UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PROGRAMME DE MAÎTRISE EXTENSIONNÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

INFLUENCE DU COUVERT FORESTIER SUR LA COMPOSITION ET LA BIOMASSE DE LA STRATE DE SOUS-BOIS EN FORÊT BORÉALE MIXTE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

SONIA LÉGARÉ

NOVEMBRE 2000

REMERCIEMENTS

Cette recherche a été possible grâce au financement du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et du Ministère de l'éducation du Québec (Fonds FCAR). Je remercie mon directeur de recherche Yves Bergeron pour sa disponibilité et sa patience. Je désire remercier mon co-directeur David Paré pour ces commentaires, et son équipe pour les analyses en laboratoire. Je remercie tout spécialement Marie-Claude Richard pour son amitié, sa joie de vivre et le travail effectué sur le terrain. Merci à Martin Béland, Suzanne Brais, Alain Leduc et Thuy Nguyen pour l'aide très apprécié lors de mes épisodes statistiques. Une pensée spéciale va à mes collègues et amis de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue pour les discussions, les pauses et les encouragements constants. Merci Annie, Josée, Marie-Hélène et Thuy! Finalement, j'aimerais remercier Patrick pour son support précieux et son écoute malgré de longues périodes de délire théorique.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS i

TABLE DES MATIÈRES ii

LISTE DES FIGURES v

LISTE DES TABLEAUX vii

RÉSUMÉ ix

INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

CHAPITRE I
CHANGEMENT DE LA COMPOSITION DE LA STRATE DE SOUS-BOIS EN FONCTION DU COUVERT FORESTIER DANS LA FORÊT BORÉALE MIXTE

1.1 Introduction 6
1.2 Matériels et méthodes 8
1.2.1 Description du site 8
1.2.2 Plan d'échantillonnage 9
1.2.3 Échantillonnage de la végétation et du sol 11
1.2.4 Échantillonnage de la lumière 12
1.2.5 Analyses statistiques 12
1.3 Résultats 15
1.3.1 Influence du couvert forestier sur la composition du sous-bois 15
1.3.2 Richesse, diversité et espèces indicatrices 17
1.3.3 Importance du couvert forestier, de la disponibilité des éléments nutritifs et du dépôt sur la composition de sous-bois 22
1.3.4 Influence du couvert forestier et disponibilité des éléments nutritifs 23
1.4 Discussion 28
1.4.1 Influence du couvert forestier sur la composition, la richesse et la diversité de la strate de sous-bois 28

1.4.2 Couverts forestiers et espèces indicatrices 28
1.4.3 Importance du couvert forestier, du dépôt et de la disponibilité des nutriments sur la variabilité de la composition de la strate de sous-bois 29
1.4.3.1 Influence indirect du couvert forestier et disponibilité des nutriments... 30
1.4.3.2 Influence direct du couvert forestier sur la composition..... 32
1.5 Conclusion 34

CHAPITRE II
INFLUENCE DU COUVERT FORESTIER SUR LA BIOMASSE DE LA STRATE DE SOUS-BOIS DANS LA FOÊT BORÉALE MIXTE

2.1 Introduction 35
2.2 Matériels et méthodes 37
2.2.1 Description du site 37
2.2.2 Plan d'échantillonnage 38
2.2.3 Échantillonnage de la végétation 40
2.2.4 Échantillonnage du sol et de la lumière 42
2.2.5 Analyses statistiques 43
2.3 Résultats 45
2.3.1 Le recouvrement total, arbustif et herbacé 45
2.3.2 Les espèces indicatrices de la biomasse 49
2.3.3 Analyse des coefficients de direction 51
2.4 Discussion 57
2.4.1 Influence du couvert forestier sur le recouvrement total 58
2.4.2 Influence de la canopé sur la strate arbustive 59
2.4.3 La strate herbacée 60
2.4.4 La validité des espèces indicatrices 61
2.5 Conclusion 62
CONCLUSION GÉNÉRALE 63

APPENDICE A 65

APPENDICE B 66

LISTE DES RÉFÉRENCES 67

LISTE DES FIGURES

Figure Page

1.1 Analyse des correspondances incluant les deux types de dépôts de surface et les quatre couverts forestiers 16

1.2 Partition de la variance entre les trois groupes de variables explicatives... 26

1.3 Analyse canonique des correspondances effectuée sur l'ensemble des parcelles du plan d'échantillonnage 277

2.1 Relation entre le recouvrement et la biomasse de l'aster à grande feuille 42

2.2 Comparaison des moyennes des rangs du recouvrement total selon les couverts forestiers……....48

2.3 Comparaison des moyennes des rangs du recouvrement arbustif selon les couverts forestiers 48

2.4 Comparaison des moyennes des rangs de la biomasse de l'érable à épis selon le couvert forestier sur deux dépôts de surface: a) argile et b) till 51

