

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

**DIVERSITÉ ET RÉSILIENCE VÉGÉTALES DES PESSIÈRES NOIRES À
LICHENS DE LA FORÊT BORÉALE QUÉBÉCOISE DEUX ANNÉES APRÈS
PERTURBATIONS SYLVICOLES**

**PAR
ESTEBAN GONZALEZ B.SC.**

**MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES**

FÉVRIER 2011

RÉSUMÉ

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) est l'espèce qui domine le paysage du domaine de la Pessière noire à mousses (PM). Bien que cette espèce soit adaptée au passage des perturbations naturelles, des accidents de régénération peuvent avoir lieu, créant des îlots forestiers de faible densité. L'ouverture des peuplements forme des pessières noires à lichens, ces dernières sont également appelées dénudés secs (DS) et constituent un état alternatif stable des PM. Actuellement, près de 7% de ce domaine écologique est formé par des DS. Ces milieux sont considérés comme étant fragiles et improductifs. Toutefois, la réponse des DS aux perturbations sylvicoles n'ayant pas encore été testée, la productivité et la capacité du support à court terme des DS demeurent méconnues. Dans la présente étude, l'objectif général est d'expérimenter les effets des perturbations sylvicoles sur la productivité des DS, afin d'en évaluer sa résilience écologique après perturbations sylvicoles. Les objectifs spécifiques sont de mesurer le recouvrement et la composition végétale du sous-bois, de déterminer la variation des matrices floristiques entre les DS et les PM avant-après perturbations et d'analyser la réponse physiologique de trois bioindicateurs, l'épinette noire (EPN) de ≤ 1 m, le kalmia à feuilles étroites (KAL) et le rhododendron du Labrador (RHO). Un dispositif expérimental factoriel en six blocs complets totalisant 36 ha a été mis en place à ~220 km au nord du Lac Saint-Jean en 2005. Le suivi du recouvrement et de la biodiversité végétale ainsi que des mesures physiologiques de photosynthèse nette (Pn) et de statut nutritif foliaire des bioindicateurs, ont été effectués avant (2005) et après les perturbations (2006-2007) et ont permis de comparer les DS aux PM. Les travaux sylvicoles ont permis de créer trois niveaux de perturbations; coupe (S0), coupe et scarifiage (S1) et bande non-perturbée (NP). Également, cinq microsites de perturbation ont été suivis; bande non-perturbée (NP), intersentier (S0_i) et sentier de débardage (S0_s), intersillon (S1_i) et sillon de scarifiage (S1_s). Un inventaire exhaustif de la végétation a permis d'évaluer le recouvrement dans tous ces microsites. Les résultats montrent que la différence du recouvrement initial en EPN entre les DS et les PM ne se maintient pas après les perturbations, une baisse marquée du recouvrement étant observée dans les PM. De plus, la variation dans le temps des matrices floristiques montre une efficiente capacité de restructuration des DS. Dans le cas des KAL et des RHO, la différence initiale entre les peuplements n'était pas affectée par les perturbations. En termes de biodiversité, une similarité entre les peuplements est observée. Toutefois, les perturbations semblent améliorer l'équirépartition des espèces présentes dans les S0_s et dans les S1_s des PM, ces microsites étant hautement altérés par la machinerie. Également, l'abondance spécifique des espèces dans les PM a été fortement inhibée dans le niveau S0, notamment dans le microsite S0_s, cette différence entre les peuplements est observée un an après les perturbations. Excepté pour les teneurs en N et en P des EPN, où des gains ont été notés après les travaux sylvicoles, les résultats physiologiques présentent peu de différences entre les peuplements étudiés et entre les périodes avant-après perturbations. Les taux de Pn sont davantage affectés dans les DS, les valeurs étant près ou inférieures à celles retrouvées dans les NP. Nos résultats suggèrent une stabilité et une capacité de support comparables entre les DS et les PM, ce qui laisse croire à une résilience élevée dans les DS et jette un nouveau regard sur la fragilité présumée dans ce type d'écosystème.

REMERCIEMENTS

Ce mémoire est l'aboutissement d'efforts, de persistance et de partage entre les membres d'une communauté scientifique hors du commun. Le temps passé entre la prise de données et la rédaction du présent mémoire fut marqué par de grandes rencontres. Je tiens à remercier ces personnes qui ont été pour moi des piliers importants à l'accomplissement de ce travail. Tout d'abord, mon co-directeur D^r Jean-François Boucher et mon directeur D^r Daniel Lord qui m'ont permis, par leur dévouement et leur soutien, d'étudier en Forêt Boréale. De plus, D^r Boucher a su m'inculquer la rigueur scientifique et a fourni tout au long de mon parcours, une aide et des connaissances d'une qualité indéniables. Ses valeurs humaines et ses qualités scientifiques méritent ma plus grande gratitude ; merci Jean-François. Dr Lord, quant à lui, m'a fourni des conseils précieux lors de la rédaction de ce mémoire et a su m'inculquer la passion pour la Forêt Boréale et la Science ; merci Daniel.

Également, Je tiens à souligner ma gratitude envers l'équipe du Pavillon de Recherche Forestière, du Laboratoire d'Écologie Végétale, du Laboratoire d'Écologie Aquatique et de BARBUDOS TEAM : Virginie Blais, Solveil Bourque, Pierre-Luc Gaudreault, Silvie Paquette, Marc Tremblay et Pascal Tremblay. De même que le D^r Pascal Sirois et M. Denis Walsh pour l'aide apportée aux analyses statistiques.

Mes remerciements sont également dirigés aux partenaires financiers qui ont contribué à ce projet ; Le Consortium de Recherche en Forêt Boréale Commerciale et le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG), ainsi qu'aux partenaires industriels Abitibi-Bowater pour le soutien matériel et logistique.

Finalement, je dois gratifier la personne de Véronique Gagné pour son support tout au long de ces quatre dernières années passées ensemble. Ton amour, ton courage, ta générosité et ta patience m'ont permis certainement de finir...par finir. Merci petite pomme.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES ANNEXES.....	vii
INTRODUCTION	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	7
2.1 SITES D'ÉTUDE.....	8
2.2 DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL	10
2.2.1 Caractérisation des microsites.....	11
2.3 ÉCHANTILLONNAGE ET MESURES.....	12
2.3.1 Mesures de recouvrement et de diversité végétale	12
2.3.2 Mesures de physiologie végétale.....	13
2.4 ANALYSES STATISTIQUES	15
2.4.1 Analyses de variance.....	15
2.4.2 Analyses multidimensionnelles.....	17
RÉSULTATS.....	18
3.1 RECOUVREMENT, INVENTAIRE VÉGÉTAL ET INDICES DE BIODIVERSITÉ	19
3.1.1 Recouvrement moyen des espèces bioindicatrices.....	19
3.1.2 Inventaire végétal des espèces de plantes vasculaires et bryophytes et lichens.	22
3.1.3 Indices de biodiversité.....	25
3.2 ASSEMBLAGE DES ESPÈCES.....	28
3.3 RÉPONSES PHYSIOLOGIQUES.....	29
3.3.1 Concentration foliaire des EPN.....	29
3.3.2 Concentration foliaire des KAL	31
3.3.3 Concentration foliaire des RHO.....	33
3.3.4 Photosynthèse nette EPN-KAL.....	36
DISCUSSION.....	38
4.1 EFFET DES PERTURBATIONS SYLVICOLES SUR LA COMPOSITION VÉGÉTALE	39
4.1.1 Recouvrement des bioindicateurs.....	39
4.1.2 Indices de biodiversité.....	41
4.1.3 Réponses physiologiques des bioindicateurs	44
4.2 RÉSILIENCE ÉCOLOGIQUE.....	46
CONCLUSION.....	48
RÉFÉRENCES	51
ANNEXE	58

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Carte montrant les six (6) blocs expérimentaux répartis au nord du Lac Saint-Jean, Québec-Canada.....	8
Figure 2. Exemple d'un bloc expérimental et disposition des microparcelles à l'intérieur des unités expérimentales (S0-S1 et NP).....	11
Figure 3. Pourcentage moyen de recouvrement pour EPN, KAL et RHO en fonction des Microsites (A-E), des Jours (B-D-F) et des Peuplements (C)	21
Figure 4. Variabilité des indices de biodiversité en fonction des Jours (B-C-E), des Microsites (D) et des Jours*Peuplements (A).	27
Figure 5. Cadrage multidimensionnel non-métrique (MDS) du recouvrement moyen des espèces inventoriées entre les années 2005 et 2007, en fonction du temps et des deux peuplements combinés (A), en fonction du temps et des DS (B) et en fonction du temps et des PM (C).....	28
Figure 6. Concentration foliaire moyenne des nutriments de l'EPN en fonction des Peuplements (A-C-F), des Traitements (S0= CPRS, S1= CPRS+Scarifiage et NP= Non Perturbé) (E) et des Jours (B-D).	30
Figure 7. Concentration foliaire moyenne des nutriments du KAL en fonction des Peuplements (A), des Traitements (D-F), des Jours (B-E-G) et des Jours*Peuplements (C).	32
Figure 8. Concentration foliaire moyenne des nutriments du RHO en fonction des Peuplements (A), des Traitements (C), des Jours (B-E) et des Jours*Peuplements (D)	35
Figure 9. Variation du taux de photosynthèse nette (Pn) de l'EPN en fonction des Jours*Peuplements.....	37

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Caractérisation des perturbations sur les microsites étudiés, en termes de largeur moyenne des sentiers et intersentiers de débardage et des sillons et intersillons de scarifiage en cm (Larg.), de recouvrement végétal moyen en % (Recouv.), de débris de coupe moyen en % (D. de C.) et de profondeur moyenne des sillons en cm (Prof.). Les écarts types sont mis entre parenthèses.	12
Tableau 2. Sommaire de l'ANOVAR (valeurs de P et résultats du test de Fischer (F)) sur le recouvrement moyen de l'épinette noire (EPN), du kalmia à feuilles étroites (KAL) et du rhododendron du Labrador (RHO). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.....	20
Tableau 3. Pourcentage de recouvrement moyen avant (jour 0) et après perturbations (jours 110, 501 et 801) de toutes les espèces inventoriées dans les DS et les PM des six blocs expérimentaux entre les années 2005 et 2007.....	23
Tableau 4. Sommaire de l'ANOVAR (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) sur le recouvrement moyen total (N), la richesse spécifique (S), l'indice d'équitabilité de Pielou (J') et l'indice de diversité de Shanon-Wiener (H'). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.	26
Tableau 5. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) pour la concentration foliaire en nutriments (N, P, K, Ca, Mg) pour l'épinette noire (EPN). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.....	29
Tableau 6. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) pour la concentration foliaire en nutriments (N, P, K, Ca, Mg) pour le kalmia à feuilles étroites (KAL). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.	31
Tableau 7. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) pour la concentration foliaire en nutriments (N, P, K, Ca, Mg) pour le rhododendron du Labrador (RHO). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.	34
Tableau 8. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) pour le taux de photosynthèse nette (Pn) des EPN et des KAL. Les caractères en gras indiquent un effet significatif.	36

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Variabilité physiologique interne du <i>Kalmia angustifolia</i> L. et du <i>Rhododendron groenlandicum</i> Retzius: Expérience en serre.....	58
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.0 INTRODUCTION

Présente dans tout le territoire circumpolaire, la forêt boréale est un écosystème qui est dominé par des essences résineuses de genre pin (*Pinus* spp.), épinette (*Picea* spp.) et sapin (*Abies* spp.) (MacDonald 2003). Ce biome représente près de 20% des terres forestières de la planète et est caractérisé par une faible productivité, une faible diversité taxonomique et une présence récurrente de cycles de populations (Pastor *et al.* 1998). À l'est de l'Amérique du nord, l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) est l'essence qui domine la forêt boréale, notamment au sein du domaine écologique de la Pessière à mousses (PM) (Gagnon et Morin 2001). Ce vaste domaine écologique est situé entre les 49^{ième} et 52^{ième} parallèles et couvre 28% du territoire du Québec (Bergeron 1996; Gagnon et Morin 2001).

Exclusive à l'Amérique du nord, l'épinette noire est une espèce bien adaptée au passage périodique des perturbations naturelles (Gagnon et Morin 2001). Le passage des feux ainsi que les épidémies de la tordeuse de bourgeons d'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem)) sont les principales perturbations associées à la dynamique écologique des pessières noires (Bergeron *et al.* 1998). Cependant, le feu est considéré, *a priori*, comme un facteur régénérateur des pessières noires, tandis que les épidémies de la tordeuse de bourgeons d'épinettes (TBE) inhibent indirectement la production des graines (Gagnon et Morin 2001).

Après le passage d'un feu, la pluie de graines sur le parterre forestier est massive et rapide mais la germination des graines et la survie des plantules sont dépendantes de la disponibilité de bons lits de germination. Le processus enclenché par la chaleur du feu s'amorce par la combustion de la matière organique au sol, l'ouverture de cônes semi-sérotineux et le relâchement des graines (Riverin et Gagnon 1996; Gagnon et Morin 2001). Il s'ensuit le retour à une pessière noire à mousses (PM) relativement dense et productive. Cette dynamique dépendante du feu entraîne la création des peuplements équiens qui

écologique se définit comme étant la capacité de restructuration d'un système après perturbation sans changement dans sa composition d'origine (Holling 1973). Ce concept peut être interprété comme la capacité d'un écosystème à absorber le passage de perturbations à travers le temps (Drever *et al.* 2006). Ainsi, un écosystème qui est peu résilient risque de permuter dans un état alternatif stable (Carpenter 2001; Folke *et al.* 2004). À l'échelle du domaine bioclimatique, l'impact des perturbations naturelles aurait affecté négativement la résilience de la PM, en particulier, ces cinquante dernières années (Girard *et al.* 2008). D'après Payette et Delwaide (2003) et Girard *et al.* (2008), une conversion des PM en DS a été observée dans le domaine de la pessière noire. Cependant, des récentes études effectuées dans des plantations d'épinettes noires et de pins gris suggèrent que la productivité des DS peut être modifiée par des aménagements sylvicoles (Hébert *et al.* 2006). La réponse des DS aux perturbations étant peu connue, l'analyse des incertitudes quant au maintien de la productivité ligneuse dans des milieux fragiles (DS) comparés à des milieux matures (PM), s'avère essentielle à la compréhension de l'impact des aménagements forestiers sur la résilience de ces écosystèmes, *a priori*, contrastants.

Considérés comme des milieux appauvris et fragiles, les DS ont été exclus du calcul de la possibilité forestière dans les forêts publiques du Québec. Protégés depuis 1996 par le Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'État de la Loi sur les forêts (L.R.Q., c.F-4,1), aucune récolte ligneuse ou autre traitement sylvicole n'est autorisé dans ces peuplements (Anonyme 2003). Cette exclusion serait essentiellement attribuable au faible volume de bois exploitable et à l'utilisation de ce type de milieu par le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*), désigné vulnérable au Québec (Gagnon et Morin 2001; Anonyme 2003; Courtois *et al.* 2007). En conséquence, la productivité et la capacité de support après l'application de travaux sylvicoles restent peu connus. Des récentes études effectuées dans les DS de la forêt boréale ont mis en lumière une augmentation de la productivité à court terme des plantations après préparation mécanique du sol (Girard 2004; Hébert *et al.* 2006). Les pratiques sylvicoles – notamment la coupe avec protection de la régénération et de sols (CPRS), le scarifiage du parterre forestier et la

plantation – favoriseraient la productivité de l'écosystème (Prévost et Dumais 2003; Thiffault *et al.* 2003, 2005). De plus, les effets négatifs de la compétition nutritive, de l'allélopathie et de la disponibilité de la lumière et de l'eau, seraient atténués par la préparation du sol dans ces milieux ouverts (Prévost 1996; Thiffault *et al.* 2005; Thiffault et Jobidon 2006). En fonction de ces éléments, il est possible de croire qu'une augmentation à court terme de la productivité ligneuse dans les DS peut être obtenue par l'application préalable de certains traitements sylvicoles.

Les aménagements forestiers en forêt boréale sont de plus en plus présents (Girard *et al.* 2008). Les travaux de récolte ligneuse modifient la disponibilité de la lumière pour les plantes de sous-bois et altèrent l'intégrité du sol par le passage de la machinerie. Ces changements abiotiques modifient la composition floristique d'origine du peuplement et affectent la biodiversité et l'abondance des plantes dans certaines forêts de la France et du Nouveau Brunswick (Deconchat et Balent 2001; Roberts et Zhu 2002). En dépit du fait qu'il est reconnu que la préservation de la biodiversité est un élément clé à une sylviculture durable, les variations de la composition végétale avant-après perturbation restent peu étudiées (Rydgren *et al.* 2004; Fenton et Frego 2005; Lecomte *et al.* 2005; Roberts 2007). En effet, la plupart des investigations mettent l'accent sur la réponse de l'étage arborescent et ne tiennent pas compte de la variation floristique du parterre forestier (Roberts et Zhu 2002). Également, peu d'études ont ciblé les effets de la sévérité de la perturbation anthropique sur la diversité du couvert végétal (Roberts 2007). La connaissance de la variation de la composition floristique et des mécanismes physiologiques permettrait une meilleure compréhension du potentiel de restructuration des DS après travaux sylvicoles.

Compte tenu que la productivité ligneuse des DS serait initialement inhibée par les facteurs abiotiques et biotiques du milieu (Hébert *et al.* 2006; Mallik 2003; Riverin et Gagnon 1996; Kershaw 1978), l'hypothèse testée dans cette étude est que la réponse après perturbation des bioindicateurs de végétaux diverge entre les DS et les PM, la capacité de support étant inférieure dans les DS. Les travaux de Girard (2004) et Hébert *et al.* (2006)

forment une forêt continue résultant des cycles de feu plus courts que la longévité des essences qui la composent (Boucher *et al.* 2003).

Bien que d'allure homogène, ce massif forestier est parsemé de peuplements ouverts de faible densité arborescente (Girard *et al.* 2008). Ces peuplements, principalement constitués de pessières noires à lichens (PL), aussi appelés dénudés secs à cladonies ou territoires forestiers improductifs, sont caractérisés par un étage dominant dont le recouvrement des cimes au sol est inférieur à 25% et le recouvrement lichénique au sol est supérieur à 40% (Anonyme 2003). Dans la présente étude, le terme de dénudé sec (DS) sera dorénavant utilisé pour désigner indifféremment les PL, des dénudés secs à cladonies ou territoires forestiers improductifs.

À ce jour, 1,6 M d'hectares du domaine de la PM seraient constitués de DS, soit environ 7% du domaine (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF), 3^{ième} inventaire forestier décennal). Les DS sont des peuplements forestiers caractérisés par une abondance élevée de lichens du genre *Cladonia*, des éricacées tels le *Kalmia angustifolia* L., *Rhododendron groenlandicum* Retzius et *Vaccinium* spp. (Hébert *et al.* 2006). Bien que ces espèces soient présentes dans toute la zone boréale, l'ouverture de l'étage arborescent stimulerait le recouvrement des lichens et des éricacées (Kershaw 1978; Mallik 1993,1995). Par ailleurs, il est reconnu que l'abondance des éricacées diminuerait la disponibilité nutritive et des éléments allélopathiques entraveraient la croissance et la germination des épinettes noires (Bloom et Mallik 2004; Thiffault *et al.* 2005; Thiffault et Jobidon 2006). Malgré deux modalités de régénération, une sexuée ou reproduction par graines et l'autre asexuée ou reproduction végétative par marcottage (Gagnon et Morin 2001), aucune évidence scientifique ne supporte l'hypothèse d'une redensification naturelle des DS (Payette 1992; Gagnon et Morin 2001; Jasinsky et Payette 2005).

Cette perte de la couverture arborée se traduit par une perte de résilience du domaine de la pessière noire (Girard *et al.* 2008). De façon générale, la résilience

ont soulevé la faisabilité d'une éventuelle remise en production des DS après l'application d'aménagements sylvicoles. L'étude dans un dispositif expérimental avec des perturbations sylvicoles plus intensives est également suggérée par ces derniers. Le présent travail a comme objectif général d'expérimenter les effets des perturbations sylvicoles sur la productivité des DS et ce, afin d'évaluer la résilience écologique deux années après l'application des traitements. Les objectifs spécifiques de la présente recherche sont (i) d'évaluer le recouvrement et la composition végétale des espèces de plantes vasculaires et de bryophytes et lichens avant et après perturbation sylvicole, (ii) de déterminer la variation des assemblages d'espèces floristiques avant-après perturbation et entre les peuplements étudiés (DS *versus* PM) et (iii) d'évaluer la réponse physiologique de trois bioindicateurs végétaux (*Picea mariana*, *Kalmia angustifolia* et *Rhododendron groenlandicum*).

CHAPITRE 2

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.0 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 SITES D'ÉTUDE

Six blocs totalisant 36 ha ont été mis en place dans les forêts publiques du Québec, à près de 220 km au nord du Lac Saint-Jean, Québec : quatre (4) blocs à la limite sud du lac Péribonka ($49^{\circ} 42' 579''$ N, $71^{\circ} 20' 512''$ O), à la jonction des domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleaux blancs et de la Pessière à mousses (PM) de l'est et deux blocs (2) répartis au Nord-Ouest de la rivière Mistassibi ($50^{\circ} 17' 822''$ N, $72^{\circ} 02' 664''$ O) dans le domaine de la PM (Saucier *et al.* 2000).

