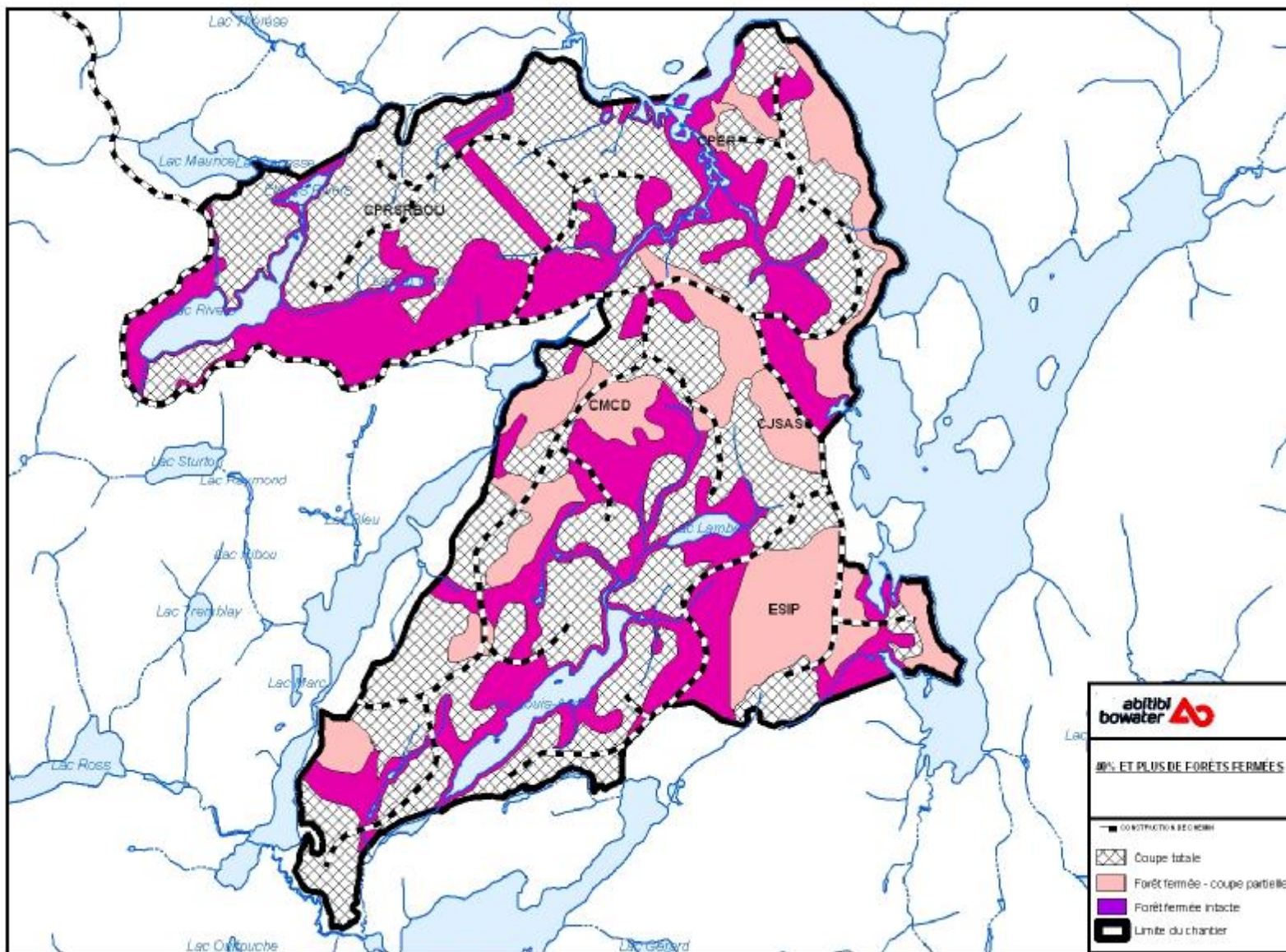


Figure 5. Exemple de répartition spatiale à l'échelle d'un chantier d'opération avec 49% de forêts fermées. Il est important de mentionner qu'il y a des îlots de rétention sous forme de bouquet d'environ 500m<sup>2</sup> à l'intérieur des CPRSBOU (environ 5% pouvant varier entre 3 et 10%).