2.5 Analyse des coefficients de direction expliquant les variations du recouvrement total 53

2.6 Analyse des coefficients de direction expliquant les variations de la biomasse de l'érable à épis 55

2.7 Analyse des coefficients de direction expliquant les variations de la biomasse de l'aster à grande feuille……. 57

LISTE DES TABLEAUX

Tableau Page

1.1 Description des parcelles et du plan d'échantillonnage 11

1.2 Analyse de variance effectuée sur les axes 1 et 2 de l'analyse des correspondances effectuée sur l'ensemble des parcelles 17

1.3 Richesse et indice de diversité pour chaque couvert forestier 18

1.4 Analyses de variance à 2 critères effectuées sur la richesse et la diversité 19

1.5 Liste des valeurs indicatrices des espèces en fonction du couvert 20

1.6 Liste des valeurs indicatrices des espèces en fonction du dépôt de surface 21

1.7 Conditions environnementales présentes pour chacun des couverts forestiers en fonction du dépôt 24

1.8 Analyses de variance effectuées sur les rangs de la lumière disponible au sol et à 50 cm au-dessus du sol 25

2.1 Description du plan d'échantillonnage 39

2.2 Surface terrière moyenne couverte par chacune des essences étudiées, hauteur et densité moyennes des peuplements 39

2.3 Analyses de variance effectuées sur les rangs du recouvrement moyen total, arbustif et herbacé du sous-bois 47

2.4 Analyses de variance effectuées sur les rangs de la biomasse de l'érable à épis et sur la biomasse de l'aster à grande feuille 50

2.5 Analyse des coefficients de direction expliquant les variations du recouvrement total 54

2.6 Analyse des coefficients de direction expliquant les variations de la biomasse de l'érable à épis 56

2.7 Analyse des coefficients de direction expliquant les variations de la biomasse de l'aster à grande feuille ……..57

RÉSUMÉ

Le couvert forestier, sur des conditions édaphiques similaires (dépôt et drainage), influence la disponibilité de la lumière et des éléments nutritifs. Afin de vérifier si la composition du peuplement influence la strate de sous-bois, quatre types de peuplements ont été étudiés, soit des peuplements purs de pin gris, de peuplier faux-tremble, de bouleau blanc et des peuplements résineux (sapin baumier, épinette blanche et cèdre blanc). Quatre-vingt-quatorze parcelles de 100 m^2 ont été installées sur des conditions édaphiques similaires et des relevés de la végétation de sous-bois ont été réalisés dans chacune d'elles. Une première hypothèse stipule que la composition du couvert forestier influence la composition, la richesse et la diversité de la strate de sous-bois. Le recouvrement moyen herbacé, arbustif et total ainsi que les biomasses de l'érable à épis et de l'aster à grande feuille ont aussi été mesurés pour tester une deuxième hypothèse touchant l'influence du couvert sur la biomasse de la strate de sous-bois.

L'analyse des correspondances de la composition de la strate de sous-bois révèle un gradient allant des peuplements de peuplier faux-tremble, bouleau blanc, aux peuplements résineux tolérants et, finalement, aux peuplements de pin gris. Il semble que l'effet du couvert forestier sur la composition du sous-bois s'explique principalement par l'influence de la canopé sur le cycle des éléments nutritifs. Toutefois, la compétition entre la strate de sous-bois et la strate arborescente pour l'eau, les éléments nutritifs disponibles et la lumière pourrait aussi expliquer, en partie, l'effet du couvert sur la composition. La richesse et la diversité ne semblent pas varier en fonction du couvert forestier.

La composition de la canopé influence la biomasse du sous-bois selon les analyses de variance effectuées sur les rangs des recouvrements totaux, arbustifs et sur les rangs de la biomasse de l'érable à épis. Cependant, le couvert forestier n'a pas d'effet significatif sur la biomasse de l'aster à grande feuille et sur le recouvrement. L'influence du couvert forestier sur la biomasse de la strate de sous-bois semble s'expliquer davantage par l'atténuation de la lumière par le couvert arborescent que par la disponibilité des éléments nutritifs.