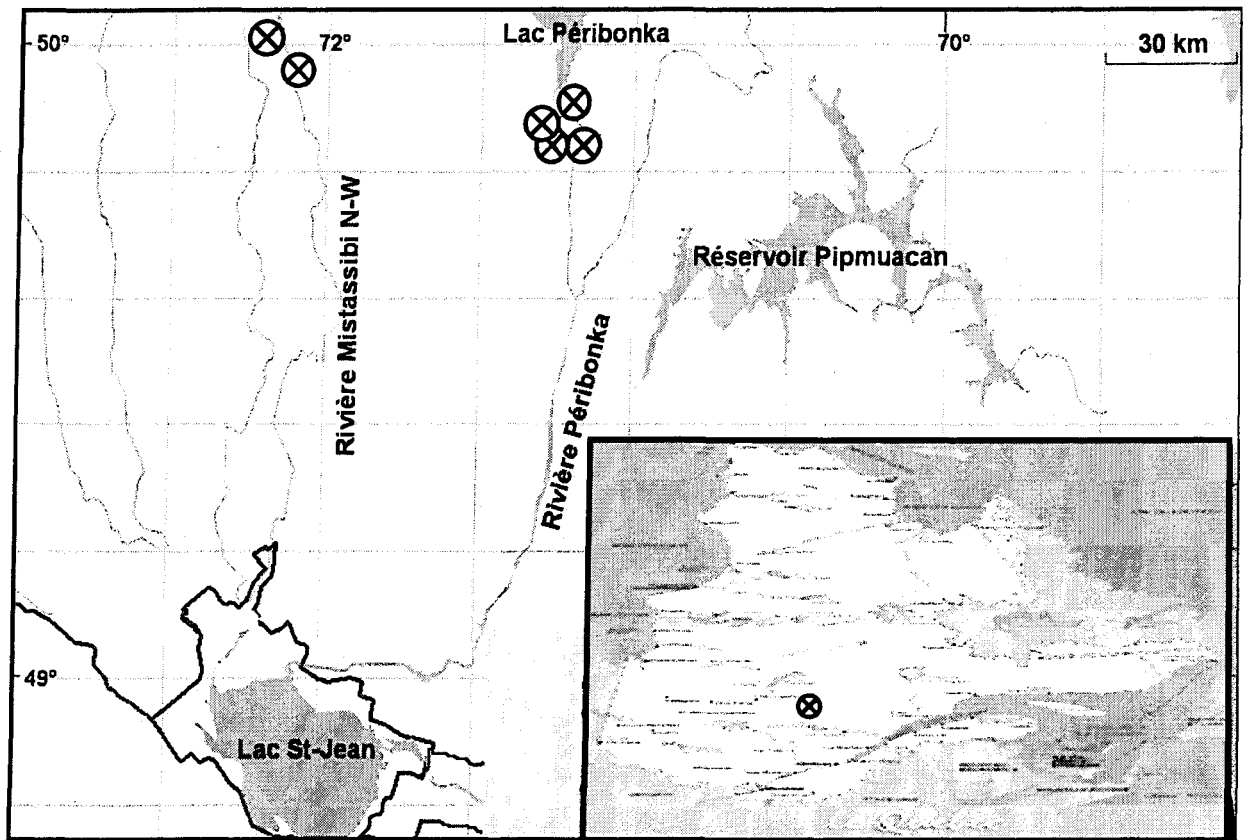


Figure 1. Carte montrant les six (6) blocs expérimentaux répartis au nord du Lac Saint-Jean, Québec-Canada.

La température annuelle moyenne pour cette région est de 0°C avec une température minimale et maximale moyenne de -5,2°C et 5,2°C, respectivement (Environnement-Canada 2008, normales climatiques 1971-2000 de la station Chapais 2, 49°46'800''N, 74°51'000''O). Les précipitations moyennes étaient de 961,3 mm, dont près du tiers (301,7 mm) sous forme nivale et le reste (659,7 mm) sous forme pluviale.

L'ensemble des sites étudiés était formé d'un dépôt glaciaire de till indifférencié, à l'exception d'un bloc (Brod 1) dans le secteur Péribonka, qui était formé d'un dépôt fluvio-glaciaire d'épandage. Le sol, dans l'ensemble des sites, était un sable moyen à grossier loameux couvert d'un humus de type mor.

Les six blocs expérimentaux étaient constitués chacun d'un dénudé sec (DS) et d'une pessière noire à mousses (PM). Pour cette dernière, le couvert forestier variait entre 60 et 80 % de densité arborescente (classe de densité B), alors qu'il était inférieur à 25% (classe E) dans le DS (MRNF 2008). La composition végétale des sites étudiés formait deux étages principaux. Le premier, dominé par l'épinette noire et des espèces compagnes, principalement le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloïdes* Michx) (Gagnon et Morin 2001). Le second étage, était formé principalement d'éricacées telles le *Kalmia angustifolia* L, le *Rhododendron groenlandicum* Retzius, le *Vaccinium angustifolium* Ait., le *V. myrtilloides* Michx et la *Gaultheria hispidula* L. Mühl. (Hébert *et al.* 2006). De plus, le type de pente, l'exposition au soleil, le type de drainage, la hauteur et l'âge (entre 70 à 90 ans) des arbres dominants des deux peuplements étaient similaires à l'intérieur de chaque bloc. Un premier échantillonnage en 2005, préalable aux travaux sylvicoles, a permis de caractériser le couvert végétal et de valider les informations des cartes écoforestières du troisième décennal du Ministère de Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF). De plus, l'utilisation de ces cartes aidait à cibler la recherche des sites comportant un DS près d'une PM (< 2 Km) et partageant les mêmes caractéristiques générales pour un même bloc.

2.2 DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

L'expérience est un plan factoriel en six blocs complets. Pour les variables de recouvrement et de biodiversité, le type de peuplement est en parcelle principale, les microsites sont en sous-parcelle et le temps est en sous-sous-parcelle. Pour les variables physiologiques, la parcelle principale est constituée du facteur temps, en sous parcelle le facteur peuplement et en sous-sous-parcelle les traitements sylvicoles.

Chaque bloc expérimental était composé d'une superficie de deux (2) ha de DS et de 2 ha de PM adjacente et ont été soumis à des traitements sylvicoles de récolte et de préparation mécanique du sol. La récolte des tous les sites a été faite selon les modalités d'une coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS), à l'exception d'une bordure d'au moins 1 ha par peuplement qui n'a pas été perturbée (NP), formant ainsi une zone témoin. Chaque peuplement récolté a été ensuite divisé aléatoirement en deux sous-parcelles de 1.2 et 0.8 ha, créant deux niveaux de perturbation majeure par peuplement. Le premier correspondant à l'unité expérimentale (UE) de 1,2 ha n'ayant pas subi le traitement de scarifiage (S0) et le deuxième, à une UE de 0,8 ha ayant subi le scarifiage du sol (S1) après la récolte des arbres. Les travaux sylvicoles se sont déroulés entre les mois de juin et de septembre 2005.

Cinq (5) types de microsites issus de divers degrés d'altération du sol par la machinerie ont été identifiés (par ordre croissant de degré de perturbation): i) les zones non perturbées adjacentes aux parcelles récoltées (NP), ii) les inter-sentiers de débardage dans les parcelles non scarifiées (S0_I), iii) les sentiers de débardage dans les parcelles non scarifiées (S0_S), iv) les inter-sillons de scarifiage (S1_I), v) les sillons de scarifiage (S1_S). Un tirage aléatoire a permis de placer trois (3) placettes-échantillonnages de 4 m² (unités d'observation, UO) par type de microsite perturbé, pour un total de 30 microparcelles par bloc expérimental (Fig. 2). Pour l'ensemble des sites d'étude, la prise de mesure avant perturbations sylvicoles comportait un seul triplicata de microparcelles réalisé à un endroit

représentatif du peuplement et au centre de ce qui allait devenir les UE après l'application des travaux sylvicoles (NP-S0-S1). L'emplacement des microparcelles lors des mesures subséquentes (jours 110, 501 et 801) était permanent et ce, dans l'ensemble des UE (NP-S0-S1).

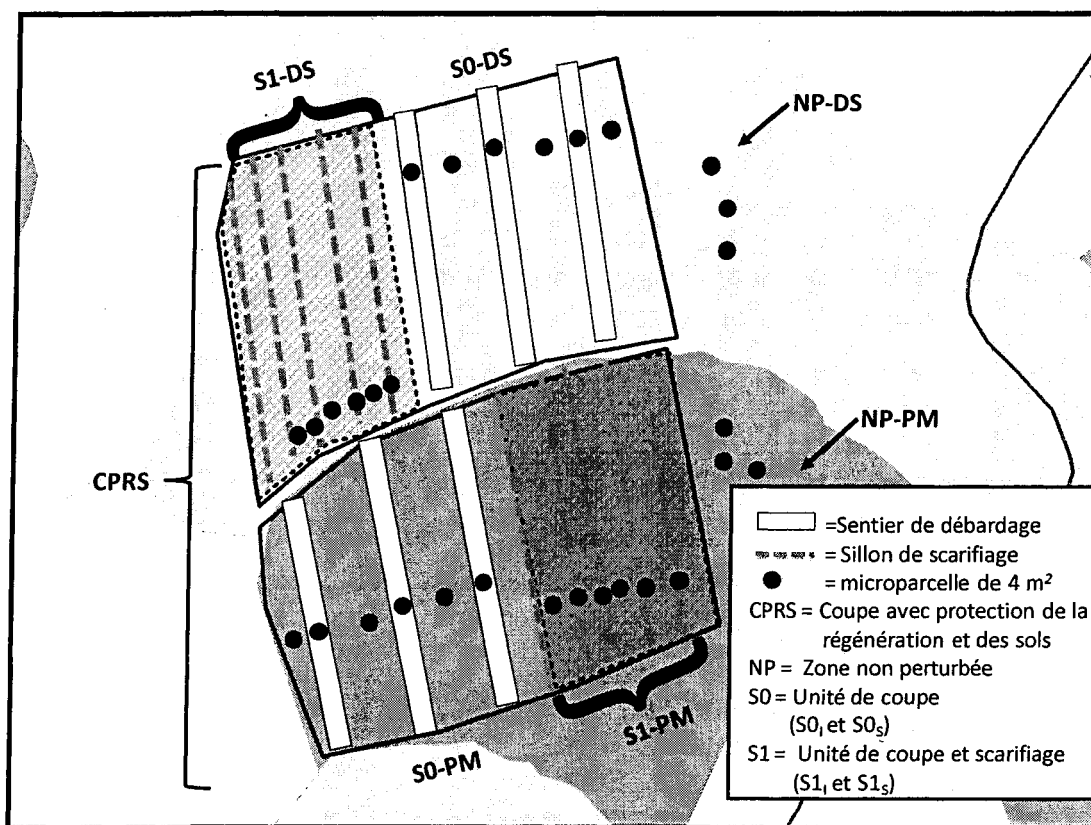


Figure 2. Exemple d'un bloc expérimental et la disposition des microparcelles à l'intérieur des unités expérimentales (S0, S1 et NP).

2.2.1 Caractérisation des microsites

Une caractérisation de microsites a été effectuée dans la totalité des blocs expérimentaux une année après l'application des travaux sylvicoles, entre les mois de mai et de juin 2006. De manière aléatoire deux transects de cinquante mètres ont été placés de manière perpendiculaire aux sentiers de débardage et aux sillons de scarifiage des UE. Des mesures de la largeur des sentiers et des intersentiers de débardage, des sillons et des

intersillons de scarifiage, ainsi que des mesures de la profondeur des sillons ont été prises sur la totalité de microsites rencontrés. De plus, une estimation visuelle du recouvrement végétale (<1m) et des débris ligneux a été effectuée à l'aide de microparcelles d'un mètre carré placées sur l'ensemble des microsites étudiés, à l'exception des NP (Tableau 1).

Tableau 1. Caractérisation des perturbations sur les microsites étudiés, en termes de largeur moyenne des sentiers et intersentiers de débardage et des sillons et intersillons de scarifiage en cm (Larg.), de recouvrement moyen des végétaux en % (Recouv.), de débris de coupe moyen en % (D. de C.) et de profondeur moyenne des sillons en cm (Prof.). Les écarts types sont mis entre parenthèses.

Peuplement	Microsites perturbés												
	Intersentier (S0 _i)			Sentier (S0 _s)			Intersillon (S1 _i)			Sillon (S1 _s)			
	Larg. (cm)	Recouv. (%)	D. de C. (%)	Larg. (cm)	Recouv. (%)	D. de C. (%)	Larg. (cm)	Recouv. (%)	D. de C. (%)	Larg. (cm)	Recouv. (%)	D. de C. (%)	Prof. (cm)
DS	1159,3 (558,7)	87,4 (18,2)	8,0 (14,1)	352,5 (64,2)	13,4 (18,1)	49,8 (33,4)	296,7 (341,2)	41,1 (31,4)	30,8 (26,1)	69,2 (58,3)	5,6 (8,2)	14,4 (16,3)	14,1 (6,6)
PM	1144,7 (374,9)	45,8 (22,5)	22,3 (14,7)	359,4 (42,1)	1,4 (1,4)	64,2 (33,0)	264,1 (167,8)	24,2 (27,1)	46,9 (27,1)	74,4 (67,6)	5,3 (6,5)	31,1 (27,2)	15,2 (3,5)

2.3 ÉCHANTILLONNAGE ET MESURES

2.3.1 Mesures de recouvrement et de diversité végétale

Un inventaire floristique exhaustif des espèces végétales a été réalisé dans chaque UO. Ce dénombrement botanique a été réalisé dans les étages arbustif (< 1 m), herbacé et muscinal. Après l'identification, le recouvrement de chaque taxon était évalué visuellement. Cette méthode permettait de calculer le pourcentage de recouvrement (abondance) dans 4 m² pour un taxon donné. L'identification de la couverture végétale était faite à l'aide de guides d'identification de terrain et au niveau taxonomique le plus bas possible. Cette expérience comportait quatre périodes d'échantillonnage. La première, en 2005, avant les traitements sylvicoles (jour 0), la deuxième en 2005 après les traitements (jour 110), la troisième et quatrième en 2006 (jour 501) et 2007 (jour 801), respectivement. L'identification des espèces était faite par le même observateur pour un bloc donné. Le

dénombrement des taxons et leur abondance ont été utilisés pour le calcul des indices de biodiversité: Recouvrement moyen total en pourcentage (N) correspondant à l'abondance moyenne de toutes les espèces, la richesse spécifique (S) correspondant au dénombrement d'espèces différentes pour un échantillonnage, l'indice d'équitabilité de Pielou (J') qui permet d'estimer la répartition égale théorique pour l'ensemble des espèces et l'indice de Shannon-Wiener (H') qui mesure la diversité spécifique d'un milieu (Roberts et Zhu 2002).

2.3.2 Mesures de physiologie végétale

Trois espèces de plantes saines et non rougies ont été choisies à titre de bioindicateurs de la résilience végétale face aux perturbations sylvicoles. Ces bioindicateurs étaient l'épinette noire, le kalmia à feuilles étroites et le rhododendron du Labrador. Leurs réponses physiologiques étaient mesurées périodiquement. Pour les mesures de photosynthèse nette (Pn), le prélèvement d'une pousse de marcotte d'épinette noire (EPN) de moins de 1 m de hauteur et d'une pousse d'un plant de kalmia à feuilles étroites (KAL), les deux prélevées aléatoirement à l'intérieur de chacune des UE (S0, S1 et NP). Ces prélèvements ont été effectués lors des mêmes quatre périodes d'échantillonnage que celles des mesures de recouvrement (jour 0, jour 110, jour 501 et jour 801). La mesure de Pn était prise sur le feuillage sain de l'année en cours lors de journées ensoleillées afin d'être en condition de lumière saturante (densité de flux de photons utiles à la photosynthèse $> 1200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et autour du zénith solaire (entre 11:00h et 15:00h H.E.). Une lampe halogène placée à 30 cm au-dessus de la chambre foliaire était utilisée en cas de passages nuageux. La pousse mesurée était introduite dans la chambre à conifères de l'appareil portatif de mesures d'échanges gazeux (LI-COR-6400, LI-COR Biosciences, Inc., Lincoln USA). Les conditions à l'intérieur de la chambre étaient de 25°C, le débit de CO₂ était de 500 $\mu\text{mol/sec}$ et la référence de 400 PPM de CO₂.

La période de mesures avant perturbation (jour 0) différait des autres par le nombre de plants récoltés par bloc. Huit (8) pousses par bloc ont été ainsi mesurées, deux (2) EPN

et 2 KAL dans chacun des peuplements (DS et PM). Lors de trois périodes subséquentes (jour 110, jour 501 et jour 801), vingt-quatre (24) échantillons étaient prélevés, c'est-à-dire 8 échantillons par UE (8 dans S0, 8 dans S1 et 8 dans NP). Le prélèvement aléatoire des EPN et des KAL s'effectuait une espèce à la fois et ce, par bloc, par UE (S0-S1-NP) et dans un même bloc, les deux peuplements simultanément. Aussitôt récolté, le matériel végétal était mis dans un sac transparent avec un papier absorbant humidifié avec de l'eau et ce, pendant un maximum de 15 minutes avant la mesure. Des tests préliminaires ont permis d'établir que le temps écoulé dans ces conditions avant la prise de mesures de photosynthèse n'influait pas les taux de photosynthèses des bioindicateurs (résultats non montrés). Une série complète de mesures de P_n pour un bloc était faite à l'intérieur de 60 minutes, de sorte que l'effet des facteurs expérimentaux n'était pas confondu avec celui du temps écoulé entre les mesures.

Un sous-échantillon composé de dix aiguilles du plant ayant servi aux mesures de photosynthèse était ensuite congelé et conservé pour le calcul de la surface foliaire. La surface foliaire des EPN était obtenue par la formule du périmètre moyen, *sensu* la moyenne d'un nombre de coupes transversales maximales (>10) de l'aiguille multiplié par sa longueur moyenne. Pour le KAL deux feuilles ayant servi aux mesures de photosynthèse ont été numérisées pour déterminer la surface foliaire à l'aide du logiciel ImageJ développé par le *National Institute of Mental Health* (NIMH). Une fois la surface déterminée, tous les échantillons étaient séchés à 65 °C pendant 48 heures et ce, afin de déterminer la masse foliaire spécifique (MFS). Une MFS était obtenue par date de mesure et par traitement (NP-S0-S1). La MFS calculée a permis de déterminer la surface foliaire des EPN et des KAL contenue dans la chambre foliaire du LI-COR-6400. Les taux de P_n étaient ensuite recalculés avec les surfaces foliaires réelles de chaque échantillon mesuré. Aussi, pour la dernière date (jour 801), seulement la tige principale (tige non ramifiée) des plants de KAL était récoltée pour la mesure de P_n et ce, afin de réduire l'intervariabilité physiologique observée en condition de stress hydrique contrôlé (Annexe 1). Après l'échantillonnage d'échanges gazeux, dans chaque UE (S0, S1 et NP), le feuillage de l'année des marcottes d'EPN, ainsi que les pousses annuelles du KAL et du rhododendron du Labrador (RHO)

étaient récoltés aléatoirement pour une analyse du contenu foliaire en nutriments. La récolte de deux sous-échantillons de matériel végétal par UE a permis d'effectuer un examen composite des nutriments foliaires (N, P, K, Ca, Mg). Le feuillage de chacun des échantillons était ensuite séché dans une étuve à 65°C pendant 48 heures. L'analyse chimique du feuillage était réalisée sur 100 mg de matière sèche. Pour l'azote, la méthode kjeldahl était appliquée pour obtenir la quantité totale d'azote tandis que les autres nutriments (P, K, Ca, Mg) étaient directement dosés à la solution d'acide sulfurique diluée à l'aide d'un spectrophotomètre d'émission atomique au plasma (Dreyer 1994). L'ensemble des analyses chimiques des feuilles a été réalisé dans le laboratoire de chimie organique et inorganique de la Direction de la recherche forestière (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune).

2.4 ANALYSES STATISTIQUES

2.4.1 Analyses de variance

Deux approches statistiques ont été préconisées dans ce travail afin de bien cerner la réponse des peuplements dans le temps (avant et après les perturbations sylvicoles). D'une part, le recouvrement moyen des trois espèces indicatrices (EPN, KAL, RHO) et les indices de biodiversité (N, S, J' et H') ont été soumis à une analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (Quinn et Keough 2002). La parcelle principale était composée du type de peuplement (DS-PM), les microsites (S0_I-S0_S-S1_I-S1_S-NP) en sous-parcelles et par le facteur temps (jour 0, jour 110, jour 501 et jour 801) en sous-sous parcelle. De plus, afin de rencontrer les postulats de sphéricité de l'ANOVAR, trois matrices de variance-covariance (Unstructured (UN), Compound Symetry (CS) et Huynh-Feldt (HF)) ont été testées, la valeur la plus élevée des paramètres d'estimation d'Akaike (AIC) et Schwarz (BIC) permettait de choisir la matrice appropriée (Wolfinger et Chang 1995). Ainsi, pour le recouvrement des espèces indicatrices et les indices de biodiversité, la matrice utilisée était de type UN, sauf pour l'indice J', qui elle était de type CS. Des contrastes, *a priori*, ont été choisis pour décomposer en degrés simples de liberté l'effet des peuplements (P) sur celui

du temps (T), des microsites (M) et des traitements (Tr) lorsque les interactions P*T, P*M, Tr*P et P*M*T étaient significatives. Cette opération permettait de répondre au questionnement de la différence entre les peuplements (DS *versus* PM) à travers le temps (aux jours 0-110-501-801) et entre les microsites étudiés (NP-S0_I-S0_S-S1_I-S1_S). L'ANOVAR était faite avec la spécification REPEATED de la procédure MIXED du logiciel SAS 9.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

D'autre part, les variables physiologiques des bioindicateurs ont été soumises à une analyse de variance (ANOVA). Pour les variables de photosynthèse nette et de contenu en nutriments foliaires, un plan en tiroirs subdivisés (*split-split-plot*) a été utilisé. Afin d'évaluer l'effet avant-après des perturbations sylvicoles (Smith 2002), ce dernier comportait le facteur temps (jour 0, jour 110, jour 501, jour 801) en parcelle principale. En sous-parcelle se trouvait le type de peuplement (DS-PM) et en sous-sous-parcelles les traitements sylvicoles (S0-S1-NP). Des contrastes, *a priori*, ont été désignés pour décomposer en degrés simples de liberté l'effet des peuplements (P) sur celui du temps (T), et des traitements (Tr) lorsque les interactions P*T et Tr*P étaient significatives et ce, afin de bien cibler la différence entre les peuplements (DS *versus* PM) à travers le temps (aux jours 0-110-501-801) et entre les traitements étudiés (NP-S0-S1). L'analyse des données était faite avec la procédure REML du logiciel JUMP IN 7.0 de SAS (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

Afin de satisfaire les postulats de l'ANOVA, l'homogénéité de la variance de toutes les données a été vérifiée visuellement par la distribution des résidus (Devore et Peck 1994). Lorsque nécessaire, une transformation logarithmique ($\ln(x+1)$) ou de racine carrée (\sqrt{x}) a été utilisée pour améliorer l'homogénéité de la variance. Les moyennes issues de données transformées ont été ramenées à leur forme d'origine pour la présentation graphique des résultats. Un seuil de signification de 0,05 a été utilisé dans l'ensemble des analyses statistiques, excepté pour les contrastes de l'interaction P*M*T où le seuil retenu était de 0,01.