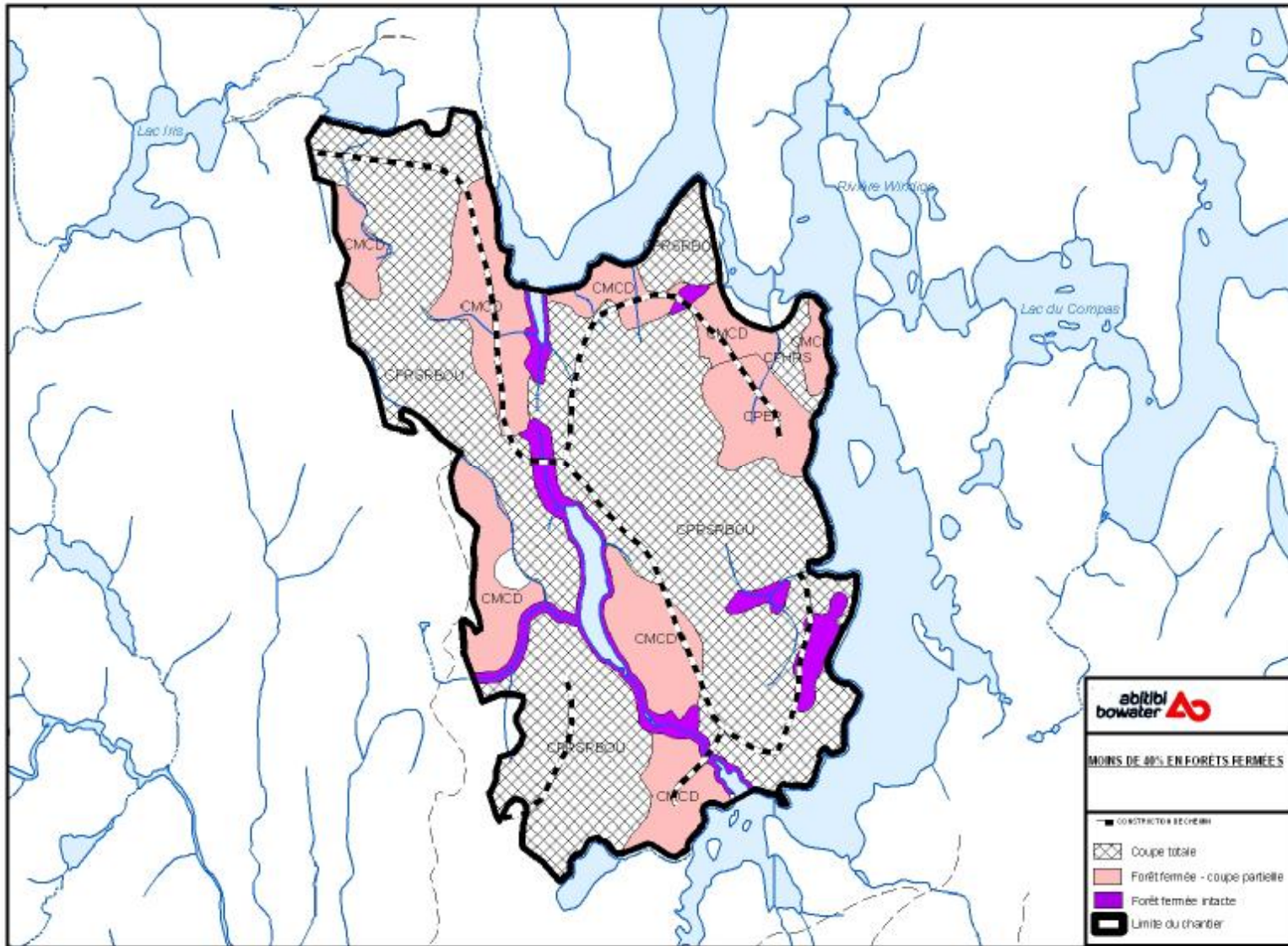


Figure 6. Exemple de répartition spatiale à l'échelle d'un chantier d'opération avec 26% de forêts fermées. Il est important de mentionner qu'il y a des îlots de rétention sous forme de bouquet d'environ 500m<sup>2</sup> à l'intérieur des CPRSBOU (environ 5% pouvant varier entre 3 et 10%).