Puisque le couvert forestier influence le développement de l'écosystème, l'aménagement forestier doit tenter de conserver une diversité de peuplements à l'échelle du paysage. De plus, le peuplement affecte la qualité du site et, ainsi, pourrait influencer à long terme la productivité du site.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La diminution de la productivité des plantations d'épinettes de Norvège en Allemagne et en Suisse lors de la seconde rotation forestière (Johnson 1994, Pritchett et Fisher 1987) a entraîné une préoccupation pour la diversité et la productivité des écosystèmes. Depuis, la littérature scientifique est inondée d'études traitant de la relation entre les pratiques forestières et les pertes de nutriments qu'elles engendrent (Mann *et al*. 1988, Vitousek *et al*. 1979, Likens *et al*. 1969). Cependant, très peu d'études arrivent à démontrer rigoureusement une baisse de productivité (Jackson et Gifford 1974). Le maintien de la productivité forestière et de la diversité des écosystèmes est un enjeu écologique, économique et social. Le désir de léguer des écosystèmes sains et productifs est universel. Cependant, les actions significatives qui devront être posées ne sont pas sans conséquences à court terme. Une rupture ou une diminution de l'alimentation des usines pourrait effectivement se solder en une perte massive d'emplois et ainsi ralentir l'économie des régions dépendantes de l'industrie forestière. La recherche fondamentale et l'exploration de méthodes alternatives sont essentielles à l'évolution des pratiques forestières et à l'atteinte d'un objectif ultime, celui de réaliser un aménagement durable de la forêt.

La productivité des écosystèmes forestiers pourrait-elle être influencée par leur composition en espèces arborescentes ? La strate de sous-bois étant parfois considérée comme un indicateur de la diversité et de la productivité du peuplement (Hunter 1990, Spies et Barnes 1985, Clements 1928), il devient pertinent de se questionner sur l'influence du couvert forestier sur la diversité, la composition et la biomasse de la strate de sous-bois. De plus, dans un contexte où l'on peut maintenant choisir d'installer une espèce forestière au détriment d'une autre, il semble primordial de bien connaître le rôle du couvert forestier sur le maintien de la biodiversité et de la productivité. Certains paramètres sont utilisés pour s'assurer du maintien de la productivité d'un écosystème dont la biomasse et la productivité primaire. La

biomasse représente la quantité de matière vivante présente à un moment donné et s'exprime en kg m^{-2} ou en t ha^{-1}. La productivité primaire est le taux auquel l'énergie est transformée en matière organique par la photosynthèse et s'exprime en g m^{-2} an^{-1} ou en t ha^{-1} an^{-1} (Whittaker 1975). Le couvert forestier grâce à l'effet qu'il exerce sur le cycle des éléments nutritifs et la disponibilité de la lumière pourrait influencer la composition et la biomasse du sous-bois.

Effectivement, la densité et la composition du couvert arborescent influencent la température, l'humidité et la transmission de la lumière en sous-bois (Voigt 1960, Anderson *et al*. 1969, Messier *et al*. 1998). Les essences intolérantes à l'ombre comme le pin gris, le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc transmettent davantage de lumière au-dessus de la végétation de sous-bois que les espèces arborescentes tolérantes telles le sapin baumier, l'épinette blanche et le cèdre blanc (Messier *et al*. 1998). La photosynthèse demeure le seul processus qui permette de convertir les ressources disponibles en biomasse végétale. L'efficacité photosynthétique, basée sur la forme du feuillage, et la surface foliaire sont donc des variables principales contrôlant la productivité (Kimmins 1996). L'efficacité photosynthétique et la surface foliaire varient selon les espèces, et ces paramètres sont influencés par l'humidité et la fertilité du sol (Gholz 1982, Grier *et al*. 1981, Grier et Running 1977).