2.4.2 Analyses multidimensionnelles

Des analyses multidimensionnelles ont été utilisées pour déceler les différences floristiques entre les peuplements (DS-PM) et la variation dans chaque peuplement en fonction du temps. Ainsi, une matrice de similarité Bray-Curtis a été produite en transformant l'ensemble des données en racine quatrième (Bray et Curtis 1957). Ce calcul permettait d'homogénéiser l'ensemble des données en accordant le même poids mathématique aux espèces rares et aux espèces communes. Aussi, comme le suggèrent Clarke et Warwick (1994), les espèces apparues une seule fois dans la banque de données ont été retirées des analyses. Cette opération éliminait le bruit de fond occasionné par la présence d'un grand nombre de zéros dans la matrice de dissimilarité. Des assemblages d'espèces sous forme de cadrage multidimensionnel non-métrique par ordination ou *multidimensionnel scaling* (MDS) sont formés à partir de la matrice de dissimilarité. Ce type de graphique permet de visualiser les différences entre plusieurs groupes de données. La dissimilitude est en fonction de la distance entre les groupes. Ainsi, plus les groupes diffèrent entre eux, plus leur représentation spatiale est distante. La justesse de la représentation bidimensionnelle du MDS est quantifiée par les valeurs du stress de Kruskal (Quinn et Keough 2002). Plus la valeur est faible, plus la représentation bidimensionnelle est précise. À l'inverse, un stress de 0,3 désigne une représentation bidimensionnelle aléatoire du cadrage multidimensionnel (Clarke et Warwick 1994). Les MDS utilisés dans la présente étude servent comme indicateurs descriptifs de la fluctuation de la communauté végétale et sont en complémentarité avec les indices unidimensionnels de biodiversité. L'ensemble des matrices et des MDS a été produit avec le logiciel PRIMER version 5.2.2 pour Windows (PRIMER-E Ltd, Lutton, UK). Aucun seuil de signification n'a été attribué aux matrices de dissimilarité.

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

3.0 RÉSULTAT

3.1 RECOUVREMENT, INVENTAIRE VÉGÉTAL ET INDICES DE BIODIVERSITÉ

3.1.1 Recouvrement moyen des espèces bioindicatrices

L'interaction Peuplement*Microsite (P*M) s'est avérée significative pour le pourcentage de recouvrement de l'EPN et du RHO (Tableau 2). L'analyse de contrastes a permis de constater un pourcentage de recouvrement significativement supérieur dans les NP des PM (Fig. 3A). Toutefois, le pourcentage de recouvrement du RHO dans les microsites à moindre intensité (S0_i) est stimulé significativement dans les DS (Fig. 3E). Le recouvrement d'EPN s'est également avéré hautement significatif dans l'interaction Peuplement*Temps (P*T) (Tableau 2). À l'intérieur de cette interaction, les contrastes ont montré qu'avant l'application des traitements sylvicoles (jour 0), le recouvrement de l'EPN était significativement supérieur dans les PM et que l'application des traitements sylvicoles a amoindri cet écart (Fig. 3B). D'autre part, le recouvrement du KAL et du RHO était significatif dans l'interaction Microsite*Temps (M*T) (Tableau 2). Pour ces deux espèces, le recouvrement dans le microsite S0_i était de 0,3% au jour 110 et une augmentation d'environ 1% a été observée au jour 501. À partir de cette date, les valeurs de recouvrement sont comparables à celles retrouvées dans les NP pour les KAL et supérieures dans le cas des RHO (Fig. 3D-F). Par ailleurs, le pourcentage de recouvrement des KAL était significativement supérieur dans les DS de 0,5 %, cette différence entre les peuplements n'a pas été affectée par l'application des traitements sylvicoles (Tableau 2, Fig. 3C).

Tableau 2. Sommaire de l'ANOVAR (valeurs de P et résultats du test de Fischer (F)) sur le recouvrement moyen de l'épinette noire (EPN), le kalmia à feuilles étroites (KAL) et le rhododendron du Labrador (RHO). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.

Source de Variation	<i>d.l.n.</i>	<i>d.l.d.</i>	EPN ^a		KAL ^a		RHO ^a	
			<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Bloc	5	5	0,76	0,6144	1,14	0,4447	0,88	0,5536
Peuplement (P)	1	5	3,26	0,1306	6,57	0,0505	1,85	0,2318
Microsite (M)	4	40	0,56	0,6936	9,68	<0,0001	8,03	<0,0001
P*M	4	40	2,51	0,0567	0,30	0,8793	6,54	0,0004
P vs NP	[1]	–	6,49	0,0111	–	–	3,64	0,0571
P vs S0I	[1]	–	3,95	0,0473	–	–	7,96	0,0050
P vs S0S	[1]	–	2,36	0,1247	–	–	1,68	0,1958
P vs S1I	[1]	–	3,87	0,0496	–	–	2,94	0,0872
P vs S1S	[1]	–	4,75	0,0298	–	–	2,02	0,1562
Temps (T)	3	510	4,86	0,0024	1,22	0,3002	33,42	<0,0001
P*T	3	510	12,35	<0,0001	2,37	0,0699	0,20	0,8946
P vs jour 0	[1]	–	39,45	<0,0001	–	–	–	–
P vs jour 110	[1]	–	0,26	0,6071	–	–	–	–
P vs jour 501	[1]	–	0,04	0,8423	–	–	–	–
P vs jour 801	[1]	–	1,37	0,2427	–	–	–	–
M*T	12	510	0,84	0,6067	2,36	0,0058	2,34	0,0063
P*M*T	12	510	1,43	0,1484	0,90	0,5486	1,39	0,1652

^a = Transformation racine carrée (\sqrt{x}). *d.l.n.* = Degrés de liberté au numérateur. *d.l.d.* = Degrés de liberté au dénominateur. [1] = Contrastes.

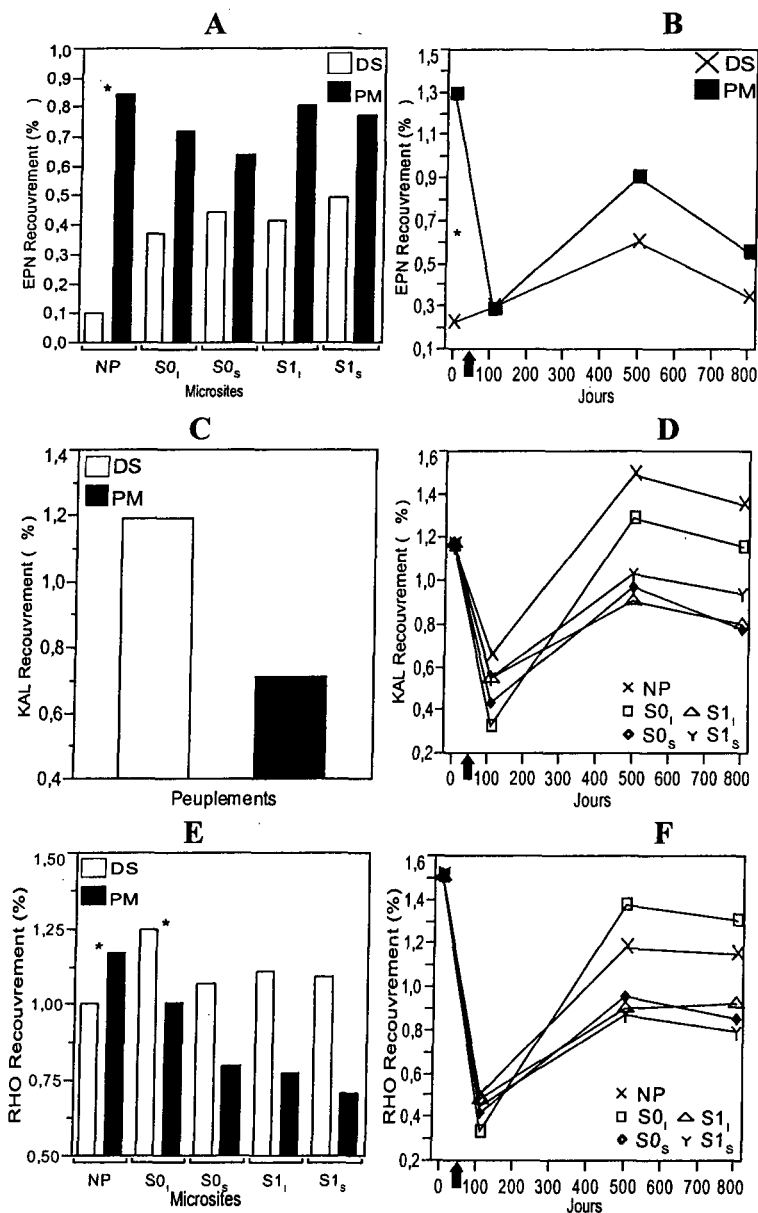


Figure 3. Pourcentage moyen de recouvrement pour EPN, KAL et RHO en fonction des Microsites (NP= non-perturbé, S0_i= intersentier de débardage, S0_s= sentier de débardage, S1_i= intersillon de scarifiage, S1_s= sillon de scarifiage) (A-E), des Jours (jour 0, jour 110, jour 501 et jour 801) (B-D-F) et des Peuplements (DS= dénudé sec, PM= pessière à mousses) (C). Chaque colonne ou point représente la moyenne des unités d'observation (UO) obtenue pour les six blocs échantillonnés entre les années 2005 et 2007; n= 72 pour NP-S0_i-S0_s-S1_i-S1_s par Peuplement dans A-E; n= 90 aux jours 0-110-501-801 par Peuplement dans B; n=360 par Peuplement dans C; n= 36 pour NP-S0_i-S0_s-S1_i-S1_s aux jours 0-110-501-801 dans D-F. L'astérisque désigne une différence significative pour les contrastes de l'interaction P*T et P*M. ↑= Application des traitements sylvicoles.

3.1.2 Inventaire végétal des espèces de plantes vasculaires et bryophytes et lichens.

Cinquante-quatre (54) taxons ont été identifiés pour l'ensemble des échantillonnages effectués entre les années 2005 et 2007, dont quarante-et-un (41) espèces vasculaires dans l'étage arbustif et herbacé et treize (13) espèces de bryophytes et lichens dans l'étage muscinal. De cet inventaire, des taxons tels *Aralia racemosa*, *Equisetum* spp., *Lycopodium lucidulum*, *Maianthemum stellatum*, *Populus* spp. et *Trientalis borealis* n'étaient pas présents dans les DS. Tandis que pour les PM, une seule espèce n'a pas été inventoriée, soit le *Lycopodium clavatum* (Tableau 3). D'autres taxons comme l'*Alnus rugosa*, le *Galium* spp., le *Sorbus americana* et le *Viburnum nudum* var. *cassinoides* ne sont présents que lors de la deuxième date d'échantillonnage (jour 110) et absents les dates subséquentes. Cette dynamique est plus fréquente dans les DS que dans les PM (Tableau 3). De manière générale, au jour 0, le pourcentage de recouvrement moyen total des unités d'observation était équivalent entre les peuplements, soit de 120 et 116% respectivement dans les DS et les PM (Tableau 3). Toutefois, étant donné l'intensité de perturbations supérieures dans les PM (Tableau 1), leur recouvrement est inférieur dans ces peuplements, les valeurs étant au jour 801 de 53% comparativement à 77% pour les DS. En outre, l'application des traitements sylvicoles semble avoir affecté particulièrement des espèces de bryophytes et lichens. Ainsi, lors de la dernière date d'échantillonnage (jour 801), des espèces de lichens comme la *Cladonia stellaris* dans les DS ou des espèces de mousses comme le *Pleurozium schreberi* ont perdu près de 50% de leur recouvrement initial (Tableau 3).

Tableau 3. Pourcentage de recouvrement moyen avant (jour 0) et après perturbations (jours 110, 501 et 801) de toutes les espèces inventoriées dans les DS et les PM des six blocs expérimentaux entre les années 2005 et 2007.

Espèces inventoriées	Dénudé sec (DS)				Pessière à mousses (PM)			
	Recouvrement moyen (%)				Recouvrement moyen (%)			
Plantes vasculaires	jour 0	jour 110	jour 501	jour 801	jour 0	jour 110	jour 501	jour 801
<i>Abies balsamea</i>	0,28	0,02	0,00	0,00	0,00	0,23	0,02	0,04
<i>Alnus rugosa</i>	0,00	0,37	0,00	0,00	0,83	0,58	0,43	0,52
<i>Amelanchier canadensis</i>	0,28	0,36	0,31	0,80	0,28	0,12	0,08	0,09
<i>Aralia racemosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01
<i>Betula alleghaniensis</i>	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,22	0,01	0,03
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	1,83	1,84	0,44	0,86	0,00	0,64	0,00	0,00
<i>Clintonia borealis</i>	0,03	0,10	0,27	0,37	1,39	0,10	0,66	1,01
<i>Coptis trifolia groenlandica</i>	0,13	0,14	0,14	0,14	1,52	0,09	0,14	0,16
<i>Cornus canadensis</i>	0,44	0,33	0,22	0,08	3,73	0,59	1,60	1,61
<i>Dryopteris</i> spp.	0,00	0,18	0,08	0,01	0,00	0,01	0,09	0,08
<i>Epigaea repens</i>	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
<i>Equisetum</i> spp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,01
<i>Galium</i> spp.	0,00	0,42	0,00	0,00	0,06	0,00	0,04	0,02
<i>Gaultheria hispidula</i>	0,11	0,43	0,50	0,04	3,90	1,40	1,78	2,21
<i>Gramineae</i> spp.	0,00	1,16	0,16	0,10	1,17	2,33	0,38	1,03
<i>Kalmia angustifolia</i>	12,89	3,36	8,82	10,39	3,29	1,26	3,54	2,58
<i>Kalmia polifolia</i>	0,00	0,26	0,07	0,13	0,00	0,06	0,08	0,04
<i>Lycopodium obscurum</i>	0,00	0,01	0,00	0,00	0,13	0,00	0,01	0,00
<i>Linnaea borealis longiflora</i>	0,00	0,01	0,00	0,00	0,06	0,04	0,00	0,01
<i>Lycopodium inundatum</i>	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,04	0,13	0,08
<i>Lycopodium clavatum</i>	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Lycopodium lucidulum</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22	0,00	0,00	0,00
<i>Maianthemum canadense</i>	0,00	0,36	0,09	0,06	0,06	0,10	0,14	0,18
<i>Maianthemum stellatum</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
<i>Nemopanthus mucronatus</i>	0,00	0,48	0,11	0,00	0,00	0,12	0,00	0,00
<i>Osmunda claytoniana</i>	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,68	0,01	0,00
<i>Oxalis montana</i>	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
<i>Picea mariana</i>	0,61	2,40	2,43	1,26	8,33	1,42	2,72	2,38
<i>Pinus banksiana</i>	0,00	0,07	0,00	0,03	0,00	0,07	0,01	0,03
<i>Populus</i> spp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,07	0,44
<i>Rhododendron groenlandicum</i>	10,00	1,72	6,27	7,90	7,71	1,73	3,00	5,96
<i>Rubus chamaemorus</i>	0,00	0,01	0,88	0,18	0,00	0,01	0,28	0,43
<i>Rubus pubescens</i>	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01
<i>Salix</i> spp.	0,28	0,00	0,23	0,71	0,06	0,11	0,22	0,24
<i>Sorbus americana</i>	0,00	0,09	0,00	0,00	0,06	0,11	0,16	0,03
<i>Trientalis borealis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00

Suite Tableau 3

<i>Vaccinium angustifolium</i>	0,06	0,80	7,21	7,50	0,11	0,43	1,64	3,27
<i>Vaccinium myrtilloides</i>	9,39	1,42	0,74	2,47	2,22	0,62	0,61	0,94
<i>Vaccinium oxycoccos</i>	0,06	0,00	0,00	0,34	0,02	0,00	0,06	0,00
<i>Viburnum nudum var. cassinoides</i>	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00
<i>Viola spp.</i>	0,00	0,01	0,06	0,00	0,00	0,02	0,00	0,06
Bryophytes et lichens								
<i>Cladonia uncialis</i>	0,06	1,97	0,08	0,00	0,00	0,11	0,06	0,00
<i>Cladonia cornuta</i>	0,00	0,04	0,40	2,20	0,00	0,74	0,00	0,00
<i>Cladonia mitis</i>	0,28	0,27	1,11	0,20	0,00	0,29	0,72	0,00
<i>Cladonia rangiferina</i>	6,72	0,84	3,32	2,60	0,41	0,30	0,10	0,18
<i>Cladonia stellaris</i>	51,50	4,70	28,66	23,00	0,00	1,49	2,69	0,18
<i>Climacium dendroides</i>	0,00	0,04	0,06	0,00	1,33	0,28	0,33	0,07
<i>Dicranum spp.</i>	0,83	0,62	0,42	0,07	1,94	0,83	1,78	0,73
<i>Hylocomium splendens</i>	1,00	3,37	0,00	0,00	1,39	0,77	1,89	0,91
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	0,00	1,71	1,07	1,21	18,78	4,60	9,91	4,49
<i>Pleurozium schreberi</i>	18,72	8,80	19,40	11,73	33,28	6,41	24,69	16,98
<i>Peltigera canina</i>	0,00	0,57	0,01	0,00	0,00	0,24	0,00	0,00
<i>Polytrichum spp.</i>	0,00	0,36	0,01	0,03	0,00	0,11	0,04	0,10
<i>Sphagnum spp.</i>	4,44	1,18	2,19	2,40	23,78	2,70	3,63	5,54
Recouvrement total (%)	119,94	40,88	85,82	76,82	116,11	32,18	63,80	52,69

3.1.3 Indices de biodiversité

À l'exception de l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H'), tous les indices de biodiversité se sont avérés significatifs (Tableau 4). Pour le recouvrement moyen (N), l'interaction Peuplement*Microsite*Temps ($P*M*T$) est significative. Les contrastes révèlent une différence entre le recouvrement moyen des DS et des PM au jour 801 pour les microsites ayant subi une récolte de la matière ligneuse ($S0_1$ et $S0_5$) (Tableau 4, Fig. 4A). Les indices de richesse spécifique (S) et l'indice de Pielou (J') sont significativement différents dans l'interaction Peuplement*Temps ($P*T$) (Tableau 4). À l'intérieur de cette interaction et avant l'application des traitements sylvicoles (jour 0), les contrastes ont révélé que S était significativement supérieur dans les PM et que l'écart initial entre les peuplements est atténué après l'application des traitements sylvicoles, la différence entre les peuplements étant moins prononcée après perturbations (Fig. 4B). Par ailleurs, dans les DS l'augmentation de S entre les jours 0 et 110 était de l'ordre de 132%. Une inversion de cette tendance a toutefois été observée aux jours 501 et 801 (Fig. 4B). Dans l'interaction Microsite*Temps ($M*T$), le microsite $S0_5$ présente l'indice de richesse le plus bas et ce, sans égard au type de peuplement et pour les trois dates suivant les traitements sylvicoles (Fig. 4C). L'interaction Peuplement*Microsite ($P*M$) pour l'indice J' , montre un avantage en faveur des PM pour les microsites ayant subi les perturbations les plus intenses ($S0_5$ et $S1_5$) (Tableau 4, Fig. 4D). De plus, tout au long de l'étude, la variation de l'indice de Pielou reste équivalente entre les peuplements (Fig. 4E).

Tableau 4. Sommaire de l'ANOVAR (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) sur le recouvrement moyen total (N), la richesse spécifique (S), l'indice d'équitabilité de Pielou (J') et l'indice de diversité de Shanon-Wiener (H'). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.

Source de Variation	d.l.n.	d.l.d.	N		S		J'		H'	
			F	P	F	P	F	P	F	P
Bloc	5	5	0,85	0,5676	2,42	0,1767	2,95	0,1302	1,62	0,3051
Peuplement (P)	1	5	4,72	0,0820	1,90	0,2267	1,10	0,3417	1,66	0,2543
Microsite (M)	4	40	72,34	<0,0001	5,13	0,0020	5,32	0,0016	1,30	0,2855
P*M	4	40	7,16	0,0002	1,68	0,1745	3,73	0,0113	1,53	0,2130
(DS vs PM) NP	[1]	—	2,16	0,1420	—	—	1,69	0,1948	—	—
(DS vs PM) S01	[1]	—	9,76	0,0019	—	—	1,28	0,2585	—	—
(DS vs PM) S05	[1]	—	5,71	0,0172	—	—	3,91	0,0486	—	—
(DS vs PM) S11	[1]	—	5,07	0,0248	—	—	1,04	0,3078	—	—
(DS vs PM) S15	[1]	—	5,39	0,0206	—	—	6,26	0,0127	—	—
Temps (T)	3	510	85,98	<0,0001	16,42	<0,0001	3,10	0,0266	0,59	0,6204
P*T	3	510	4,55	0,0037	7,85	<0,0001	3,03	0,0292	0,48	0,6937
(DS vs PM) jour 0	[1]	—	0,20	0,6525	17,58	<0,0001	1,95	0,1636	—	—
(DS vs PM) jour 110	[1]	—	4,93	0,0267	0,59	0,4424	2,12	0,1457	—	—
(DS vs PM) jour 501	[1]	—	5,79	0,0165	0,72	0,3954	1,05	0,3055	—	—
(DS vs PM) jour 801	[1]	—	7,24	0,0074	1,94	0,1644	2,34	0,1284	—	—
M*T	12	510	17,25	<0,0001	1,86	0,0367	1,14	0,3244	0,92	0,5311
P*M*T	12	510	2,13	0,0141	1,22	0,2652	1,25	0,2484	1,26	0,2418
(DS vs PM) NP*jour 0	[1]	—	0,09	0,7689	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) NP*jour 110	[1]	—	3,48	0,0627	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S01*jour 110	[1]	—	9,39	0,0023	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S05*jour 110	[1]	—	3,02	0,0827	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S11*jour 110	[1]	—	5,52	0,0192	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S15*jour 110	[1]	—	3,37	0,0669	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) NP*jour 501	[1]	—	1,27	0,2595	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S01*jour 501	[1]	—	3,66	0,0564	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S05*jour 501	[1]	—	6,84	0,0092	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S11*jour 501	[1]	—	5,29	0,0218	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S15*jour 501	[1]	—	7,59	0,0061	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) NP*jour 801	[1]	—	2,27	0,1326	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S01*jour 801	[1]	—	15,09	0,0001	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S05*jour 801	[1]	—	6,51	0,0110	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S11*jour 801	[1]	—	3,29	0,0702	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) S15*jour 801	[1]	—	3,64	0,0570	—	—	—	—	—	—

d.l.n. = Degrés de liberté au numérateur. d.l.d. = Degrés de liberté au dénominateur. [1] = Contrastes.