## 2.4 Stratégie de répartition à l'échelle de l'unité de paysage<sup>3</sup>

Comme mentionné plus haut, en se basant sur l'historique de feux de la région, nous devrions, dans l'idéal, proposer les deux extrêmes soit des agglomérations de coupes assez énormes (plus de 10 000 ha dans certains cas), ainsi que des petites coupes. Les grandes agglomérations de coupes présenteraient des bénéfices écologiques en permettant d'éviter une trop grande fragmentation du territoire, mais socialement il serait très difficile de vendre une telle stratégie, du moins en Mauricie où l'occupation du territoire est très grande. Une partie du problème de fragmentation du territoire sera résolue par les aires protégées et de conservation qui offriront à moyen et long terme de grandes superficies de forêts matures et vieilles non fragmentées.

Les stratégies d'aménagement du passé ont non seulement provoqué une fragmentation du territoire mais ont également diminué la quantité de vieilles forêts présentes sur leur territoire. L'enjeu de la raréfaction des forêts matures et surannées et de leurs fonctions biologiques est une problématique sur l'UAF. La stratégie TRIADE prévoit laisser des refuges biologiques (2%) constitués de forêts matures et vieilles ainsi qu'environ 8% de grandes aires protégées ayant des stades de développement variables qui vont contribuer à moyen et long terme à cet objectif. Ces zones dites de conservation vont permettre au fil des ans d'assurer le maintien d'un certain pourcentage de forêts mûres et surannées à l'état naturel. La stratégie prévoit aussi des coupes imitant les structures de forêts matures et vieilles (plus de 50% des coupes prévues au quinquennal, 2008-2013) ce qui va permettre d'améliorer le bilan de cet enjeu plus rapidement. *Section reprise en partie de Beaulieu, Boudreau et Laberge, 2008.*

Nous ne dérogerons pas du RNI par rapport à la superficie maximale de coupe à l'exception d'une ou deux agglomérations de coupes d'environ 500 ha dans la zone d'aménagement écosystémique pour l'ensemble de l'UAF et ce pour le prochain quinquennal. Le chantier de coupe pourrait s'étendre sur quelques années. Ceci sera fait afin de se rapprocher un peu plus des superficies historiques des feux (fig.2) tout en restant dans une certaine acceptabilité sociale. À moyen et long terme, ces agglomérations vont nous permettre de réduire la fragmentation de l'UAF.

Afin de préserver la variabilité écologique naturelle du territoire et éviter l'homogénéisation de la forêt présente historiquement<sup>4</sup>, il est suggéré de :

- § Garder entre 12 à 48% de forêts fermées à l'échelle du chantier d'opération (ça peut être plus de 48%, par exemple un chantier constitué majoritairement de coupes partielles) et au moins 30% de forêts fermées à l'échelle de l'unité de paysage. Ceci devrait permettre de préserver la biodiversité indigène de cette forêt.

Pour minimiser l'effet de bordures sur les aires protégées, nous proposons, lorsque possible, de favoriser les coupes partielles dans la bordure immédiate des zones. Les agglomérations de coupes ne devront pas être situées à proximité des aires de conservations afin de minimiser l'effet de bordure (fig. 4).

---

<sup>3</sup> Dérogation à l'article 74 : nous substituons l'unité de référence (UTR) de l'article 74 par l'unité de paysage tel qu'illustré à la figure 1.

<sup>4</sup> Des recherches historiques basées juste à l'est de l'UAF 042-51 indiquent que cette variation naturelle se produit même à des échelles de 10 000 à 20 000 d'hectares (Alvarez *en préparation*, Barrette 2007).