La composition du peuplement influence aussi le cycle des éléments nutritifs (Paré *et al*. 1993, Longpré *et al*. 1994, Brais *et al*. 1995, Paré et Bergeron 1996). La disponibilité des éléments nutritifs, le pH du sol minéral et de l'humus varient en fonction de l'exigence en terme d'éléments nutritifs des essences qui composent le peuplement (Paré et Bergeron 1996). Le peuplier faux-tremble est exigeant en terme de nutriments, notamment le calcium. Cette essence puise ces éléments nutritifs dans le sol minéral et les rend disponibles dans la couverture morte suite à la

décomposition de sa litière (Paré et Bergeron 1996). Ainsi, l'acidité de l'humus diminue grâce à la combustion ou l'oxydation de la litière du peuplier (Binkley et Richter 1987). Un peuplement pur de pin gris possédera une disponibilité en nutriments moindre comparativement à un peuplement mélangé de peuplier faux-tremble et de pin gris (Longpré *et al.* 1994). La nitrification nette est affectée par la composition du couvert et par le pH de l'humus (Ste-Marie et Paré 1999). La présence d'organismes nitrificateurs acido-sensibles serait liée aux possibilités d'inoculation que permet le peuplement. Les possibilités d'inoculation semblent augmenter avec la proportion de feuillus dans le peuplement. Ainsi, les grands peuplements purs de pin gris présenteraient un obstacle à l'établissement de populations de nitrificateurs donc à la nitrification (Ste-Marie et Paré 1999). La qualité de la litière influence le cycle des éléments nutritifs et varie en fonction de la composition du peuplement (Pastor *et al*. 1987, Flanagan et Van Cleve 1983, Van Cleve et Noonan 1975). Le couvert forestier par son influence sur la disponibilité des éléments nutritifs et la qualité de la litière pourrait influencer la productivité d'un site. La productivité primaire nette de la forêt boréale est limitée par une carence en éléments nutritifs, spécialement en azote (Van Cleve et Zasada 1976, Van Cleve et Olivier 1982). La basse température du sol et/ou la présence d'un drainage déficient pourraient expliquer un faible taux de minéralisation ou un cycle lent en azote. La faible disponibilité en azote peut aussi être attribuée à une accumulation excessive de débris ligneux en décomposition avancé ou à une mauvaise qualité de la litière (Flanagan et Van Cleve 1983, Pastor *et al*. 1987).

La diversité de la forêt boréale mixte s'observe davantage par une diversité des types de couvert forestier que par une diversité spécifique. Le paysage forestier est structuré par l'intensité et la fréquence des perturbations naturelles dont les épidémies d'insectes parasites et les incendies forestiers (Rowe 1961, Heinselman 1981, Bergeron *et al*. 1995). Après feu, la composition des peuplements est influencée par

la physico-chimie du sol, l'intensité du feu et la composition avant perturbation (Carleton et Maycock 1978, Bergeron et Bouchard 1983). Généralement, le stade initial est un stade feuillu composé de peuplier faux-tremble ou de bouleau blanc. Puisque les essences arborescentes possèdent une longévité et une capacité différente à tolérer l'ombre, les essences feuillues seront progressivement remplacées par des essences résineuses (sapin baumier, épinette blanche et cèdre blanc; Bergeron et Dubuc 1989). Cependant, malgré la présence de conditions édaphiques similaires, on observe une diversité de stades initiaux. Des espèces résineuses telles le pin gris, et plus rarement, le sapin baumier et l'épinette blanche reviennent immédiatement après feu (Bergeron et Dubuc 1989). La forêt boréale mixte est donc un lieu privilégié pour étudier l'influence du couvert forestier sur la productivité en présence de conditions édaphiques similaires.

Le cycle des feux influence également la dynamique de la strate de sous-bois (Ahlgren 1960, Archibold 1979, Carleton et Maycock 1978, De Grandpré *et al*. 1993). La composition et la biomasse de cette strate varient en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu. En début de succession, les espèces pionnières profitent de la grande disponibilité de la lumière pour coloniser le site et ainsi réduire le lessivage des éléments nutritifs. À ce moment, la fertilité du sol limite la biomasse de la strate de sous-bois. Progressivement, la voûte forestière se referme, limitant les espèces de sous-bois en lumière, ce qui provoque un changement de la composition du sous-bois et une diminution de la diversité (De Grandpré *et al*. 1993, Gilliam et Turrill 1993).

Dans ce document, nous traiterons de l'influence du couvert forestier sur la strate de sous-bois en deux volets. Le premier volet sera consacré à l'influence du couvert forestier sur la composition, la richesse et la diversité du sous-bois et le deuxième traitera de l'influence de la composition du peuplement sur la biomasse de sous-bois.

L'influence du couvert sera discutée en fonction des processus écosystémiques, tels le cycle des éléments nutritifs et la transmission lumineuse, qui sont eux-mêmes affectés par le couvert forestier.