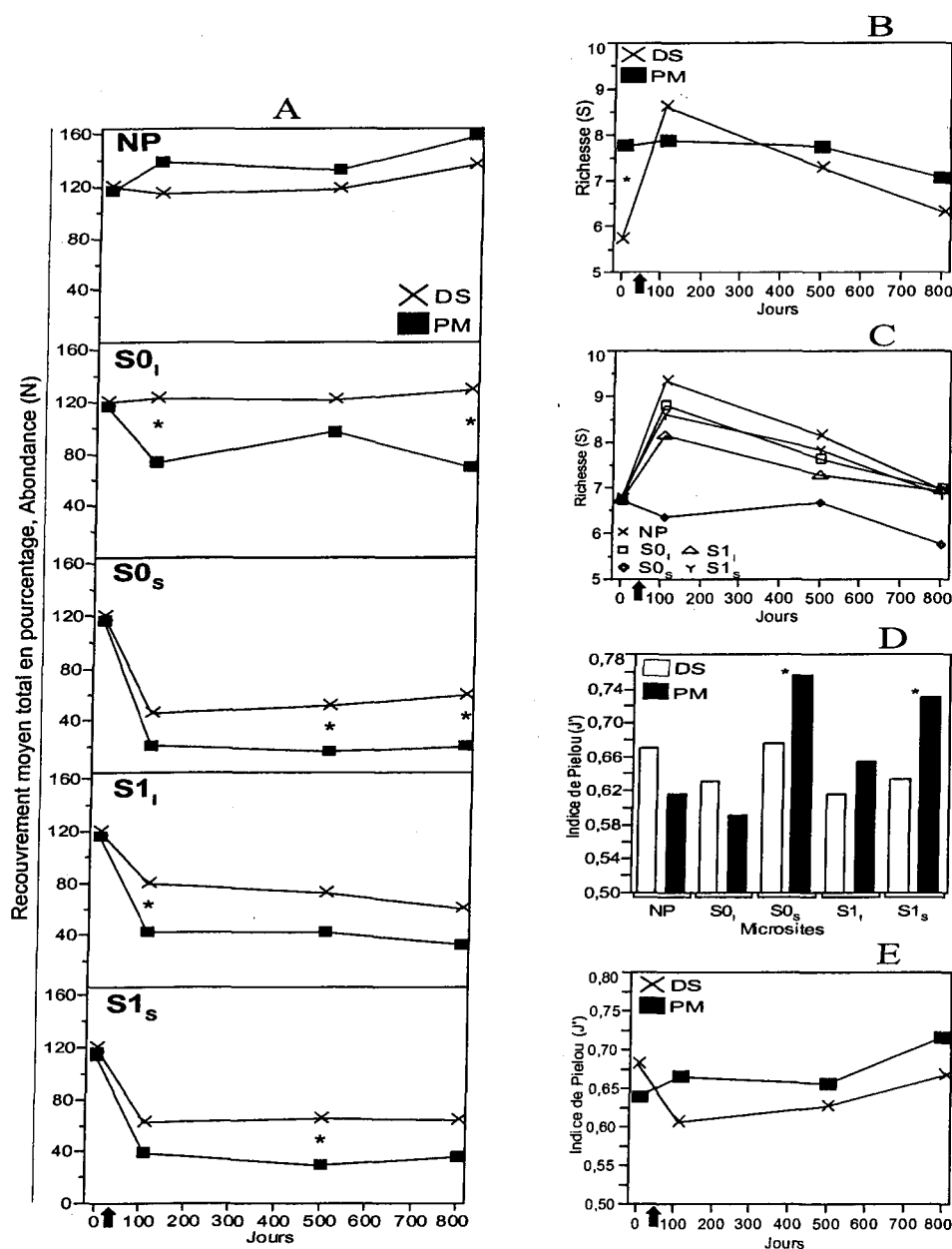


Figure 4. Variabilité des indices de biodiversité en fonction des Jours (B-C-E), des Microsites (D) et des Jours*Peuplements (A). Chaque colonne ou point représente la moyenne des unités d'observation (UO) obtenue pour les six blocs échantillonnés entre les années 2005 et 2007; $n = 9-18-18-15$ aux jours 0-110-501-801 pour NP-S0_I-S0_S-S1_I-S1_S dans chaque Peuplement dans A; $n = 90-45-90-75$ aux jours 0-110-501-801 par Peuplement dans B-E; $n = 18-36-36-35$ aux jours 0-110-501-801 pour NP-S0_I-S0_S-S1_I-S1_S dans C; $n = 60$ pour NP-S0_I-S0_S-S1_I-S1_S par Peuplement dans D. L'astérisque représente une différence significative pour les contrastes réalisés dans l'interaction P*M, P*T et P*M*T. Voir la correspondance des signes et des abréviations à la Figure 3.

3.2 ASSEMBLAGE DES ESPÈCES

Le cadrage multidimensionnel des peuplements (DS+PM) montre deux agglomérations de points distinctes; la première, dans l'espace supérieur du cadrage est composée des points des DS et la deuxième, dans l'espace inférieur du cadrage est composée majoritairement des points des PM (Fig. 5A). Également, la réponse du peuplement en fonction du temps diffère sensiblement entre les DS et les PM. Une grande variation entre les jours 0 et 110 peut être observée dans les DS, cette dispersion spatiale diminue aux jours 501 et 801, les points semblent converger à des valeurs obtenues au jour 0 (Fig. 5B). Cette tendance est moins marquée pour les PM où la distance des points aux jours 110, 501 et 801 semble être plus homogène (Fig. 5C).

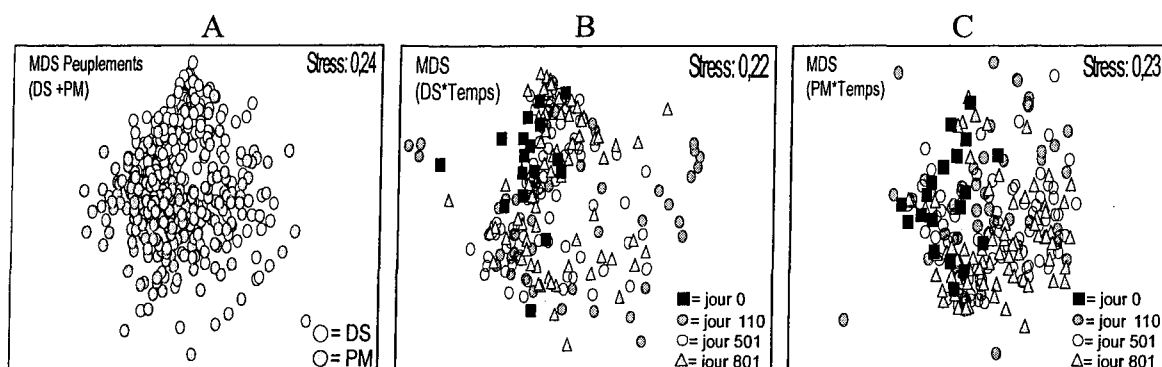


Figure 5. Cadrage multidimensionnel non-métrique (MDS) du recouvrement moyen des espèces inventoriées entre les années 2005 et 2007, en fonction des deux peuplements combinés (A), des DS en fonction du temps (B) et des PM en fonction du temps (C). $n = 300$ par peuplement dans A; $n = 180-90-180-150$ aux jours 0-110-501-801 pour DS dans B et pour PM dans C.

3.3 RÉPONSES PHYSIOLOGIQUES

3.3.1 Concentration foliaire des EPN

À l'exception du calcium (Ca), chacun des nutriments foliaires pour l'EPN est influencé par le dispositif (Tableau 5). L'interaction Peuplement*Temps (P*T) est significative et les contrastes réalisés montrent que la concentration de N est plus élevée dans les PM que dans les DS et ce, pour les trois dates après perturbation (Fig. 6A). Également, l'effet Traitement*Temps (Tr*T) est observé pour le N et pour le P (Tableau 5). La concentration de ces deux nutriments est significativement supérieure dans les zones ayant subi les traitements sylvicoles (S0 et S1) et cette différence se maintient dans le temps (Fig. 6B-D). Dans l'interaction Traitement*Peuplement (Tr*P), seule la concentration en potassium (K) est sortie significative et s'avère être plus élevée dans les NP des PM. Par contre, l'application de traitements sylvicoles diminue la différence entre les peuplements (Tableau 5, Fig. 6E). Ce n'est pas le cas pour les autres nutriments car l'avantage initial des PM se maintient après l'application des traitements sylvicoles (Fig. 6A-C-F).

Tableau 5. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) pour la concentration foliaire en nutriments (N, P, K, Ca, Mg) pour l'épinette noire (EPN). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.

Source de Variation	d.l.n.	d.l.d.	Azote (N) ^a		Phosphore (P) ^a		Potassium (K) ^a		Calcium (Ca) ^a		Magnesium (Mg) ^a	
			F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Bloc	5	8	0,23	0,9394	1,72	0,2367	0,22	0,9423	0,60	0,7029	1,30	0,3533
Temps (T)	3	8	6,98	0,0127	23,43	0,0003	7,23	0,0115	5,14	0,0286	1,30	0,3401
Peuplement (P)	1	13	34,19	<0,0001	14,95	0,0019	5,33	0,0380	0,01	0,9066	5,59	0,0343
P*T	3	13	3,19	0,0593	1,18	0,3567	0,58	0,6388	1,35	0,3003	1,36	0,2988
(DS vs PM) jour 0	[1]	—	1,81	0,2010	—	—	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) jour 110	[1]	—	5,01	0,0433	—	—	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) jour 501	[1]	—	25,85	0,0002	—	—	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) jour 801	[1]	—	8,55	0,0118	—	—	—	—	—	—	—	—
Traitement (Tr)	2	52	5,71	0,0058	12,84	<0,0001	1,27	0,2904	0,79	0,4596	2,68	0,0781
Tr*T	6	52	3,38	0,0069	5,72	0,0001	0,77	0,5964	0,39	0,8819	1,04	0,4096
Tr*P	2	52	0,44	0,6436	0,84	0,4367	6,75	0,0025	0,33	0,7225	0,54	0,5849
NP (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	15,60	0,0005	—	—	—	—
S0 (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	0,87	0,3609	—	—	—	—
S1 (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	0,82	0,3738	—	—	—	—
Tr*P*T	6	52	0,85	0,5400	1,39	0,2357	1,93	0,0937	1,48	0,2041	0,88	0,5145

^a = Transformation logarithmique (ln(x+1)). d.l.n. = Degrés de liberté au numérateur. d.l.d. = Degrés de liberté au dénominateur. [1] = Contrastes.

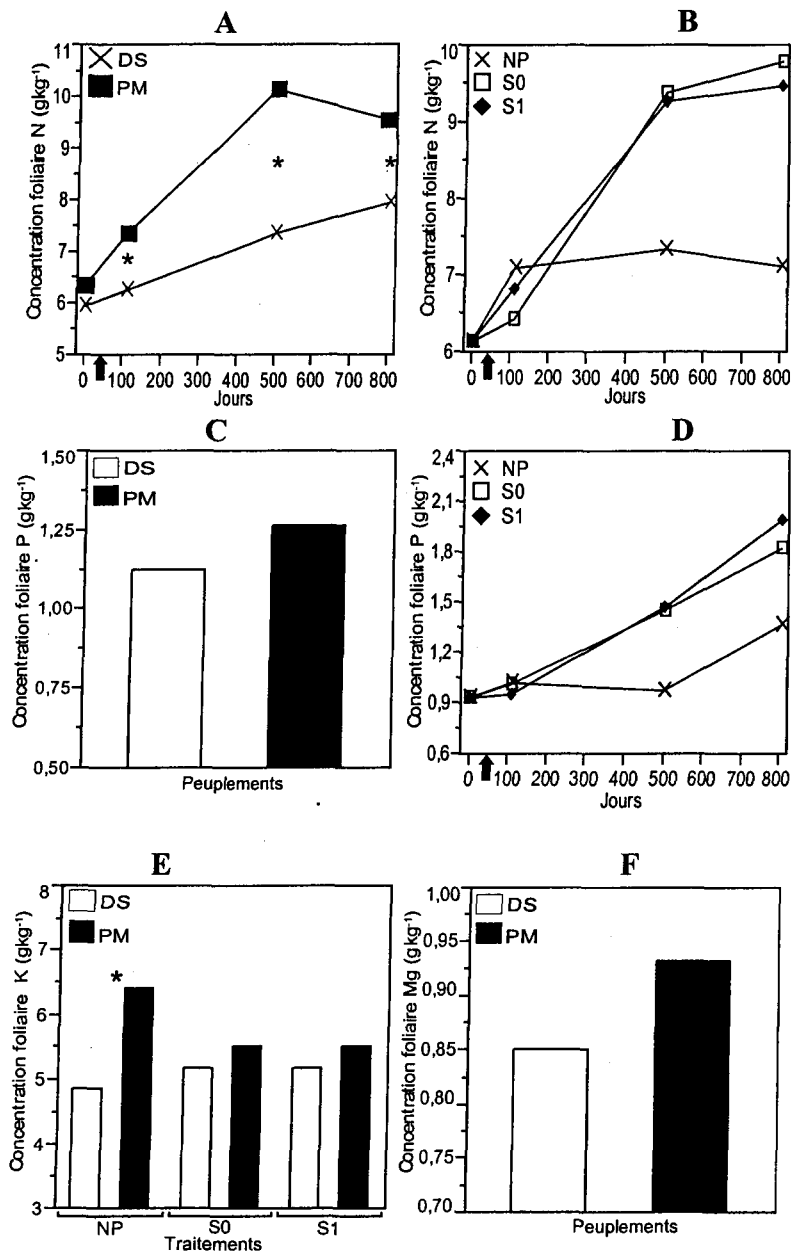


Figure 6. Concentration foliaire moyenne des nutriments de l'EPN en fonction des Peuplements (A-C-F), des Traitements (S0= CPRS, S1= CPRS+Scarifiage et NP= Non Perturbé) (E) et des Jours (B-D). Chaque colonne ou point représente la moyenne du feuillage annuel obtenue pour les six blocs échantillonnés entre les années 2005 et 2007; n= 51 par Peuplement dans A-C-F; n= 12-6-8-8 aux jours 0-110-501-801 pour NP-S0-S1 dans B-D; n= 17 pour NP-S0-S1 par Peuplement dans E. L'astérisque représente une différence significative pour les contrastes réalisés dans l'interaction P*T et Tr*P. ↑= Application des traitements sylvicoles.

3.3.2 Concentration foliaire des KAL

Une différence significative pour l'effet Peuplement (P) montre que la concentration foliaire de N était de 8% supérieure dans les PM (Tableau 6, Fig. 7A). Également, l'interaction Traitement*Peuplement (Tr*P) a révélé que la concentration de Mg était supérieure dans les NP des PM, cependant cet écart entre les peuplements diminue dans les zones ayant subi un traitement sylvicole (S0 et S1) (Tableau 6, Fig. 7F). Ce n'est pas le cas pour le Ca où l'analyse de contrastes ne décèle pas de différence significative entre les peuplements étudiés (Tableau 6, Fig. 7D). Les résultats de la teneur en P, Ca et Mg se sont avérées significatives dans l'interaction Traitement*Temps (Tr*T) et la différence entre NP et les traitements S0 et S1 au jour 801 semble être équivalente pour le P, supérieure pour le Ca et inférieure pour le Mg (Fig. 7B-E-G). La concentration en K dans la triple interaction Traitement*Peuplement*Temps (Tr*P*T) et a révélé globalement que l'application des traitements sylvicoles affecte peu la concentration foliaire en K des KAL provenant notamment des DS (Fig. 7C).

Tableau 6. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) pour la concentration foliaire en nutriments (N, P, K, Ca, Mg) pour le kalmia à feuilles étroites (KAL). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.

KAL												
Source de Variation	<i>d.l.n.</i>	<i>d.l.d.</i>	Azote (N) ^a		Phosphore (P) ^a		Potassium (K) ^a		Calcium (Ca) ^a		Magnesium (Mg) ^a	
			<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Bloc	5	8	2,25	0,1473	1,95	0,1905	3,34	0,0636	3,56	0,0545	1,09	0,4320
Temps (T)	3	8	22,24	0,0003	52,82	<0,0001	19,69	0,0005	9,55	0,0051	0,47	0,7133
Peuplement (P)	1	13	6,76	0,0220	0,56	0,4686	5,18	0,0405	0,05	0,8283	0,44	0,5198
P*T	3	13	1,50	0,2610	1,34	0,3047	1,65	0,2262	2,10	0,1494	1,13	0,3714
Traitement (Tr)	2	52	2,40	0,1003	2,24	0,1171	3,26	0,0463	0,72	0,4914	8,88	0,0005
Tr*T	6	52	0,74	0,6178	2,41	0,0394	0,80	0,5715	4,34	0,0013	2,55	0,0309
Tr*P	2	52	0,03	0,9687	1,97	0,1504	2,18	0,1238	3,12	0,0525	4,52	0,0156
NP (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	—	—	1,43	0,2390	6,24	0,0168
S0 (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	—	—	0,64	0,4271	0,78	0,3827
S1 (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	—	—	2,28	0,1394	0,03	0,8661
Tr*P*T	6	52	0,22	0,9701	2,12	0,0667	2,97	0,0144	1,17	0,3366	1,32	0,2649

^a = Transformation logarithmique (ln(x+1)). *d.l.n.* = Degrés de liberté au numérateur. *d.l.d.* = Degrés de liberté au dénominateur. [1] = Contrastes.

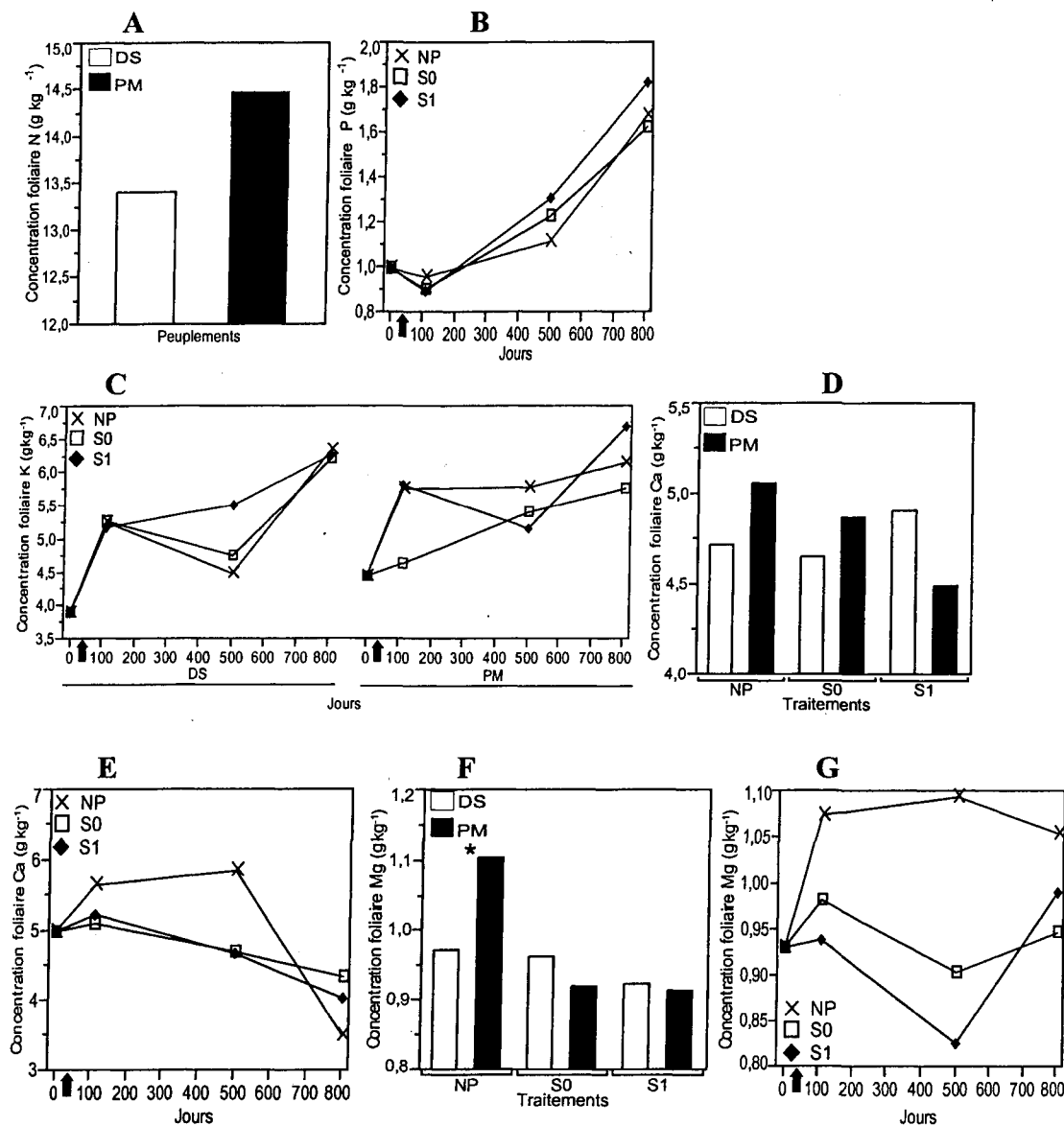


Figure 7. Concentration foliaire moyenne des nutriments du KAL en fonction des Peuplements (A), des Traitements (D-F), des Jours (B-E-G) et des Jours*Peuplements (C). Chaque colonne ou point représente la moyenne du feuillage annuel obtenue pour les six blocs échantillonnés entre les années 2005 et 2007; $n = 51$ par Peuplement dans A; $n = 12-6-8-8$ aux jours 0-110-501-801 pour NP-S0-S1 dans B-E-G; $n = 17$ pour NP-S0-S1 par Peuplement dans D-F; $n = 6-3-4-4$ aux jours 0-110-501-801 pour NP-S0-S1 et par Peuplement dans C. L'astérisque représente une différence significative pour les contrastes réalisés dans l'interaction Tr*P. Voir la correspondance des signes et des abréviations à la Figure 6.