## 2.5 Synthèse des articles du RNI dérogés et mesures de substitutions touchées par la stratégie écosystémique

Articles du RNI concernés	Résumé dispositions visées par l'article	Résumé des mesures substitutions proposées
#75	... le titulaire d'un permis d'intervention doit conserver, entre deux de ces aires, une lisière boisée d'une largeur minimale de 100m entre les blocs de plus de 100 ha et de 60 m si les blocs sont inférieurs à 100 ha.	Afin de mieux émuler le design produit lors du passage des perturbations naturelles qui ont cours sur le territoire de la 042-51, les bouquets de rétention ainsi qu'une configuration différente des assiettes de coupe seront utilisés. C'est pour cette raison que les séparateurs seront abandonnés entre les blocs de coupes puisque cette configuration s'éloigne du design des perturbations naturelles.
#74	La superficie d'un seul tenant d'une aire de coupe en CPRS doit respecter les % établis de 0-25 ha, de 0-50 ha et de 0-100 ha selon les zones forestières.	<p><u>Chantier opération</u> : Garder entre 12 à 48% de forêts fermées à l'échelle du chantier d'opération (ça peut être plus de 48%, par exemple un chantier constitué majoritairement de coupes partielles). Ces forêts fermées seront distribuées sur le chantier selon la mosaïque naturelle existante sur le territoire, permettant ainsi de relier la stratégie d'aménagement à l'échelle du peuplement avec celle du chantier d'opération. Il est important d'éviter l'uniformité dans le design des chantiers d'opération afin de permettre de reproduire la très grande variation existante dans les paysages naturels mauriciens.</p> <p><u>Échelle du paysage</u> : au moins 30% de forêts fermées à l'échelle de l'unité de paysage. Ceci devrait permettre de préserver la biodiversité indigène de cette forêt.</p>
#79	Établissement d'une configuration de coupe en CMO	

## 3. Conclusion

L'Initiative TRIADE Mauricie travaille dans un mode d'aménagement adaptatif. Il est donc important de garder en tête que la stratégie de répartition spatiale exposée dans ce document est sujette à changement lorsque les connaissances scientifiques ou les suivis résultants de l'application de cette stratégie l'exigeront.

## 4. Références

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Barrette, M. 2007. Caractérisation du paysage primitif de la région écologique des hautes collines du bas-saint-maurice pour une gestion des écosystèmes du Parc National du Canada de la Mauricie. Mémoire de maîtrise. Université Laval, 129 pp.
- Beaulieu, N., Boudreau, P., et Laberge, G. 2008. Rapport sur le calcul de la possibilité forestière, UAF 042-51. Présenté par l'Initiative TRIADE Mauricie au Bureau du Forestier en chef.
- Boudreault, C., Y. Bergeron, P. Drapeau, et L. Mascarua Lopez. 2008. Edge effects on epiphytic lichens in remnant stands of managed landscapes in the eastern boreal forest of Canada. *Forest Ecology and Management* 255: 1461-1471.
- Cappuccino, N., D. Lavertu, Y. Bergeron, et J. Régnière. 1998. Spruce budworm impact, abundance, and parasitism rate in a patchy landscape. *Oecologia* 114: 236-242.
- Deal, R. L. 2001. The effects of partial cutting on forest plant communities of western hemlock – Sitka spruce stands in southeast Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 2067-2079.
- Dragotescu, I. 2008. Étude comparative des peuplements forestiers après feux et après coupes dans la forêt boréale mixte en Mauricie et au Témiscamingue. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Montréal, 62 pp.
- Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling* 105: 273-292.
- Fletcher, R. J., Jr., L. Ries, J. Battin, and A. D. Chalfoun. 2007. The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology* 85: 1017-1028.
- Gagne, C., L. Imbeau, et P. Drapeau. 2007. Anthropogenic edges: Their influence on the American three-toed woodpecker (*Picoides dorsalis*) foraging behaviour in managed boreal forests of Quebec. *Forest Ecology and Management* 252: 191-200.
- Hunter, M. L. J., Ed. 1999. *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Larrivee, M., P. Drapeau, et L. Fahrig. 2008. Edge effects created by wildfire and clear-cutting on boreal forest ground-dwelling spiders. *Forest Ecology and Management* 255: 1434-1445.
- Schmiegelow, F. K. A., D. P. Stepnisky, C. A. Stambaugh, and M. Koivula. 2006. Reconciling salvage logging of boreal forests with a natural-disturbance management model. *Conservation Biology* 20: 971-983.
- With, K. A. et T. O. Crist. Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology* 76: 2446-2459.