CHAPITRE I

CHANGEMENT DE LA COMPOSITION DE LA STRATE DE SOUS-BOIS EN FONCTION DU COUVERT FORESTIER DANS LA FORÊT BORÉALE MIXTE

1.1 Introduction

La forêt boréale mixte de l'est du Canada est un écosystème dans lequel les processus écologiques sont contrôlés par les perturbations telles que les feux (Bergeron 1991, Heinselman 1981, Rowe 1961) et les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*; Morin *et al*. 1993). Les perturbations créent une mosaïque forestière caractérisée par une grande complexité de la composition spécifique de sa canopé. La composition du peuplement après feu varie principalement en fonction des conditions édaphiques du milieu, de la sévérité du feu et de la composition avant perturbation (Bergeron et Bouchard 1983, Carleton et Maycock 1978). La forêt boréale mixte est caractérisée par la présence de plusieurs voies successionnelles malgré la présence de conditions édaphiques similaires (Bergeron et Dubuc 1989). Le peuplier faux-tremble *(Populus tremuloides* Michx.), le bouleau blanc (*Betula papyrifera* March.) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) sont trois essences forestières principales après feu; elles sont ensuite remplacées progressivement par des résineux tels que le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), l'épinette blanche (*Picea glauca* Moench.) et le cèdre blanc (*Thuja occidentalis* L.) jusqu'à l'atteinte d'un stade coniférien (Bergeron 2000, Bergeron et Dubuc 1989).

La dynamique de la strate de sous-bois est aussi influencée par le régime des feux (De Grandpré *et al*. 1993, Carleton et Maycock 1978, Archibold 1979, Ahlgren 1960). Selon Bergeron et Bouchard (1983), la composition du sous-bois varie en fonction du dépôt de surface et du drainage. Deux gradients majeurs semblent affecter la composition du sous-bois d'après Carleton et Maycock (1980) : le gradient d'humidité et de concentration en nutriments principalement représenté par le calcium et le magnésium échangeables dans les dépôts argileux et les alluvions, et le gradient général de fertilité-productivité davantage lié à l'influence de l'épaisseur de la matière organique et au type de canopé traduit par le pourcentage de conifères dans le peuplement et la surface terrière. Plusieurs autres auteurs identifient une corrélation entre la strate arborescente et la strate de sous-bois, et la majorité l'expliquent par une réponse similaire des espèces face aux variables environnementales (Carleton et Maycock 1981, Sagers et Lyon 1997, Gilliam *et al*. 1995, Host et Pregitzer 1992, Gagnon et Bradfield 1986). Toutefois, peu d'études ont pu observer une relation directe entre la strate arborescente et la strate de sous-bois.

Pourtant, la présence de voies successionnelles caractérisées par différents types de couvert végétal influence certains processus écosystémiques tels que le cycle des éléments nutritifs et la transmission de la lumière. La composition spécifique de la canopé influence effectivement la disponibilité des éléments nutritifs dans le sol (Paré et Bergeron 1996, Brais *et al*. 1995, Longpré *et al*. 1994, Paré *et al*. 1993). Le peuplier faux-tremble, une essence exigeante au niveau des éléments nutritifs, a une influence positive sur le cycle des nutriments (Paré et Bergeron 1996) et les peuplements de pins gris, une espèce arborescente peu exigeante, représentent des écosystèmes pauvres. Ste-Marie et Paré (1999) observent l'absence de nitrification à l'intérieur des peuplements purs de pins gris et l'expliquent par le faible pH du sol et l'acido-sensibilité des organismes nitrificateurs. Le couvert végétal a aussi un effet sur la transmission de la lumière sous la canopé (Messier *et al.* 1998, Anderson *et al*.

1969). La disponibilité des éléments nutritifs, le pH et la quantité de lumière disponible sont des variables, contrôlées par le couvert végétal, qui peuvent influencer la présence et la croissance de la végétation de sous-bois. Plusieurs voies successionnelles (peuplement de bouleau blanc, de peuplier faux-tremble, de pin gris et parfois de conifères tolérants convergeant vers une sapinière à bouleau blanc) s'observent sur les mêmes conditions édaphiques offrant ainsi l'opportunité d'étudier l'effet du couvert arborescent sur la composition de la strate de sous-bois.