3.3.3 Concentration foliaire des RHO

Les résultats des concentrations en nutriments pour le RHO se sont tous avérés significatifs (Tableau 7). L'effet Peuplement (P) a révélé que la concentration de N était supérieure de 9% dans les PM, cette différence n'étant pas influencée par le temps, ni par les traitements (Tableau 7, Fig. 8A). L'interaction Peuplement*Temps (P*T) a révélé qu'avant les traitements sylvicoles la concentration de P était supérieure dans les PM et que l'application des traitements augmente la teneur en P. En effet, dans les DS la concentration foliaire en P a doublé entre le jour 0 et le jour 801 (Fig. 8B). La concentration de K s'est révélée significative dans l'interaction Traitement*Peuplement (Tr*P) (Tableau 7). L'analyse de contrastes effectuée à l'intérieur de l'interaction Tr*P montre une teneur en K supérieure dans les zones NP des PM, l'application des traitements sylvicoles ayant la capacité d'atténuer la différence de K entre les peuplements étudiés (Fig. 8C). Dans l'interaction Traitement*Peuplement*Temps (Tr*P*T) pour le Ca et dans l'interaction Tr*T dans le cas du Mg l'effet est significatif (Tableau 7). Globalement, la figure 8 D-E montre qu'au jour 801 l'absorption de Ca et de Mg était peu affectée par les traitements appliqués, la teneur foliaire de ces éléments étant près des valeurs des NP et ce, dans les deux peuplements étudiés.

Tableau 7. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) pour la concentration foliaire en nutriments (N, P, K, Ca, Mg) pour le rhododendron du Labrador (RHO). Les caractères en gras indiquent un effet significatif.

RHO												
Source de Variation	d.l.n.	d.l.d.	Azote (N) ^a		Phosphore (P) ^a		Potassium (K) ^a		Calcium (Ca) ^a		Magnesium (Mg) ^a	
			F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Bloc	5	5	0,37	0,8512	0,18	0,9582	0,14	0,9761	1,83	0,262	0,62	0,6955
Temps (T)	3	5	6,74	0,033	9,70	0,0158	21,78	0,0027	15,87	0,0055	1,12	0,4248
Peuplement (P)	1	10	9,58	0,0114	0,63	0,4466	0,64	0,4415	0,06	0,8168	1,16	0,3074
P*T	3	10	3,40	0,0617	8,60	0,0040	2,83	0,0928	0,53	0,6727	1,61	0,2485
(DS vs PM) jour 0	[1]	—	—	—	11,20	0,0074	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) jour 110	[1]	—	—	—	1,43	0,2589	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) jour 501	[1]	—	—	—	0,75	0,4067	—	—	—	—	—	—
(DS vs PM) jour 801	[1]	—	—	—	12,47	0,0054	—	—	—	—	—	—
Traitement (Tr)	2	40	0,63	0,5365	0,26	0,7752	0,29	0,7492	4,86	0,0129	16,15	<0,0001
Tr*T	6	40	1,76	0,1329	0,62	0,7099	0,54	0,7719	3,60	0,006	5,43	0,0004
Tr*P	2	40	2,94	0,0642	1,52	0,2312	4,36	0,0194	1,40	0,2595	2,54	0,0916
NP (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	6,54	0,0162	—	—	—	—
SO (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	0,03	0,8544	—	—	—	—
S1 (DS vs PM)	[1]	—	—	—	—	—	0,34	0,5641	—	—	—	—
Tr*P*T	6	40	0,66	0,6835	0,82	0,5630	1,63	0,1647	3,08	0,0141	2,86	0,0207

^a=Transformation logarithmique (ln(x+1)). d.l.n.= Degrés de liberté au numérateur. d.l.d.= Degrés de liberté au dénominateur. [1] = Contrastes.

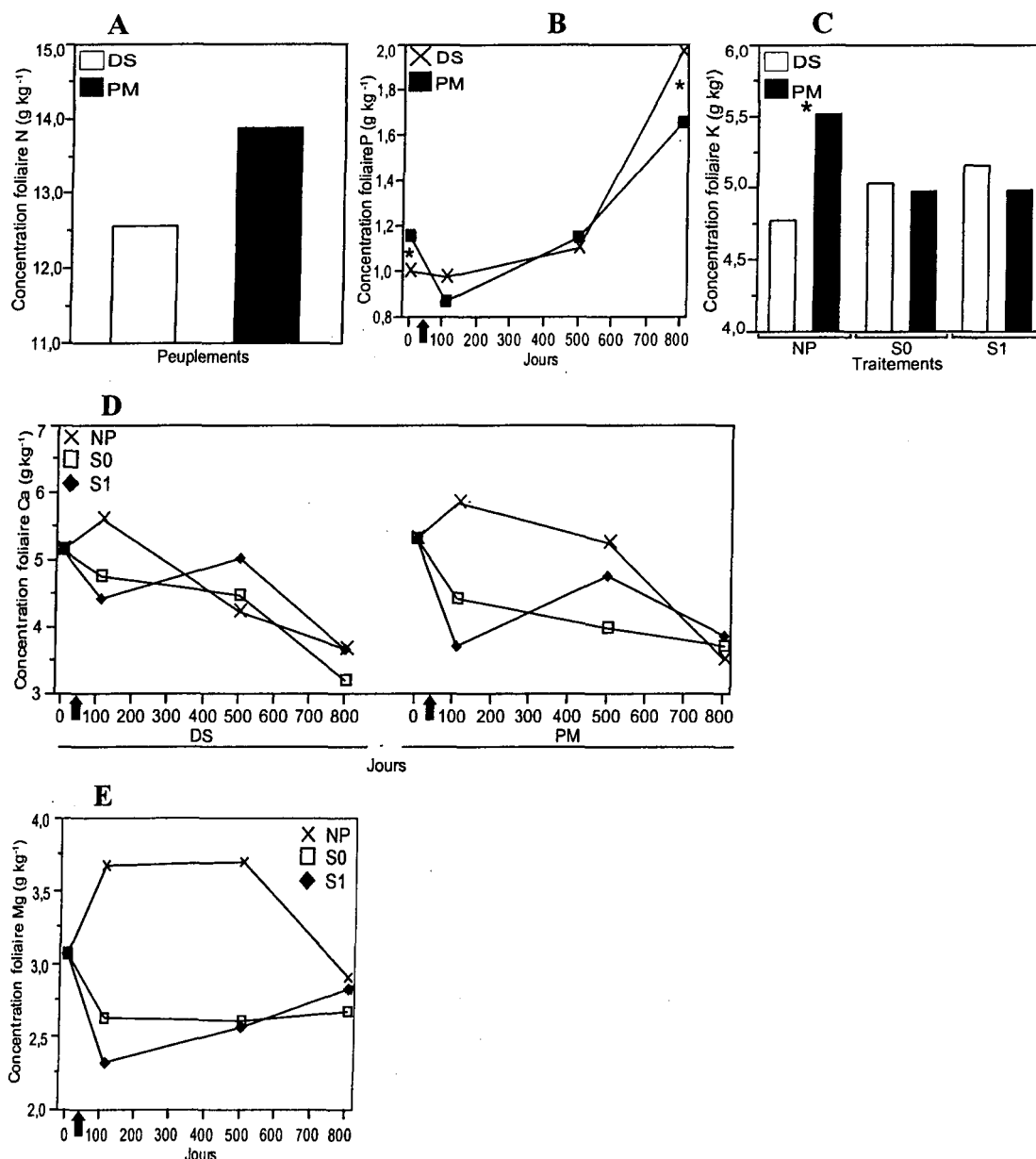


Figure 8. Concentration foliaire moyenne des nutriments du RHO en fonction des Peuplements (A), des Traitements (C), des Jours (B-E) et des Jours*Peuplements (D). Chaque colonne ou point représente la moyenne du feuillage annuel obtenue pour les six blocs échantillonnés entre les années 2005 et 2007; n= 42 par Peuplement dans A; n= 15-3-12-12 aux jours 0-110-501-801 par Peuplement dans B; n= 14 pour NP-S0-S1 par Peuplement dans C; n= 5-1-4-4 aux jours 0-110-501-801 pour NP-S0-S1 par Peuplements dans D; n= 10-2-8-8 aux jours 0-110-501-801 pour NP-S0-S1 dans E. L'astérisque représente une différence significative pour les contrastes réalisés dans l'interaction P*T et Tr*P. Voir la correspondance des signes et des abréviations à la Figure 6.

3.3.4 Photosynthèse nette EPN-KAL

Le taux de photosynthèse nette (Pn) de l'EPN et du KAL s'est avéré significatif seulement pour le bioindicateur EPN dans l'interaction Traitement*Peuplement*Temps (Tr*P*T) (Tableau 8). Au jour 801, une diminution de l'écart de Pn entre NP et les traitements S0 et S1 a été observée pour les EPN provenant des DS. Également un écart de 92 % a été observé entre S1 et NP pour les EPN récoltées dans les PM (Fig. 9). De plus, en fonction de la réponse aux traitements sylvicoles et du temps passé après les perturbations, il est possible d'observer que l'impact sur la Pn est semblable entre les peuplements étudiés.

Tableau 8. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de P et les résultats du test de Fischer (F)) pour le taux de photosynthèse nette (Pn) des EPN et des KAL. Les caractères en gras indiquent un effet significatif.

Source de Variation	EPN				KAL		
			<i>A max</i> ^a				<i>A max</i> ^a
	<i>d.l.n.</i>	<i>d.l.d.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>d.l.d.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Bloc	5	5,103	5,2232	0,0526	5,050	0,1229	0,981
Temps (T)	3	5,051	0,4326	0,8106	4,977	9,4067	0,0171
Peuplement (P)	1	9,695	0,142	0,7144	9,380	0,0165	0,9004
P*T	3	9,721	0,246	0,8623	9,347	2,606	0,1137
Perturbation (Pe)	2	38,100	3,293	0,048	37,100	1,1058	0,3416
Pe*T	6	38,320	2,6416	0,0843	37,170	1,2242	0,3161
Pe*P	2	38,100	0,9245	0,4884	37,540	1,5779	0,2198
Pe*P*T	6	38,320	2,996	0,0169	37,630	2,3404	0,0509

^a=Transformation logarithmique (ln(x+1)). *d.l.n.*= Degrés de liberté au numérateur. *d.l.d.*= Degrés de liberté au dénominateur.

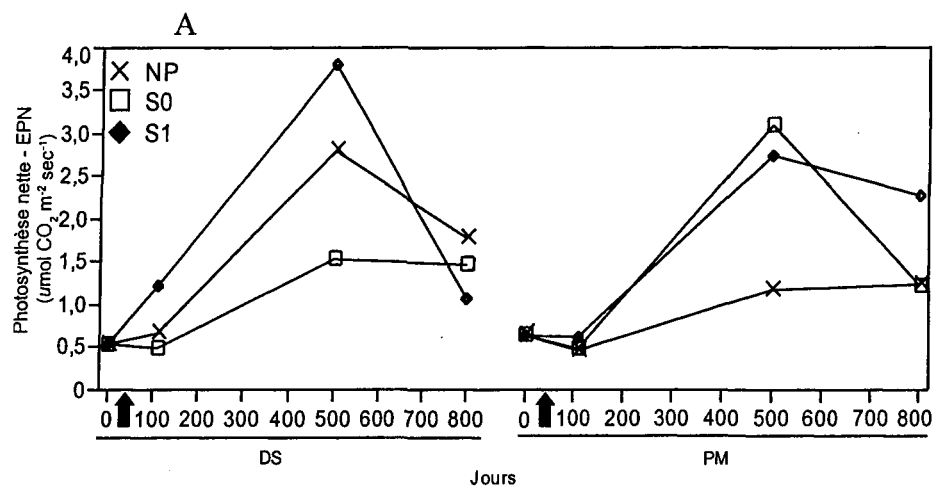


Figure 9. Variation du taux de photosynthèse nette (Pn) de l'EPN en fonction des Jours*Peuplements. Chaque point représente la moyenne obtenue pour les six blocs échantillonnés entre les années 2005 et 2007. Pour l'interaction Tr*P*T, n= 38-50-20-20 aux jours 0-110-501-801 pour DS et n= 47-50-20-20 aux jours 0-110-501-801 pour PM. Voir la correspondance des signes et des abréviations à la Figure 6.

CHAPITRE 4

DISCUSSION

4.0 DISCUSSION

4.1 EFFET DES PERTURBATIONS SYLVICOLES SUR LA COMPOSITION VÉGÉTALE

4.1.1 Recouvrement des bioindicateurs

En accord avec l'hypothèse testée, le recouvrement moyen de l'épinette noire diverge selon le type de peuplement étudié. D'abord, avant les perturbations sylvicoles, le recouvrement était supérieur dans les pessières à mousses (PM). Toutefois, ce sont ces peuplements qui ont davantage été affectés par les perturbations. En effet, la réponse immédiate des PM s'explique par une réduction du recouvrement de semis et des marcottes. Cela peut être attribuable à un manque de plasticité foliaire survenu immédiatement après l'ouverture du couvert forestier. Même si des études ont démontré divers mécanismes d'acclimatation des espèces résineuses aux changements d'intensité lumineuse (Brooks *et al.* 1994; Boucher *et al.* 2007), il est possible de croire que ce stress est supérieur dans les PM, les DS étant déjà conditionnés à de forts niveaux d'éclairement, l'ouverture du couvert créée par la récolte ligneuse et dans une moindre mesure par le scarifiage, agissent en synergie dans ces milieux réputés peu productifs. En effet, la préparation mécanique du sol après la récolte ligneuse a entraîné un gain du recouvrement d'épinettes noires dans tous les sites perturbés dans les DS et s'est maintenu dans les PM. Ces résultats sont en accord avec les travaux de Prévost (1996) et Prévost et Dumais (2003) qui révèlent que la préparation du sol par le scarifiage et par la coupe de type CPRS permettrait d'augmenter la croissance des marcottes et de semis naturels déjà établis dans les parterres de coupe. La diminution mécanique des éricacées par le scarifiage augmenterait également la productivité des épinettes (Prévost 1996; Thiffault *et al.* 2003; Thiffault et Jobidon 2006). Toutefois, des études connexes réalisées dans les mêmes sites ont démontré une mortalité supérieure des marcottes à faible diamètre présentes dans les PM un an après l'application des traitements sylvicoles. Cette perte du coefficient de distribution est moindre dans les DS, ce qui laisse croire à une meilleure acclimatation des milieux ouverts (Blais 2007). Ces éléments, conjointement avec l'inhibition observée dans

les PM, atténuent à court terme la différence de recouvrement d'épinettes noires entre les dénudés secs et les pessières à mousse, malgré le faible pourcentage observé.

À court terme, le haut pourcentage des éricacées est peu altéré par les perturbations sylvicoles de faible intensité. Cependant, immédiatement après les travaux forestiers, le microsite ayant été le moins perturbé par la machinerie (les intersentiers de débardage) présente un faible recouvrement. D'après Harvey et Brais (2002) la modalité de la coupe CPRS provoque un patron de perturbation ayant différents degrés de sévérité; l'intersentier de débardage étant la zone la moins perturbée et la plus vaste car elle est quantifiée à 70% par ces auteurs. Dans ce microsite, la diminution initiale du recouvrement des éricacées pourrait être causée par un stress provoqué par l'ouverture du couvert végétal et par le passage de la machinerie. Reigosa et Gonzalez (2006) rapportent également que des nombreuses éricacées possèdent des stratégies de tolérance aux stress induites par la récolte ligneuse. Cette observation est corroborée par un gain considérable du recouvrement d'éricacées dans les microsites étudiés et ce, à partir de la première année de croissance après perturbation. Ces plantes, de par leur propagation de graines et conjointement avec leur mode de reproduction végétative, sont stimulées par l'ouverture du couvert forestier, répondant ainsi positivement aux aménagements sylvicoles (Mallik 1993, 1996; Thiffault *et al.* 2005). Par ailleurs, dans le cas du rhododendron du Labrador, le recouvrement des sentiers de débardage est supérieur à ceux retrouvés dans les NP et ce à partir de la deuxième année après les travaux sylvicoles. Dans les microsites des unités ayant subi un scarifiage (S1), ainsi que dans les sentiers de débardage (S0s), le faible recouvrement des éricacées perdure dans le temps. D'après les bioindicateurs mesurés, les peuplements étudiés semblent garder leur différence initiale en termes de recouvrement, sauf pour l'épinette noire, où la différence initiale entre les DS et les PM ne s'est pas maintenue deux années après perturbations sylvicoles.

4.1.2 Indices de biodiversité

En accord avec notre hypothèse, la réponse de la composition végétale après perturbation diffère entre les peuplements. Avant perturbation, l'abondance (estimée par le pourcentage de recouvrement) des espèces inventoriées est équivalente entre les DS et les PM. Toutefois, à la suite des traitements sylvicoles, l'abondance diminue considérablement dans les sentiers de débardages (S0s) des PM et la distanciation entre les peuplements s'accroît à partir de la deuxième année après l'application des traitements. En accord avec Harvey et Brais (2002), lors d'une coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS), les sentiers de débardage constituent les microsites les plus affectés par les travaux sylvicoles et d'après Newmaster *et al.* (2007) la compaction causée par la machinerie influence négativement la composition végétale. Dans cette étude, l'application des traitements a inhibé davantage l'abondance des espèces présentes dans les PM. Cela peut s'expliquer par le changement marqué du microclimat qui perturbe négativement le microsite d'une vaste gamme de bryophytes (Fenton *et al.* 2003; Fenton et Frego 2005; Frego 2007), fortement abondants dans les PM (Bergeron 1996). Ces espèces ont une capacité de reproduction lente, sont très sensibles à l'ouverture du couvert arborescent, à l'augmentation brusque de la charge radiative, leur abondance est ainsi fortement inhibée par les travaux sylvicoles (Fenton *et al.* 2003). De plus, le stress induit par l'irradiation solaire et le stress hydrique affecte négativement la survie des mousses présentes sur les parterres forestiers (Brumelis et Carleton 1989). À l'inverse des milieux fermés, les DS détiennent une forte abondance d'éricacées et de lichens, notamment la *cladonia stellaris* (Kershaw 1978). La présence de ces espèces dans les DS octroie à ce peuplement un avantage car les espèces sont déjà acclimatées à une ouverture du peuplement. La sommation de tous ces éléments confère aux DS un avantage de restructuration, tandis que la composition végétale du sous-bois des PM est nettement moins acclimatée aux conditions d'ouverture. Deux années après les perturbations, la différence d'abondance entre les peuplements se maintient dans les sites coupés (S0) et l'ensemble des microsites perturbés montre un recouvrement végétal inférieur dans les PM.

Deconchat et Balent (2001) ainsi que les études de Roberts et Zhu (2002) ont montré la relation entre les travaux de récolte ligneuse et une augmentation du nombre d'espèces sur une courte période de temps. Cette réponse du système serait symptomatique de la création des nouveaux microsites et de la colonisation potentielle du milieu. Cependant, cette courte augmentation de la richesse spécifique (S) n'est pas observée dans les milieux denses. En accord avec Deconchat et Balent (2001), la colonisation de nouvelles espèces est également liée au moyen de transport des graines, à la limite de distribution des espèces et à l'hétérogénéité de milieux adjacents. En accord avec les travaux de Roberts et Zhu (2002) réalisés dans les forêts mixtes du Nouveau- Brunswick, l'augmentation rapide de la richesse spécifique est suivie d'une diminution graduelle du nombre d'espèces et ce, jusqu'au niveau d'avant perturbation. Des espèces telles l'*Alnus rugosa* (Du Roi) Spreng., la *Linnaea borealis* L. et le *Sorbus americana* Marsh. ont colonisé temporairement les parterres de coupe des DS. Cette variation de la composition floristique après perturbation peut expliquer la différence observée dans l'assemblage d'espèces. Les analyses multidimensionnelles suggèrent un retour à la composition végétale d'origine des DS plus rapide et ce, même après une variation floristique plus marquée entre les années. Par ailleurs, la diminution progressive de S après la première et la deuxième année suivant les traitements sylvicoles dans les milieux ouverts, pourrait hypothétiquement s'expliquer par la faible productivité, l'allélopathie et d'autres facteurs négatifs liés à l'abondance d'éricacées et des lichens sur les parterres forestiers (Yamasaki *et al.* 2002; Mallik 2003). Ces facteurs inhiberaient ou nuirait à l'installation permanente des nouvelles espèces dans les peuplements ouverts.

En dépit du fait que l'abondance du kalmia à feuilles étroites sur les parterres forestiers soit associée à une diminution de la richesse et de la diversité de la communauté végétale (Mallik 2001), nos résultats n'ont pas démontré une diversité végétale distinctive entre les peuplements étudiés. En désaccord avec notre hypothèse, la réponse à court terme de l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H') ne diverge pas selon le type de pessière testée. De plus, les traitements appliqués (coupe avec ou sans scarifiage) ne semblent pas altérer la diversité végétale des peuplements car H' reste comparable avant et après les

perturbations sylvicoles. Cependant, l'indice de diversité n'est pas l'indicateur le plus adéquat pour mesurer la réponse à la perturbation des écosystèmes (Roberts et Zhu 2002). La réorganisation du système peut davantage être liée à des groupes fonctionnels qui eux, exercent un contrôle direct sur la composition végétale (Mallik 2003; Bloom et Mallik 2004). De plus, les modèles théoriques dénombrent jusqu'à huit facteurs influençant la composition floristique du sous-étage, dont la compétition exercée par la couverture d'espèces arbustives (Roberts 2004). En fonction des arguments mentionnés, l'application des traitements sylvicoles n'a pas affecté l'intégrité de la couverture végétale des peuplements et d'après nos résultats, l'indice de diversité ne semble pas être lié à la productivité ligneuse du milieu.

Néanmoins, et directement associé à la richesse et à une abondance théorique équitable entre les espèces (équirépartition) (Lobry *et al.* 2003), l'indice d'équitabilité de Pielou (J') représente des variations qui se reflètent dans le temps et en fonction des peuplements étudiés. D'abord, les dénudés secs sont moins affectés que les pessières fermées. Pour ces dernières, la variation à l'intérieur des microsites perturbés est supérieure à celle retrouvée dans les DS. En effet, l'équirépartition des espèces présentes dans les PM est plus élevée dans les sentiers de débardage et dans les sillons de scarifiage. Dans les DS, l'indice J' ne semble pas être altéré après l'application des perturbations. Par ailleurs, il n'y a pas de différence significative dans le temps mais plutôt une inversion de la tendance propre à chacun des peuplements étudiés. Celle-ci se manifeste immédiatement après les travaux sylvicoles et perdure dans le temps. En effet, avant l'application des traitements, l'équitabilité était plus élevée dans les DS que dans les PM. Cette tendance s'inverse après perturbation, ce qui laisse supposer à une dominance plus marquée des éricacées présents dans les DS (Thiffault *et al.* 2003; Thiffault et Jobidon 2006). Ces éricacées, déjà établies et acclimatées à des conditions d'ouverture auront une meilleure survie au passage de la machinerie. Cela résulte en une perte de la productivité générale et en un maintien autogène de la composition végétale du sous-bois (Bloom et Mallik 2004). En accord avec les travaux de Shelley *et al.* (2003), la pression de l'environnement sur la végétation de sous-étage est croissante et tend à atténuer les effets des perturbations à travers le temps. Dans ce

travail, cela s'exprime par des indices d'équitabilité dans les DS près de valeurs antérieures aux perturbations et par une faible variation entre les peuplements. En termes de diversité et de répartition des espèces, la réponse aux perturbations sylvicoles est comparable entre les peuplements étudiés.

4.1.3 Réponses physiologiques des bioindicateurs

En accord avec notre hypothèse, une différence de teneur en nutriments foliaires a été observée entre les DS et les PM, mais seulement pour l'épinette noire. À l'exception du Ca, qui n'a enregistré aucun effet significatif, la concentration des tous les éléments minéraux est plus élevée dans les PM que dans les DS. Ces résultats sont en lien avec les travaux de Wallstedt *et al.* (2002) et Thiffault *et al.* (2003) qui suggèrent que la forte abondance d'éricacées dans les parterres forestiers influence négativement l'absorption d'éléments majeurs, notamment pour le N et le P. En outre, les traitements sylvicoles semblent peu stimuler l'absorption de nutriments à travers le temps, sauf pour le N et le P dont la concentration foliaire augmente dans les milieux perturbés donnant toujours un avantage aux épinettes provenant des PM.

En dépit du fait que la préparation mécanique du sol diminue la compétition épigée des éricacées et augmente la température du sol (Prévost 1992; Prévost 1996; Boucher *et al.* 1998; Thiffault *et al.* 2003; Thiffault *et al.* 2005), l'écart des concentrations foliaires entre les microsites perturbés et non-perturbés ne perdure pas dans le temps. L'effet bénéfique d'absorption et de stimulation racinaire semble s'estomper. Deux ans après traitements, la différence entre les unités expérimentales perturbées et témoins est minime pour la majorité de nutriments et similaire pour les deux peuplements. Les traitements sylvicoles diminuent la teneur en Mg du kalmia à feuilles étroites et la teneur en K du rhododendron du Labrador présents dans les PM. Également, les traitements sylvicoles maintiennent l'avantage initial en N foliaire des PM. D'ailleurs, par unité de masse, les éricacées possèdent un système racinaire six fois moins efficace (en termes d'absorption hydrique) que celui des épinettes

noires (Thiffault *et al.* 2005). Cela laisse croire à l'importance du volume racinaire des éricacées qui ne présentent pas de changement du statut nutritif entre les peuplements, ni après les deux années qui ont suivi les perturbations. En effet, le statut nutritionnel des éricacées n'est pas entravé pour les DS et la réponse de ces indicateurs aux travaux sylvicoles se manifeste par une similitude générale de l'absorption minérale entre les microsites perturbés et non-perturbés. Nos résultats, sauf pour le N et le P des épinettes noires montrent que la teneur en nutriments est peu influencée par les perturbations. La différence initiale des PM et des DS se maintient deux années après les travaux sylvicoles.

La photosynthèse nette (Pn) des épinettes enregistrée entre les années 2005 et 2007, suit un patron curvilinéaire avec des valeurs prépondérantes deux années après les perturbations sylvicoles et ce, pour les deux peuplements étudiés. Toutefois, l'augmentation de la Pn dans les traitements coupe et scarifiage (S1) pour l'épinette noire a été observée dans les PM lors de la dernière date d'échantillonnage. D'abord, les bénéfices sur la productivité des conifères après la préparation mécanique du sol sont bien connus (Prévost 1992, 1996; Orlander *et al.* 1996; Thiffault *et al.* 2003; Thiffault et Jobidon 2006; Hébert *et al.* 2006). Cependant, nos résultats présentent une augmentation de la Pn dans S1 des PM qui s'estompe dans le temps, laissant croire à un bénéfice mitigé du scarifiage sur les épinettes noires.

Également, il ressort des nos résultats une augmentation substantielle de la Pn des épinettes présents dans les PM. Il faut constater que si la préparation mécanique du sol augmente la productivité du milieu, notamment par la diminution de la compétition par les éricacées (Prévost 1996; Thiffault et Jobidon 2006), ce traitement octroie un bénéfice aux plants qui ont survécu au stress infligé par la coupe. Ainsi, lors de la dernière date d'échantillonnage, les valeurs de Pn des PM sont supérieures à celles retrouvées dans les DS. À court terme, les traitements sylvicoles appliqués dans les DS tendraient à diminuer leur productivité. De façon générale, les résultats soutiennent l'hypothèse de départ, car il y a des différences entre les peuplements étudiés pour cette variable.

4.2 RÉSILIENCE ÉCOLOGIQUE

D'après les résultats obtenus, la réponse aux perturbations sylvicoles après deux années est différente entre les DS et les PM. Cependant, comme le volume de tiges marchandes est moindre dans les DS, l'intensité de la perturbation a été inférieure dans les milieux ouverts. Ainsi, le passage de la machinerie forestière et l'accumulation des débris ligneux sur les sentiers de débardages des DS ont été moins importants. La méthodologie utilisée dans cette étude visait l'évaluation de la capacité de support après une récolte et un scarifiage de type opérationnel. À ce titre, nos résultats ont montré l'effet de la perturbation, de même que l'effet de réorganisation du système. De plus, des mécanismes de rétroaction ont été décelés dans ces peuplements et sont attribuables à la présence des éricacées dans les parterres forestiers. En effet, les éricacées peuvent être considérées comme des groupes fonctionnels. Ces derniers, basés sur leurs rôles écologiques (Peterson *et al.* 1998), sont susceptibles de garder une mécanique de rétroaction dans l'écosystème assurant la stabilité du milieu. Les interactions entre les éricacées et l'écosystème sont nombreuses (Inderjit et Mallik 1997; Yamasaki *et al.* 2002; Mallik 2003). Ces relations provoquent une diminution de la productivité écologique des pessières (Thiffault et Jobidon 2006) contribuant au maintien de la structure ouverte du milieu (Mallik 2003). Cela accorde aux DS une capacité de support et de réorganisation du système similaire aux PM, du moins à court terme.

D'autre part, la fragilité présumée des DS est mise en doute dans la présente étude. En effet, il n'y a pas eu des changements permanents dans la composition floristique ni des pertes de diversité après les perturbations. Le maintien de la diversité biologique des forêts est un élément clé à un aménagement durable (Roberts et Gilliam 1995; Bergeron *et al.* 1998; Lecomte *et al.* 2005). De plus, Elmqvist *et al.* (2003) rapportent que le maintien de la diversité des groupes fonctionnels est un élément majeur qui contribue à la résilience des systèmes. En fonction des arguments avancés, la fragilité présumée des ces écosystèmes

(Bergeron 1996) n'a pas pu être corroborée par nos résultats. En outre, le terme fragilité n'a pas de fondement scientifique, car d'après Nilsson et Grelsson (1995), ce concept n'est pas quantifiable.

Puisqu'en forêt boréale les DS sont des états alternatifs stables, les aménagements sylvicoles qui favoriseront la régénération naturelle et artificielle de l'épinette noire sont des procédés qui doivent d'être débattus. D'autant plus, qu'un accroissement des milieux ouverts a été observé par Payette et Delwaide (2003) et par Girard *et al.* (2008), ce qui laisse présager à une synergie entre les perturbations naturelles et anthropiques qui affecte de manière négative le domaine de la pessière noire à mousses. Face à ce constat, des nouvelles stratégies sylvicoles doivent être mises en place afin de conserver les structures et les processus écologiques qui perpétuent les états désirés (Drever *et al.* 2006). La compréhension de la résilience des peuplements forestiers doit d'être prise en considération dans la gestion des ressources et des services du domaine de la Pessière noire à mousses de l'est.

CHAPITRE 5

CONCLUSION

5.0 CONCLUSION

À la lumière de nos résultats, l'hypothèse de départ voulant que la différence entre les peuplements soit en défaveur des DS n'a été que partiellement soutenue. En effet, les résultats dévoilent une réponse différente et une restructuration des milieux ouverts davantage efficiente. L'application des traitements sylvicoles de coupe et de préparation du sol ont permis d'accroître le recouvrement des EPN présentes dans ces milieux. En effet, la réponse du système aux perturbations se manifeste par une perte d'abondance du couvert végétal plus accrue dans les PM. En outre, cette expérience a permis de tester la plasticité des éricacées présentes dans des microsites peu perturbés ($S0_I$). Dans les intersentiers de débardage, la récupération est rapide et les valeurs de recouvrement égalent ceux des zones non-perturbées. Fait étonnant, la diversité végétale n'est pas altérée et ne diffère pas entre les peuplements étudiés. Il n'existe pas de perte de diversité après les travaux sylvicoles mais une augmentation de l'équirépartition des espèces présentes dans les microsites les plus perturbés des PM.

La dominance des éricacées octroie aux DS une capacité de restructuration efficiente qui se manifeste également dans les variables physiologiques. Bien que les concentrations foliaires d'azote et de phosphore soient toujours plus élevées dans les PM que dans les DS, les autres nutriments ne semblent pas différer après perturbation et le bilan final (jour 801) ne présente pas de différence entre les peuplements. L'EPN est le seul bioindicateur avantagé par les aménagements sylvicoles et présente une concentration d'éléments minéraux toujours supérieure dans les PM. De plus, pour les éléments N et P, l'application des perturbations semble amplifier les concentrations foliaires. Ces gains ne se reflètent pas dans les mesures de P_n .

Ce travail avait comme objectif d'évaluer la capacité de support des DS et de déterminer la résilience après les travaux de récolte et de préparation du sol. Les résultats obtenus décèlent les éricacées comme étant un groupe fonctionnel qui semble organiser le milieu de manière fort efficace, limiter et inhiber la colonisation par des nouvelles espèces.

Cette capacité de restructuration des DS laisse croire à un modèle écologique d'inhibition qui octroie à ces peuplements une grande résilience jetant ainsi un nouveau regard sur la fragilité présumée de ces milieux. Nos résultats suggèrent une stabilité des ces écosystèmes et une capacité de support à court terme comparable entre les deux peuplements étudiés.

CHAPITRE 6

RÉFÉRENCES

6.0 RÉFÉRENCES CITÉES

- Anonyme, 2008. Norme de stratification écoforestière quatrième inventaire écoforestier. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune Forêt Québec. Direction des inventaires forestiers.
- Anonyme, 2003. Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'État. Loi sur les forêts, Gouvernement du Québec.
- Bergeron, J.-F., 1996. La pessière noire à mousses. *In* Manuel de foresterie, Presses de l'Université Laval, Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Sainte-Foy (CAN), 132-279 p.
- Bergeron, Y., Engelmark, O., Harvey, B., Morin, H., Sirois, L., 1998. Key issues in Disturbance Dynamics in Boreal Forest. *Journal of Vegetation Science* (Aug.), 464-468 p.
- Blais, V., 2007. Coefficient de distribution et croissance de la régénération pré-établie dans les pessières noires à lichens un an après travaux sylvicoles. Rapport final du cours diffusion des résultats de recherche. Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, 13 p.
- Bloom, R. G. and Mallik, A. U., 2004. Indirect effects of black spruce (*Picea mariana*) cover on community structure and function in sheep laurel (*Kalmia angustifolia*) dominated heath of eastern Canada. *Plant and Soil*. (265): 279-293 p.
- Boucher, D., De Grandpré, L., Gauthier, S., 2003. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forest Chronicle*. (79): 318-328 p.
- Boucher, J.-F., Wetzel, S., Munson, A.D., 1998. Leaf level response of planted eastern white pine (*Pinus strobus* L.) seven years after intensive silvicultural treatments. *Forest Ecology and Management*. (107): 291-307 p.
- Boucher, J.-F., Bernier, P.Y., Margolis, H.A., Munson, A.D., 2007. Growth and physiological response of eastern white pine seedling to partial cutting and site preparation. *Forest Ecology and Management*. (240): 151-164 p.
- Bray, J.R., and Curtis, J.T., 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* (27): 325-349 p.

- Brooks, J.R., Hinckley, T.M., Sprugel, D.G., 1994. Acclimation Responses of Mature *Abies amabilis* Sun Foliage to Shading. *Oecologia* (100): 316-324 p.
- Brumelis, G., and Carleton, T.J., 1989. The vegetation of post-logged Black spruce lowlands in central Canada 2. Understory vegetation. *Journal of Applied Ecology* (26): 321-339 p.
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J.M., Abel, N., 2001. From metaphor to measurement: Resilience of what to what? *Ecosystems* (4) 765-781 p.
- Clarke, K. R., and Warwick, R. M., 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth (UK).
- Courtois, R., Ouellet, J.-P., Breton, L., Gingras, A., Dussault, C., 2007. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Ecoscience* 14, 491-498.
- Deconchat, M., et Balent G., 2001. Effet des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of Forest Science* (58): 315-328 p.
- Devore, J. and Peck, R., 1994. *Introductory Statistics*, second ed. West Publishing Company, St. Paul, MN, USA.
- Drever, C.R., Peterson, G., Messier, C., Bergeron, Y., Flannigan, M., 2006. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research* (36): 2285-2299 p.
- Dreyer, E., 1994. Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (*Quercus robur* L, *Quercus rubra* L and *Fagus silvatica* L) to water-logging and associated root hypoxia: effects on water relations and photosynthesis. *Annals of Forest Science* (51): 417-428 p.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in ecology and the environment*. (1): 488-494 p.
- Environnement Canada., 2008. Canadian climate normals 1971-2000. (Disponible sur le site) http://climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/result_e.html (Consulté en Juin 2008).
- Fenton, N.J., Frego, K.A., Sims, M.R., 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany* (81): 714-731 p.

- Fenton, N.J., and Frego, K.A., 2005. Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological Conservation* (122): 417-430 p.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C. S., 2004. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (35): 557-81 p.
- Frego, K., 2007. Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management* (242): 65-75 p.
- Gagnon, R., et Morin, H., 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec: dynamique, perturbations et biodiversité. *Le Naturaliste Canadien* 125 (3): 26-35 p.
- Girard, F., 2004. Remise en production des pessières à lichens de la forêt boréale commerciale : nutrition et croissance de plants d'épinette noire trois ans après traitements de préparation de terrain. Université de Québec à Chicoutimi. Chicoutimi (CAN) 56 p.
- Girard, F., Payette, S., Gagnon, R., 2008. Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *Journal of Biogeography* (35): 529-537 p.
- Harvey, B. and Brais, S., 2002. Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation of competition in the southeastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*. (32): 635-666 p.
- Hébert, F., Boucher, J.-F., Bernier, P.Y., Lord, D., 2006. Growth response and water relations of 3-year-old planted black spruce and jack pine seedlings in site prepared lichen woodlands. *Forest Ecology and Management* (223): 226-236 p.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecological Systems* (4): 2-23 p.
- Inderjit, and Mallik, A.U., 1997. Effect of *Ledum groenlandicum* amendment on soil characteristics and black spruce seedling growth. *Plant Ecology*. (133): 29-36 p.
- Jasinski, J.P.P., and Payette, S., 2005. The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Québec, Canada. *Ecological Monographs*. (74): 561-583 p.
- Kershaw, K. A., 1978. The role of lichens in Boreal Tundra transition Areas. *The Bryologist* 81 (2): 294-306 p.

- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H., Richard, P.J.W., 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science* (16): 665-674 p.
- Lobry, J., Gascuel, D., Domain, F., 2003. La biodiversité spécifique des ressources démersales du plateau continental guinéen: utilisation d'indices classiques pour un diagnostic sur l'évolution de l'écosystème. *Aquatic living resources* (16): 59-68 p.
- MacDonald, G.M., 2003. *Biogeography. Space, time and life*. Wiley. Los Angeles (USA).
- Mallik, A. U., 1993. Ecology of a forest weed of Newfoundland: vegetative regeneration étage of *Kalmia angustifolia*. *Canadian journal of Botany*. (71): 161-166 p.
- Mallik, A.U., 1995. Conversion of temperate forests into heaths: role of ecosystem disturbance and ericaceous plants. *Environmental. Management*. (19): 675-684 p.
- Mallik, A.U., 2001. Black Spruce growth and understory species diversity with and without sheep laurel. *Agronomy journal* (93): 92-98 p.
- Mallik, A.U., 2003. Conifer regeneration problems in Boreal and Temperate Forest with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical reviews in Plant Sciences* 22 (3-4): 341-366 p.
- Newmaster, S.G., Parker, W.C., Bell, F.W., Paterson, J.M., 2007. Effects of forest floor disturbances by mechanical site preparation on floristic diversity in a central Ontario clearcut. *Forest Ecology and Management* (246): 196-207 p.
- Nilsson, C., and Grelsson, G., 1995. The Fragility of Ecosystems: A Review. *The Journal of Applied Ecology* (32): 677-692 p.
- Orlander, G., Egnell, G., Albrektson, A., 1996. Long-term effects of site preparation on growth in Scots pine. *Forest Ecology and Management* (86): 27-37 p.
- Pastor, J., Light, S., Sovell, L., 1998. Sustainability and resilience in boreal regions: sources and consequences of variability. *Conservation Ecology* [en ligne] (2): 16. Disponible sur le site. <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art16/> (Consulté en juin 2008)
- Payette, S., and Delwaide, A., 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen-heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems* (6): 540-550 p.

- Peterson, G., Allen, C.R., Holling, C.S., 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* (1): 6-18 p.
- Prévost, M., 1992. Effets du scarifiage sur les propriétés du sol, la croissance des semis et la compétition: revue des connaissances actuelles et perspectives de recherche au Québec. *Annals of Forest Science*. (49): 277-296 p.
- Prévost, M., 1996. Effet du scarifiage sur les propriétés du sol et l'ensemencement naturel dans une pessière noire à mousses de la forêt boréale québécoise. *Canadian Journal of Forest Research*. (26): 72-86 p.
- Prévost, M., et Dumais, D., 2003. Croissance et statut nutritif de marcottes, de semis naturels et de plants d'épinette noire à la suite du scarifiage: résultats de 10 ans. *Canadian Journal of Forest Research*. (33): 2097-2107 p.
- Quinn, G.P., and Keough, M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge (UK).
- Reigosa, M. J., and Gonzalez, L., 2006. Forest ecosystems and allelopathy. *Allelopathy : Physiological Process with ecological implications* : 451-463 p.
- Riverin, S., and Gagnon, R., 1996. Dynamics of the regeneration of a lichen-spruce woodland in a black spruce feather-moss forest of the northern section of Saguenay-Lac-Saint-Jean. *Canadian Journal of Forest Research*. (26): 1504-1509 p.
- Roberts, M.R., 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany* (82): 1273-1283 p.
- Roberts, M.R., 2007. A conceptual model to characterize disturbance severity in forest harvests. *Forest Ecology and Management* (242): 58-64 p.
- Roberts, M.R., and Gilliam, F.S., 1995. Patterns and Mechanisms of Plant Diversity in Forested Ecosystems: Implications for Forest Management. *Ecological Applications* (5): 969-977 p.
- Roberts, M.R., and Zhu, L., 2002. Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous-deciduous forest in New Brunswick, Canada. *Forest Ecology and Management*. (155): 17-31 p.
- Rydgren, K., Okland, R.H., Hestmark, G., 2004. Disturbance Severity and Community Resilience in a Boreal Forest. *Ecology* (85): 1906-1915 p.
- Saucier, J.-P. Bergeron, J.-F., Grondin, P., Robitaille, A., 2000. Les régions écologiques du Québec méridional. (3^e version; document cartographique). Ministère des Ressources naturelles du Québec, Ste-Foy, Quebec (CAN).