Nous posons l'hypothèse que par le contrôle de certains processus écosystémiques, le couvert forestier, sous des conditions édaphiques similaires, pourrait influencer la richesse, la diversité et la composition en espèces de la strate de sous-bois. La comparaison de la composition de sous-bois en fonction du couvert sur des conditions édaphiques similaires pourrait permettre d'identifier la présence de relations étroites entre ces deux strates, et ainsi démontrer que le peuplement, par son influence sur certains processus écosystémiques tels que le cycle des éléments nutritifs et la transmission lumineuse, crée des conditions favorisant la présence de certaines espèces. Les principaux objectifs de ce chapitre sont 1) d'évaluer l'influence de la composition du couvert forestier sur la composition, la richesse et la diversité de la strate de sous-bois, 2) d'identifier l'importance respective du couvert forestier, du dépôt et de la disponibilité des éléments nutritifs sur la composition de sous-bois et enfin 3) de discuter des différences observées entre les couverts en fonction des variables environnementales mesurées.

1.2 Matériels et méthodes

1.2.1 Description du site

La région étudiée se situe autour du Lac Duparquet, dans le nord-ouest du Québec (48°30'N ; 79°20'W). Cette région se retrouve dans le domaine bioclimatique de la

sapinière à bouleau blanc de l'ouest (Grondin 1996) et couvre une partie de la grande Ceinture d'argile (Clay Belt) du Québec et de l'Ontario, une grande région physiographique créée par les dépôts lacustres de l'expansion maximale des lacs proglaciaires Barlow et Ojibway au post-Wisconsin (Vincent et Hardy 1977). La station météorologique la plus près du site d'échantillonnage est située à La Sarre, à 35 km au nord du Lac Duparquet. La température moyenne annuelle est de 0,8°C, la température moyenne en janvier étant –17,9°C et 16,8°C étant la température moyenne en juillet. La moyenne des précipitations totales annuelles est de 856,8 mm (Environnement Canada 1993). La composition végétale de la zone étudiée varie selon un gradient successionnel décrit par Bergeron et Dubuc (1989). Bergeron (1991) et Dansereau et Bergeron (1993) ont réalisé une analyse dendrochronologique qui a déterminé l'âge des forêts perturbées par des incendies ayant eu lieu il y a 34 à 281 ans. En début de succession, le bouleau à papier, le peuplier faux-tremble ou le pin gris dominent les forêts. Si elles ne subissent pas de perturbations majeures, ces forêts évolueront vers une composition dominée par le sapin baumier et le cèdre blanc. Cependant, plusieurs voies successionnelles sont possibles et, dans certains cas, le sapin et l'épinette reviennent immédiatement après feu (Bergeron et Dubuc 1989). Dans cette région, on observe un effet du couvert forestier et de l'âge du peuplement sur certains paramètres caractérisant le sol (Paré et Bergeron 1996, Brais *et al*. 1995, Longpré *et al*. 1994, Paré *et al*. 1993). Une sévère épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette s'est produite de 1970 à 1987, causant la mort de la majorité des sapins baumiers dans la région (Morin *et al*. 1993).

1.2.2 Plan d'échantillonnage

Un total de 94 parcelles (10 m X 10 m) a été sélectionné en portant une attention toute particulière à ce que les conditions édaphiques (pente faible, bon drainage) à l'intérieur des parcelles soient similaires. Puisque la dimension des parcelles est faible, les perturbations dues à la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont pu être

évitées. Les parcelles ont été établies sur deux types de dépôt de surface différents (argile et till mésiques). Les quatre catégories de couverts végétaux à l'étude ont été attribuées lorsque la parcelle renfermait plus de 75% de la surface terrière de l'espèce ou groupe d'espèces choisies (peuplier faux-tremble, bouleau blanc, pin gris, peuplements résineux (sapin baumier, cèdre blanc, épinette blanche); Tableau 1.1). Ces peuplements sont issus de six années de feu qui ont eu lieu en 1870, 1916, 1919, 1923, 1944, 1964, à l'exception des peuplements de peupliers faux-tremble en 1870 qui correspondent à la seconde cohorte de peupliers depuis le feu de 1870 (Bergeron 2000). Les espèces et les dépôts de surface sélectionnés représentent les espèces et les sols dominants du paysage de la région (Bergeron *et al*. 1983). Les couverts végétaux impliqués dans le plan d'échantillonnage ont été choisis en fonction de leurs effets sur certains processus écosystémiques. Il y a plusieurs réplicats pour chaque combinaison couvert-dépôt (Tableau 1.1). Certaines combinaisons possèdent moins de réplicats à cause de la difficulté de les trouver à l'état naturel, sans perturbations anthropiques, sur les dépôts désirés.