- Shelley, H.L., Gordon, A. M., Morris, D. M., George, T.M., 2003. Understory vegetation in northern Ontario jack pine and black spruce plantations: 20-year successional changes. *Canadian Journal of Forest Research*. (33): 1791-1803 p.
- Smith, E.P., 2002. BACI desing. *Encyclopedia of environmetrics*. (1): 141-148 p.
- Thiffault, N., Roy, V., Prément, G., Cyr, G., Jobidon, R., Ménétrier, J., 2003. La sylviculture des plantations résineuses au Québec. *La Naturaliste Canadien* 127 (7): 63-80 p.
- Thiffault, N., Munson, A., Fournier, R., Bradley, R., 2005. La relation éricacées-conifères Bonheur d'oppression? *Le Naturaliste Canadien* 129 (2): 57-61 p.
- Thiffault, N., and Jobidon, R., 2006. How to shift unproductive *Kalmia angustifolia*-*Rhododendron groenlandicum* heath to productive conifer plantation. *Canadian Journal of Forest Research*. (36): 2364-2376 p.
- Wallstedt, A., Coughlan, A., Munson, A.D., Nilsson, M.-C., Margolis, H.A., 2002. Mechanisms of interaction between *Kalmia angustifolia* cover and *Picea mariana* seedling. *Canadian Journal of Forest Research*. (32): 2022-2031 p.
- Wolfinger, R. D., and Chang, M., 1995. Comparing the SAS GLM and MIXED Procedures for Repeated Measures in Proceeding of Twentieth Annual SAS Users Group Conference, SAS Institute Inc., Cary, NC
- Yamasaki, S.H., Fyles. J.W., Titus, B.D. 2002. Interactions among *Kalmia angustifolia*, soil characteristics, and the growth and nutrition of black spruce seedling in two boreal Newfoundland plantation of contrasting fertility. *Canadian Journal of Forest Research*. (32): 2215-2224 p.

ANNEXE

Variabilité physiologique interne du *Kalmia angustifolia* L. et du
Rhododendron groenlandicum Retzius: Expérience en serre.

Par

Esteban Gonzalez

Jean-François Boucher

et

Daniel Lord

Université du Québec à Chicoutimi

Département des Sciences fondamentales

555, boulevard de l'Université

Chicoutimi (Québec) G7H 2B1

Téléphone (418) 545-5011 poste 5385

Télécopieur (418) 545-5012

Courriel

Esteban Gonzalez B.SC: esteban.gonzalez@uqac.ca

Jean-François Boucher Ph.D: Jean-Francois_Boucher@uqac.ca

Daniel Lord Ph.D. : Daniel_Lord@uqac.ca

Juillet 2010

Résumé

Un nombre important de travaux évoque les effets négatifs du *Kalmia angustifolia* L. (KAL) et du *Rhododendron groenlandicum* Retzius (RHO) sur la croissance des épinettes noires et sur la productivité de plantations d'essences résineuses en forêt boréale. En dépit de ces connaissances, peu d'études sur la physiologie de ces éricacées ont été effectués. Vu qu'une variabilité physiologique à l'intérieur d'un même plant a été observée en forêt, un bio-essai a été mis en place en environnement contrôlé afin de tester la variabilité intra-espèce (entre deux axes de croissance) et inter-espèce (KAL vs RHO). Nos résultats montrent qu'il y a une différence intra-espèce pour le potentiel hydrique (Ψ_x) mais pas entre les espèces. Toutefois, les résultats sur la conductivité stomatique (g_{ve}) et la photosynthèse nette maximale (A_{max}) ont permis de déceler de différences tant au niveau intra qu'inter espèce. En effet, une divergence de (A_{max}) et de (g_{ve}) a été notée en fonction des axes mesurés et en fonction du statut hydrique du sol, notamment pour le KAL. À la lumière de ces connaissances, on suggère de prendre de mesures physiologiques sur un même axe de croissance afin corriger variabilité des données, notamment quand l'échantillonnage provient d'écosystèmes à teneur hydrique contrastants.

Mots clés : *Kalmia angustifolia*, *Rhododendron groenlandicum*, Potentiel hydrique, Stress hydrique, Variabilité physiologique, *Picea mariana*.

Introduction

Le biome de la forêt boréale de l'est est constitué principalement de peuplements d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) qui forment le domaine de la pessière noire à mousses (Saucier et al. 2000). Des éricacées telles le *Kalmia angustifolia* L., le *Rhododendron groenlandicum* Retzius, le *Vaccinium myrtilloides* (Michx.) et le *Vaccinium angustifolium* (Ait.) sont des espèces inféodées à cet écosystème (Thiffault et al. 2003 ; Hebert et al. 2006). Des études laissent croire que le *K. angustifolia* L. et le *R. groenlandicum* Retzius (dorénavant désignés par KAL et RHO) largement répandus dans ces milieux, interfèrent de façon négative dans la croissance des épinettes noires. Ces effets sont attribuables à (i) une modification de la chimie du sol, (ii) à l'augmentation du pH du sol, (iii) à la séquestration de nutriments (notamment l'azote) par des composés phénoliques (iv) à la compétition pour le pool nutritif du sol, (v) à l'interférence avec des mycorhizes présents dans le sol et (vi) à l'activité de composés allélopathiques (Zhu et Mallik 1994 ; Mallik 1995-1996; Inderjit et Mallik 1996-1997; Wallstedt et al. 2002; Yamasaki et al. 2002). Ces facteurs sont susceptibles d'entraver la fermeture naturelle des pessières noires à mousses et de nuire au rendement ligneux des plantations (Thiffault et al. 2005; Thiffault et Jobidon 2006).

Ce phénomène n'est pas unique au domaine de la pessière noire à mousse de l'est. Ailleurs, dans l'ouest canadien, c'est une autre éricacée, le salal (*Gaultheria shallon* Pursh.) qui défavorise la croissance des conifères par un envahissement rapide des parterres de coupe. Notamment sur les côtes de la Colombie Britannique (Price et al. 1985) dans les

forêts de cèdre rouge de l'ouest (*Thuja plicata* Donn Ex. D. don) et de la pruche de l'ouest (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.) (Weetman et al. 1989). Ce procédé se traduit par une diminution de la disponibilité des nutriments et par une baisse de la productivité de la étage arboré (Price et al. 1985; Mallik et Prescott 2001). Des alternatives mécaniques existent pour contrôler le phénomène d'envahissement des éricacées. La préparation du sol par le scarifiage permet de contrer les effets négatifs des éricacées et de stimuler la croissance de la régénération naturelle et artificielle (Thiffault et al. 2003). En effet, une amélioration de la circulation des nutriments et un contrôle efficace de la compétition végétale des éricacées ont déjà été observés (Prévost et Dumais 2003). Les résultats positifs de la préparation du sol laissent croire à une alternative efficace à l'épandage de phytocides (interdits en forêt québécoise depuis 1994), car ils diminuent le recouvrement des éricacées sur le parterre forestier (Thiffault et al. 2003; Lavoie et al 2006 ; Prevost 1996).

L'abusivité incertitude des KAL et des RHO mesurés sur le terrain ont mise en doute la fiabilité des mesures physiologiques. En effet, lors de la prise de mesures successives du potentiel hydrique sur ces éricacées, une variabilité excessive entre les mesures d'un même plant a été notée. Face à ce constat, un bio-essai factoriel dans un environnement contrôlé a été effectué afin de tester les mécanismes physiologiques du KAL et du RHO soumis à un stress hydrique. L'hypothèse de travail préconisée est une divergence interne (intra-espèce) des mesures physiologiques pour le KAL et le RHO et ce, peu importe le statut hydrique du sol. L'objectif général de l'étude était de tester la variabilité physiologique intra-espèces du KAL et du RHO et inter-espèces (KAL vs RHO) soumis à deux régimes hydriques. Pour ce faire, de mesures de potentiel hydrique Ψ_x et d'échanges gazeux (conductance stomatique

g_{ve} et photosynthèse nette maximale A_{max}) à mi-jour ont été effectuées dans un dispositif expérimental contrôlé en serres.

Matériel et méthodes

Dispositif expérimental

L'expérience factorielle 3*2*2 était structurée en un plan en parcelles partagées randomisé avec trois blocs complets. Chacun des blocs était composés de deux bacs de KAL et deux bacs de RHO cultivés dans de serres expérimentales. Le facteur temps de stress hydrique (TS) était en parcelle principale et a été distribué aléatoirement à la moitié de chaque bloc permettant ainsi de créer deux régimes hydriques divergents. En parcelle secondaire, le facteur régime hydrique (RH) était directement lié aux espèces testées (ES), c.-à-d. KAL et RHO. Le RH permettait de créer deux milieux contrastants, le premier étant un milieu mésique irrigué régulièrement (témoin) et le deuxième un milieu xérique soumis à deux modalités de stress hydrique. Finalement, l'axe de croissance principale ou tige primaire (Axe-1) et l'axe de croissance secondaire ou tige secondaire (Axe-2) constituaient le facteur axe de croissance (AX) et ils ont été préalablement identifiés sur chacun des pâtés d'éricacées. L'ensemble de l'échantillonnage était de type destructif, trois périodes de mesures ont été effectuées tout au long de l'expérience en 2007. Le premier, avant la période de traitement de stress hydrique (TS-1J) dans le mois de mai après 16 semaines de culture, le deuxième en période de stress modéré (TS-38J) dans le mois de juin après un stress modéré de quinze jours et le dernier suite à un stress intense de 30 jours (TS-109J) dans le mois de septembre. Afin de permettre aux tissus végétaux soumis aux conditions xériques une récupération hydrique adéquate, une période de réhydratation de 35 jours à

précédé la dernière date d'échantillonnage. L'ensemble du dispositif expérimental était irrigué à l'aide d'un système d'arrosage par microtubes de type spaghettis.

Conditions de culture

L'étude a été réalisée dans une des serres de recherche de l'Université de Québec à Chicoutimi (48°25'N, 71°04'O), Québec-Canada. Six pâtés de KAL et six de RHO ont été prélevés aléatoirement dans une des pessière noires à lichens de l'unité d'aménagement sylvicole UG-24-01 au sud du lac Péribonka, ~ 220 km au nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Chacun des pâtés contenait l'intégrité originale des plantes et du sol. Chaque microsite était composé d'environ cinquante centimètres de matière organique et de dix centimètres de sol minéral. Les pâtés ont été transportés et conservés tout au long de l'expérience dans des bacs en plastiques troués d'une dimension de 61x40x42cm. La récolte a été effectuée la dernière semaine de septembre 2006 et le deuxième volet de l'expérience, se déroulant à l'intérieur des serres, a été amorcé la deuxième semaine de janvier 2007. En effet, afin d'homogénéiser le matériel végétal une période d'hivernation a été appliquée, l'ensemble des bacs étant entreposés à l'extérieur des serres pour une période de trois mois suivant leur récolte.

Des conditions précises d'intensité lumineuse et de température minimales ont permis aux plantes de sortir de leur période de dormance. Pendant deux semaines, les plantes ont été soumises à une température de 10°C pendant 12 h de lumière afin de les acclimater. Ensuite, durant une semaine, les températures passaient à 15:10°C (jour : nuit)

pour 14 h de lumière. Pour le reste de l'expérience, la température et le taux de lumière ont été fixés à 20:15 °C (jour : nuit) avec 16 h de lumière et ce, afin de simuler les conditions estivales de nos latitudes. C'est sous ces conditions que la prise de mesures a été effectuée. Il est à noter que ces paramètres ont déjà servi à cultiver de plants de KAL (Wallstedt et al. 2002). Toutefois, étant donnée que le KAL et le RHO se retrouvent dans le même type d'écosystème, il est admis de croire que ce procédé est également approprié à la culture expérimentale des RHO. Les diverses périodes d'intensité lumineuse étaient fournis par 18 lampes de 450w à haute pression de vapeur de sodium (HPS) (Lumipnic. Inc. Montréal) et la température minimale, était réglée par le système interne de chauffage à l'eau et au glycol présent dans les serres. Les températures moyennes par jour pour la durée de l'expérience ont été de 13,63 °C, 26 °C et 21,51 °C pour les températures minimales, maximale et moyenne par jour respectivement.

L'irrigation était effectué quotidiennement à l'aide d'un système de microtubes de type spaghettis (huit par bac) qui fournissaient près de quatre litres d'eau par bac, entre 3h00 et 4h00 de l'après-midi. L'humidité du sol était surveillée quotidiennement entre 11h00 et 12h00 h avec un hygromètre manuel. Aussi, pour la période de stress hydrique intense, la teneur en eau de quatre bacs (deux mésiques et deux xériques) a été contrôlée à l'aide d'un appareil portatif TDR (*time domain reflectometry*) (MP-917, ESI Environmental Sensors Inc., Victoria, C-B). Huit sondes permanentes ont été placées dans le sol organique des quatre bacs et la lecture était faite de façon quotidienne avant

chaque arrosage. Cet équipement a permis de contrôler un contraste maximal entre les deux régimes hydriques (données non montrées).

Échantillonnage et mesures

L'échantillonnage était de type destructif, trois efforts de mesures ont été effectués tout au long de l'expérience. Le premier, avant la période de stress hydrique (TS-1j) dans le mois de mai, le deuxième en période de stress modéré (TS-38j) dans le mois de juin et le dernier, dans le mois de septembre suite à un stress intense de 30 jours (TS-109j). Chaque échantillonnage était composé des mesures de potentiel hydrique du xylème (Ψ_x) et d'échange gazeux : 1) conductance stomatique de la vapeur d'eau g_{ve} et 2) photosynthèse nette maximale (A_{max}). Chaque tige (axe) sélectionné (unité expérimentale) était soumise à un test d'échanges gazeux (A_{max} , g_{ve}) *in situ* à l'aide d'un appareil portatif de mesures d'échanges gazeux LI-COR-6400 (LI-COR Biosciences, Inc., Lincoln USA) équipée d'une chambre à conifères d'un volume de 0,25L. Les conditions à l'intérieur de la chambre étaient de 25°C, le flux de CO₂ était de 500 $\mu\text{mol/sec}$ et la référence de 400PPM de CO₂. Des tests préalables ont permis d'établir à environ 900 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ la saturation lumineuse pour le KAL et le RHO. Une acclimatation d'une dizaine de minutes était nécessaire afin d'obtenir une A_{max} et de contrer les irrégularités d'intensité lumineuses rencontrées en serre. Les mesures étaient réalisées à l'aide d'une lampe HPS de 450W mobile qui permettait de rencontrer les conditions de lumière saturante et une A_{max} . Après la mesure d'échanges gazeux, le potentiel hydrique du xylème (Ψ_x) a été déterminé à l'aide

d'une chambre à pression Scholander (PMS Instruments, Corvallis, OR). Suite aux mesures physiologiques, un sous échantillon des feuilles placées dans la chambre foliaire a permis d'établir la masse foliaire spécifique (MFS). Pour ce faire, la surface des feuilles de KAL et de RHO a été évaluée à l'aide du logiciel ImageJ développé par le *National Institute of Mental Health* (NIMH). Ce sous-échantillon était déshydraté à 68 °C pendant 48 h pour obtenir la MFS. Cette dernière permettait de calculer la surface foliaire totale placée dans la chambre et de recalculer les taux de photosynthèse.

Analyse statistique

L'expérience est de type factorielle 3*2*2 et structurée en un plan en parcelles partagées avec trois blocs complets complètement randomisés. La durée du temps de stress hydrique (TS-1J, TS-38J et TS-109J) forme la parcelle principale. Les espèces (KAL-RHO) et le régime hydrique (HR), *sensu* milieu mésique et milieu xérique sont en parcelle secondaire et en sous-parcelle le facteur axe de croissance (Axe-1-Axe-2). Dans la présente expérience, une analyse de variance (ANOVA) avec procédure mixte a été utilisée. L'alpha a été fixé à 0.1 ($p \leq 0.1$) et ce, afin de distinguer le maximum d'effets entre les facteurs étudiées. Dans le cas où les interactions entre les facteurs étaient significatives, de contrastes ont été calculés selon la procédure *Slice* afin de séparer les interactions en degrés simples de liberté. L'utilisation des contrastes à 0.5 ($p \leq 0.05$) permettait de bien discerner les effets à l'intérieur des interactions testées. Un examen visuel des résidus a permis d'estimer la normalité et l'homogénéité de la variance. Des transformations mathématiques

ont été appliquées afin de corriger l'hétéroscédasticité des résidus (Quinn et Keough 2002). L'analyse de l'ensemble de données était traitée à l'aide du logiciel JUMPin® version 7.0 (SAS Institute, Inc. 2007). Les moyennes issues de données transformées ont été ramenées à leur forme d'origine pour la présentation graphique des résultats.

Résultats et discussion

Potentiel hydrique

Le tableau 1 ne révèle aucun effet significatif entre les espèces (inter-espèces) étudiées pour le Ψ_x . Toutefois, le facteur RH a révélé de différences significatives entre les milieux mésiques et xériques. Au jour TS-38J l'écart entre les RH est de 37% (Fig. 1a). Cet écart s'accroît lors d'un stress plus intense (TS-109J), passant à 54% de différence entre les régimes hydriques. Il faut noter qu'un stress modéré de 15 jours permet déjà de discerner de différences significatives et que l'application d'un stress intense de trente jours ne permet pas d'obtenir un effet entre les ES (Tableau 1, Fig.1a). Cette similarité de la réponse au statut hydrique pour les ES étudiées ne se reflète pas à l'intérieur d'une même espèce (intra-espèce), car un effet significatif entre les AX a été révélé (Table 1). Cette différence entre les axes de croissance est de l'ordre de 18% et montre un Ψ_x de l'Axe-2 plus négatif que celui de la tige principale (Axe-1) (Fig. 1b). Ces éléments convergent vers des stratégies impliquant une grande plasticité aux conditions de statut hydrique supportées par ces éricacées. Par ailleurs, des études, p.ex. sur l'*Artemisia tridentata* Nutt mettent en évidence une tolérance accrue à la cavitation des branches, ce qui permettrait de mieux résister aux périodes de stress hydrique intenses (Kolb et Sperry 1999). Nos résultats mettent en évidence la tolérance à la sécheresse des éricacées et suggèrent une différence entre les axes, ce qui implique que les mesures diffèrent en fonction de la tige récoltée.

Conductance stomatique

Un effet significatif dans l'interaction RH*TS a été noté pour la g_{ve} . L'examen du tableau 1 montre une différence lors d'un stress modéré au TS-38J, ce dernier devient hautement significatif après un stress intense au TS-109J (Tableau 1). Néanmoins, lors du jour TS-38J, la g_{ve} diminue de 62% par rapport au TS-1j dans le milieu mésique (Fig. 2a). Cette diminution n'est pas le reflet d'un stress hydrique, ce milieu étant arrosé tout au long de l'expérience mais plutôt la réponse à des températures trop chaudes présentes dans les serres. En effet, lors du période d'échantillonnage au TS-38J, il y a eu de températures maximales à l'intérieur des serres qui ont atteint plus de 30°C. Les hautes températures tendent à diminuer le gradient de concentration de vapeur d'eau entre l'intérieur de la feuille et l'atmosphère (Gil-Pélegrin et al. 2005). Cette diminution entrave le fonctionnement du continuum sol-plante atmosphère, car la transpiration diminue et peut même s'interrompre (Taiz et Zeiger 2002). Toutefois, même après un rapprochement des taux de g_{ve} entre les RH au TS-38J, le résultat des contrastes montrent une différence significative pour les deux modalités de stress (Tableau 1, Fig. 2a).

La triple interaction ES*RH*AX présente des différences significatives (Tableau 1). On constate dans la figure 2b une dominance comparable entre les axes de croissance pour les ES étudiées dans le RH mésique. Toutefois, les contrastes ont permis de distinguer une différence inter-espèce en milieu xérique. En effet, le taux de g_{ve} est significativement supérieur dans l'axe-1 pour le KAL, cette différence intra-espèce n'est pas observée dans

les RHO. Face à ce constat, il est admis de croire à un effet inter-espèce pour KAL et RHO ainsi qu'à un effet intra-espèce pour les Ax du KAL en milieu xérique.

Des études démontrent une différence de stratégie lors de la régulation des échanges gazeux pour deux espèces présentes dans un même milieu. Ainsi, des différences quant à la régulation d'échanges gazeux entre deux résineux communément retrouvés avec le KAL et le RHO et dans le même écosystème ont déjà été observées. C'est le cas de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) et du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb) qui vont réguler différemment la perte de vapeur d'eau et la photosynthèse. Ces études démontrent que c'est le pin gris qui est plus efficace dans un milieu xérique car il y a une meilleure régulation des échanges gazeux. En effet, ces derniers sont constamment balancés avec le statut hydrique du plant (Grossnickle et Blake 1986; Hébert et al. 2006).

Photosynthèse nette

Une différence de 74% pour le taux A_{\max} entre les RH a été relevée lors du stress hydrique intense au TS-109J (Fig. 3a). Toutefois, avec un stress modéré au TS-38J, il est déjà possible de constater le rapprochement entre les taux de A_{\max} provenant des RH mésiques et xériques. Ceci peut s'expliquer par les conditions environnementales trop chaudes à l'intérieur des serres, qui ayant diminué la g_{ve} , ont affecté la photosynthèse des plants provenant du HR mésique (Fig. 3a).

On constate à l'examen du tableau 1 un effet dans la triple interaction ES*TS*AX. L'effet global de cette interaction laisse supposer des différences inter-espèce et intra-

espèce. Pour le KAL, l'activité photosynthétique de l'axe-1 est supérieure à l'axe-2 dans le RH mésique. Cette réponse est opposée dans le cas du RHO où c'est l'axe-2 qui possède un taux photosynthétique supérieur à l'axe-1. Tel que révélé par les contrastes, cette divergence entre les AX est significative (Tableau 1). Également la Fig. 3b montre que les RHO ont un taux de A_{\max} plus élevé que celui des KAL et ce, en dépit d'une g_{ve} semblable entre les ES dans le milieu mésique (Fig. 2b). Cette observation laisse croire à une meilleure optimisation de A_{\max} pour les RHO. Cependant, l'application d'un stress hydrique atténue la différence intra-espèce et inter-espèce.

Il est à noter que même s'il y a une faible conductance stomatique dans le milieu xérique et une divergence physiologique entre les espèces étudiées, la photosynthèse en milieu xérique ne semble pas chuter de manière dramatique. Notamment pour l'axe-2 du KAL qui reste stable peu importe le régime hydrique. Ces éléments sont en accord avec les observations faites sur d'autres espèces et qui traitent sur une indépendance entre la photosynthèse et la conductance stomatique. En effet, tel que mentionné par Price et al. (1985), dans le cas de jeunes sapins de Douglas, le A_{\max} n'est pas limité exclusivement par la conductance stomatique. Par ailleurs Niinemets et al. 2009, montre que la diminution de la photosynthèse à des limitations non stomatiques qui restent peu connues. De plus, la réponse de ces plantes au stress hydrique laisse croire à une maximisation de la photosynthèse, stratégie qui s'apparente à celle observée par Steward et al. (1994) dans des semis d'épinettes noires.

Conclusion

À la lumière de nos résultats, une variation intra-espèce et inter-espèce a été testée par notre dispositif en serre. En accord avec notre hypothèse, la régulation du potentiel hydrique inter-espèce est similaire mais diffère en fonction des axes testés. Les résultats de Ψ_x ont révélé que l'axe-2 est plus bas que l'axe-1. D'autre part, la régulation des échanges gazeux diverge entre le KAL et RHO et entre les axes de croissance. Ainsi, en termes de g_{ve} , il y a une différence intra-espèce seulement pour les KAL soumis à un stress hydrique. Des différences inter-espèces pour la g_{ve} , ont également été notées. La dissimilitude intra-espèce des axes de croissance est notée pour le A_{max} dans un milieu mésique mais elle s'atténue lorsque les espèces sont soumises à un stress hydrique. Face à ces constats, on suggère de toujours prendre le même axe de croissance lors de la prise de mesures physiologiques et ce, afin de minimiser les variations excessives des mesures physiologiques, particulièrement lorsque l'analyse compare la réponse de ces espèces dans des milieux à statut hydrique contrastants.

Remerciements

Toi et tout les autres....

Bibliographie

- Gil-Pelegrin, E., Aranda, I., Peguero-Pina, J.J., and Vilagrosa, A. 2005. El continuo suelo-planta-atmosfera como un modelo integrador de la ecofisiologia forestal. *Invest Agrar: Sist Recur For* **14** (3): 358-370.
- Grossnickle, S.C., and Blake, T.J. 1986. Environmental and physiological control of needle conductance for bare-root black spruce, and jack pine seedling on boreal cutover sites. *Can. J. Bot.* **64**: 943-949.
- Hébert, F., Boucher, J.-F., Bernier, P.Y., and Lord, D. 2006. Growth response and water relation of 3-year-old planted black spruce and jack pine seedling in site prepared lichen woodlands. *For. Ecol. Manage.* **223**: 226-236.
- Inderjit, and Mallik, A.U. 1996. The nature of interference potential of *Kalmia angustifolia*. *Can. J. For. Res.* **26**: 1899-1904.
- Inderjit, and Mallik, A.U. 1997. Effect of *Ledum groenlandicum* amendment on soil characteristics and black spruce seedling growth. *Plant Ecol.* **133**:29-36.
- Kolb, K.J., and Sperry, J.S. 1999. Transport constraints on water use by the Great Basin shrub, *Artemisia tridentata*. *Plant, Cell and Environment* **22**: 925-935.
- Lavoie, M., Paré, D., and Bergeron, Y. 2006. Unusual effect of controlling aboveground competition by *Ledum groenlandicum* on black spruce (*Picea mariana*) in boreal forested peatland. *Can. J. For. Res.* **36**: 2058-2062.
- Mallik, A.U. 1995. Conversion of temperate forests into heaths: role of ecosystem disturbance and ericaceous plants. *Environ. Manage.* **19**: 675-684.
- Mallik, A.U. 1996. Effect of NPK fertilizations on *Kalmia angustifolia*: implications for forest disturbance and conifer regeneration. *For. Ecol. Manage.* **81**: 135-141.
- Mallik, A.U., and Inderjit. 2001. *Kalmia angustifolia*: Ecology and Management. *Weed Technology.* **15**: 858-866.
- Mallik, A.U., and Prescott, C.E. 2001. Growth inhibitory effects of salal on western hemlock and western red cedar . *Agron. J.* **93**: 85-92.
- Niinemets, U., Diaz-Espejo, A., Flexas, J., Galmes, J., Warren, C.R. 2009. Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field. *J. Exp. Bot.* **60**: 2249-2270.

- Prévost, M. 1996. Effets du scarifiage sur les propriétés du sol et l'ensemencement naturel dans une pessière noire à mousses de la forêt boréale québécoise. *Can. J. For. Res.* **26**: 72-86.
- Prévost, M., and Dumais, D. 2003. Croissance et statut nutritif de marcottes, de semis naturels et de plants d'épinette noire à la suite du scarifiage : résultats de 10 ans. *Can. J. For. Res.* **33**: 2097-2107.
- Price, D.T., Black, T.A., and Kelliher, F.M. 1985. Effects of salal understory removal on photosynthetic rate and stomatal conductance young Douglas-fir-tress. *Can. J. For. Res.* **16**: 90-97.
- Quinn, G.P., and Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge.
- Saucier, J.-P. Bergeron, J.-F., Grondin, P., Robitaille, A., 2000. Les régions écologiques du Québec méridional. (3^e version; document cartographique). Ministère des Ressources naturelles du Québec, Ste-Foy, Quebec (CAN).
- Stewart, J.D., Zine El Abidine, A., Bernier, P.Y., 1994. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in black spruce seedlings during multiple cycles of drought. *Tree Physiol.* **15**: 57-64.
- Taiz, L., and Zeiger, E. 2002. Plant Physiology. The Benjamin Cumming Publishing Company, Inc, California.
- Thiffault, N., Roy, V., Prément, G., Cyr, G., Jobidon, R., and Ménétrier, J. 2003. La sylviculture des plantations résineuses au Québec. *La Naturaliste Canadien* **127** (7) : 63-80.
- Thiffault, N., Titus, B.D., and Munson, A.D. 2005. Silvicultural options to promote seeding establishment on *Kalmia-Vaccinium*-dominated sites. *Scan.For. J. Res.* **20**: 110-121.
- Thiffault, N., and Jobidon, R. 2006. How to shift inproductif *Kalmia angustifolia* *Rhododendrom groenlandicum* heath to productive conifer plantation. *Can. J. For. Res.* **36**: 2364-2376.
- Wallstedt, A., Coughlan, A., Munson, A.D., Nilsson, M.-C., and Margolis, H.A. 2002. Mechanisms of interaction between *Kalmia angustifolia* cover and *Picea mariana* seedling. *Can. J. For. Res.* **32**: 2022-2031.
- Weetman, G.F., Fournier, R., Barker, J., Schnorbus-Panozzo, E., and Germain, A., 1998. Foliar analysis and response of fertilized chlorotic Sitka spruce plantations salal-

dominated cedar-hemlock cutovers of Vancouver Islands. Can. J. For. Res. **19**:1501-1511.

Yamassaki, S.H., Fyles, J.W., and Titus, B.D. 2002. Interactions among *Kalmia angustifolia*, soil characteristics, and the growth and nutrition of black spruce seedling in two boreal Newfoundland plantation of contrasting fertility. Can. J. For. Res. **32**: 2215-2224.

Zhu, H., and Mallick, A.U. 1994. Interactions between *Kalmia* and black spruce: isolation and identification of allelopathic compounds. J. Chem.Ecol. **20**:407-421.

Tableau 1. Sommaire de l'ANOVA (valeurs de *P*) pour les variables physiologiques de potentiel hydrique du xylème (Ψ_x), conductance stomatique (g_{ve}) et photosynthèse nette (A_{max}) des espèces KAL et RHO étudiées.

Source de Variation	<i>dln</i> ^a	Ψ_x	g_{ve} ^b	A_{max}
Bloc	2	0,8404	0,9845	0,3534
Temps de stress hydrique (TS)	2	0,0213	0,3267	0,4282
Régime Hydrique (RH)	1	0,0214	<0,0001	0,0041
Espèces (ES)	1	0,5919	0,6247	0,1014
ES*RH	1	0,6555	0,5324	0,4922
RH*TS	2	0,0766	0,0232	0,0587
RH(mésique vs xérique) TS-1J	(1)	1,0000	0,2156	0,1593
RH(mésique vs xérique) TS- 38J	(1)	0,0470	0,0266	0,7505
RH(mésique vs xérique) TS-109j	(1)	<0,0001	<0,0001	0,0011
ES*TS	2	0,7422	0,4883	0,5597
ES*TS*RH	2	0,9274	0,5811	0,2803
Axes (AX)	1	0,0485	0,6006	0,6451
AX*TS	2	0,5298	0,3481	0,7458
AX*RH	1	0,2735	0,3581	0,7813
AX*ES	1	0,4782	0,1968	0,0918
ES*RH*AX	1	0,8197	0,0200	0,1207
(KAL mésique) Axe-1 vs Axe-2	(1)	—	0,4399	—
(KAL xérique) Axe-1 vs Axe-2	(1)	—	0,0114	—
(RHO mésique) Axe-1 vs Axe-2	(1)	—	0,7080	—
(RHO xérique) Axe-1 vs Axe-2	(1)	—	0,2511	—
RH*TS*AX	2	0,9820	0,1827	0,3678
ES*TS*AX	2	0,8506	0,6456	0,0220
KAL TS-1J AX(1 vs 2)	(1)	—	—	0,0150
KAL TS-38j AX (1 vs 2)	(1)	—	—	0,3124
KAL TS-109J AX (1 vs 2)	(1)	—	—	0,9937
RHO TS-1J AX (1 vs 2)	(1)	—	—	0,0416
RHO TS-38J AX (1 vs 2)	(1)	—	—	0,9950
RHO TS-109J Ax (1 vs 2)	(1)	—	—	0,5782
ES*TS*RH*AX	2	0,4915	0,3766	0,8030

Nota : Les caractères en gras indiquent un effet significatif ($P \leq 0.1$). TS-1J= premier jour de l'expérience, TS-38J= jour 38 de l'expérience après un traitement de stress hydrique modéré de 15 jour, TS-109J= jour 109 de l'expérience après un traitement de stress hydrique intense de 30 jours. ES=espèces (KAL et RHO) et RH= régime hydrique (milieux mésique et xérique)

^a Degrés libertés au numérateur, Les parenthèses désignent les contrastes obtenus par la procédure *SLICE*.

^b Transformation (10^*)

Fig. 1 Variation du potentiel hydrique en fonction de la période expérimentale en jours (a) et des axes (b). Chaque point correspond à la moyenne de trois blocs, par régime hydrique, par axe de croissance et pour les trois périodes d'échantillonnage dans (a) ; $n=12$ pour TS-1J, TS-38J, TS-109J. Dans (b), chaque barre représente la moyenne des trois blocs, par axe de croissance et pour les trois périodes d'échantillonnage ; $n=36$ pour l'axe-1 et l'axe-2. La barre horizontale blanche représente une période d'arrosage normal et la barre noire correspond à un stress hydrique modéré (15 jours) et intense (30 jours). L'astérisque révèle une différence significative pour les contrastes de l'interaction RH*TS. Pour les abréviations, consulter le Tableau 1.

Fig. 2 Variation de la conductance stomatique en fonction de la période expérimentale en jours (a) et en fonction des espèces et du régime hydrique (b). Chaque point représente la moyenne de trois blocs, par régime hydrique et par axe de croissance pour les trois périodes d'échantillonnage dans (a) ; $n=60$ pour TS-1J, TS-38J, TS-109J. Dans (b) chaque barre représente la moyenne (données retransformées e^x) de trois blocs, par régime hydrique, par espèce et par axe de croissance pour les trois dates d'échantillonnage ; $n=45$ pour l'axe-1 et l'axe-2 pour KAL dans RH mésique, $n=45$ pour l'axe-1 et l'axe-2 de RHO dans RH mésique, $n=44$ pour l'axe-1 pour KAL dans RH xérique et $n=45$ pour l'axe-2 pour KAL dans RH xérique, $n=45$ pour l'axe-1 et l'axe-2 pour RHO dans RH xérique. La barre horizontale blanche représente une période d'arrosage normal et la barre noire correspond à un stress hydrique modéré (15 jours) et intense (30 jours). L'astérisque révèle une différence significative pour les contrastes des interactions RH*TS et ES*RH*AX. Pour les abréviations, consulter le Tableau 1.

Fig. 3 Variation de la photosynthèse nette maximale en fonction de la période expérimentale en jours (a) et des espèces et période expérimentale en jours (b). Chaque point représente la moyenne de trois blocs, par régime hydrique et par axe de croissance pour les trois périodes d'échantillonnage dans (a) ; $n=60$ pour TS-1J, TS-38J, TS-109J pour le milieu mésique, $n=60$ pour TS-1J, TS-38J pour le milieu xérique et $n=59$ pour TS-109J pour le milieu xérique. Dans (b), chaque point représente la moyenne de trois blocs, par la période expérimentale en jours, par espèce et par axe ; $n=30$ pour KAL-axe-1 pour TS-1J et TS-38J, $n=29$ pour KAL-axe-1 pour TS-109J, $n=30$ pour KAL-axe-2 pour TS-1J, TS-38J, TS-109J, $n=30$ pour RHO-axe-1 pour TS-1J, TS-38J, TS-109J, $n=30$ pour RHO-axe-2 pour TS-1J, TS-38J, TS-109J. La barre horizontale blanche représente une période d'arrosage normal et la barre noire correspond à un stress hydrique modéré (15 jours) et intense (30 jours). L'astérisque révèle une différence significative pour les contrastes des interactions RH*TS et ES*TS*AX. Pour les abréviations, consulter le Tableau 1.

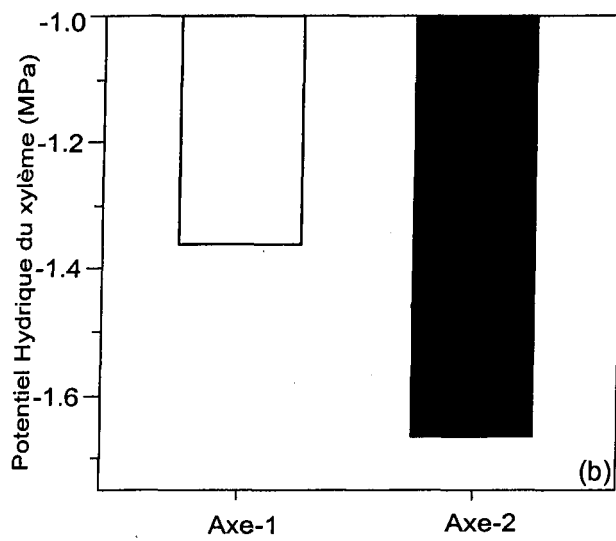
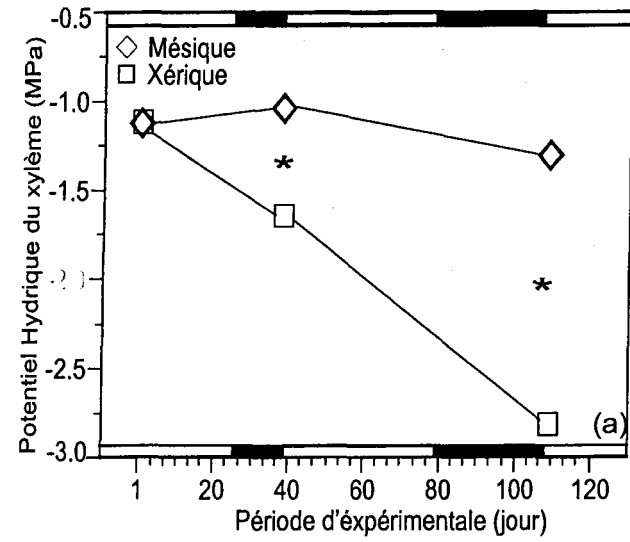


Fig.1

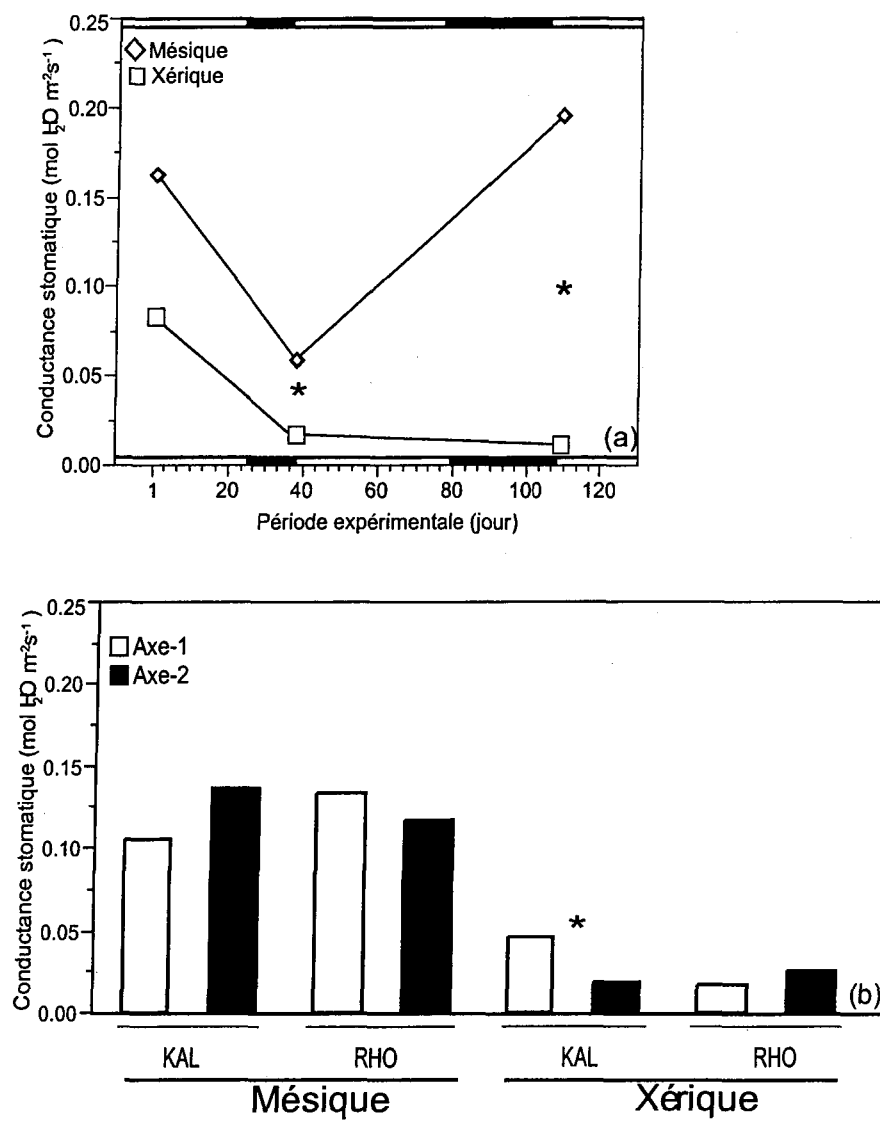


Fig. 2

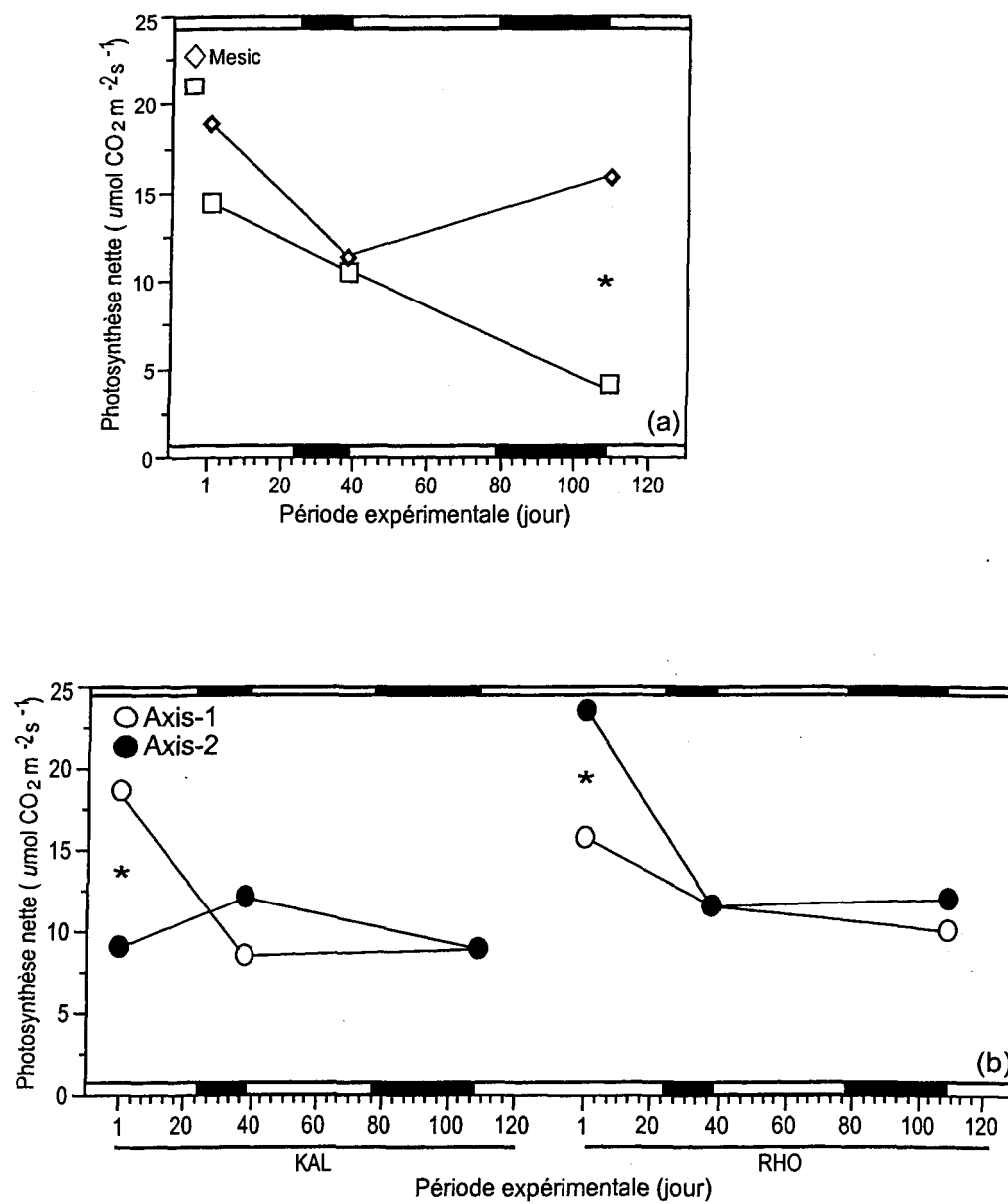


Fig. 3