Tableau 1.1 Description des parcelles et du plan d'échantillonnage

COUVERTS FORESTIERS	Peuplier faux-tremble	Bouleau blanc	Conifères	Pin gris
SURFACE TERRIÈRE MOYENNE (%)				
Bouleau blanc	3,10	85,00	15,25	5,12
Conifères	3,30	5,93	77,59	2,29
Peuplier faux-tremble	92,24	2,82	4,44	0,13
Pin gris	0,00	0,00	0,00	90,22
Autres	1,58	2,67	2,70	2,24
NOMBRE DE PARCELLES :				
Argile	16	11	12	4
Till	16	16	15	4
Total	32	27	27	8

1.2.3 Échantillonnage de la végétation et du sol

Entre la fin-juin et la première semaine d'août 1998, dix microquadrats de 1 m^2, distribués de façon aléatoire, ont été échantillonnés dans chaque parcelle. Le recouvrement de chaque espèce présente dans le microquadrat a été estimé en pourcentage. La nomenclature des espèces suit Marie-Victorin (1995). Deux horizons ont été échantillonnés : Quatre sous-échantillons dans la couverture fibre-humus (FH) et 4 sous-échantillons ont été récoltés dans les premiers 10 cm du sol minéral (horizon Ae et la partie supérieure de l'horizon Bt) dans chaque parcelle de 100 m^2. Les sous-échantillons ont été regroupés par horizon et ont été séchés à l'air libre et broyés finement. Le pH de l'humus a été déterminé dans l'eau bidistillée (McKeague 1976). L'azote minéral (NH_4 et NO_3) a été extrait dans une solution de KCl 2 M et les concentrations ont été déterminées par FIA (Tecator FIA Star 5020). Le calcium, magnésium et potassium (Ca, Mg et K) échangeables dans l'humus et le

sol minéral ont été déterminés par spectrophotométrie d'absorption atomique après avoir été extraits par une solution de $BaCl_2$ 0,1 M (Hendershot *et al.* 1993). Le phosphore (P) disponible a été déterminé dans un extrait de solution Bray II (McKeague 1976) et analysé par spectrophotométrie. Le pourcentage argile-limon dans le sol minéral a été déterminé par une analyse granulométrique (Mc Keague 1976).

1.2.4 Échantillonnage de la lumière

La densité du flux de photon photosynthétique (400 à 700 nm) à 50 cm au-dessus du sol a été mesurée systématiquement pour huit points dans chacune des 94 parcelles à l'aide d'un *LAI-2000 plant canopy analyser* (LICOR Inc., Lincoln, NE). Simultanément, une mesure de référence, correspondante à 100% de transmission de la lumière, a été prise automatiquement à toutes les 15 secondes en milieu ouvert à proximité des sites d'étude. À l'aide du logiciel C-2000 (LICOR inc., Lincoln, NE), les mesures prises en sous-bois ont été associées aux mesures de référence appropriées et ainsi le pourcentage de transmission lumineuse à 50 cm au-dessus du sol a pu être calculé.

1.2.5 Analyses statistiques

Afin d'obtenir une représentation synthétisée de la composition en espèces de la strate de sous-bois, une analyse des correspondances détendancée (detrended correspondence analysis, Hill et Gauch 1980) a été effectuée à partir des moyennes de recouvrement, en pourcentage, de chaque espèce présente dans l'ensemble des 94 parcelles de 100 m^2. La méthode du bâton brisé (Frontier 1976) a été utilisée pour vérifier la signification des axes de cette analyse des correspondances. Les coordonnées des axes 1 et 2 de cette analyse ont d'abord été soumises à une analyse de variance à deux critères de classification (SAS Institute Inc. 1985) afin de vérifier

si l'effet du couvert forestier et du dépôt de surface sont significatifs. La richesse et l'indice de diversité de Shannon (Scherrer 1984) ont aussi été calculés à partir des moyennes de recouvrement pour les 94 parcelles et une analyse de variance a été effectuée afin de vérifier s'il y a un effet du couvert végétal et du dépôt sur la richesse et la diversité.

Afin de vérifier si les espèces de sous-bois sont associées à un type de couvert forestier particulier, la méthode de Dufrêne et Legendre (1997) a été utilisée pour calculer la valeur indicatrice de chaque espèce échantillonnée pour chaque couvert forestier. La valeur indicatrice est calculée, à partir du recouvrement moyen de chaque espèce dans chaque parcelle de $100m^2$, en multipliant un facteur de 100 avec l'abondance relative et la fréquence relative de l'espèce pour chaque couvert. La valeur indicatrice est donc comprise entre 0 et 100, où 100 est attribué à une espèce indicatrice présente dans tous les sites d'un seul type de couvert. La signification statistique de la valeur indicatrice est ensuite testée par des permutations de Monté Carlo (Edgington 1987). Les espèces indicatrices des dépôts de surface ont aussi été calculées.

Dans le but d'identifier quelle est l'importance respective du couvert forestier, de la disponibilité des éléments nutritifs et du dépôt de surface sur la composition de la strate de sous-bois et d'observer les interactions entre les différents groupes de variables, une analyse de partition de la variance a été réalisée en effectuant plusieurs analyses canoniques des correspondances et analyses canoniques partielles (Bocard 1992). Le premier groupe de variables est associé à la composition du peuplement et est composé de trois variables soit la surface terrière en peuplier faux-tremble, la surface terrière en pin gris et la surface terrière en conifères tolérants à l'ombre. La surface terrière en bouleau blanc a été retirée de ce groupe afin de réduire la colinéarité. Le deuxième groupe de variables est composé de treize variables se

rapportant à la disponibilité des éléments nutritifs dans l'humus et le sol minéral (pH, calcium, potassium, phosphore, nitrate, ammonium disponible dans l'humus et le sol minéral, magnésium échangeable dans l'humus). Le magnésium échangeable dans le sol minéral a aussi été retiré du groupe de variables explicatives afin de réduire la colinéarité. La troisième catégorie est composée d'une seule variable, soit le pourcentage d'argile-limon dans le sol minéral représentant la texture du sol. Le pourcentage de lumière disponible à 50 cm ne peut être considéré comme une variable explicative puisque les espèces arbustives sont inclues dans cette analyse.

Une analyse canonique de correspondance détendancée (ter Braak 1986) a été réalisée à l'échelle du peuplement afin de vérifier quelles sont les variables environnementales liées au cycle des éléments nutritifs qui expliquent le gradient de composition de couverts arborescents. Dans cette analyse, les variables dépendantes sont les espèces de sous-bois. Les surfaces terrières absolues en peuplier faux-tremble, en pin gris et en conifères tolérants à l'ombre (épinette blanche, sapin baumier et cèdre blanc) représentent les types de couvert. Les variables explicatives liées à la disponibilité des éléments nutritifs sont : le pH, le calcium, magnésium et potassium échangeables et le nitrate, ammonium et phosphore disponibles dans l'humus et le sol minéral, ainsi que le pourcentage d'argile-limon dans le sol minéral. La signification des axes a été testée par des permutations, soit deux tests de Monté Carlo (ter Braak 1987). La surface terrière en bouleau blanc et la concentration en cation de magnésium dans le sol minéral ont été retranchées de l'analyse dans le but de réduire la colinéarité entre les variables environnementales.

Dans le but de vérifier l'influence du couvert forestier et du dépôt sur la disponibilité de la lumière au sol et à 50 cm du sol, une analyse de variance à deux critères de classification a été effectuée sur les rangs, suivi d'une comparaison multiple (Tukey) des moyennes des rangs (Conover et Iman 1981). Les analyses statistiques ont été

effectuées avec Canoco (ter Braak 1987), à l'exception des analyses de variance et des comparaisons multiples des moyennes qui ont été réalisés par le logiciel SAS (SAS Institute Inc. 1985). Finalement, les espèces indicatrices ont été identifiées à l'aide du logiciel PC-ORD (MjM Software 1997).

1.3 Résultats

1.3.1 Influence du couvert forestier sur la composition du sous-bois

Les valeurs propres des axes 1 et 2 de l'analyse des correspondances effectuée sur l'ensemble des parcelles (Figure 1.1) sont respectivement 0,20 et 0,11; ces deux axes sont significatifs. On observe un gradient de composition allant des peuplements de peuplier faux-tremble et de bouleau blanc vers les peuplements de conifères tolérants à l'ombre et finalement vers le pin gris. L'analyse de variance effectuée sur les axes 1 et 2 révèle que la composition du sous-bois est significativement différente en fonction du couvert (Tableau 1.2). Il y a un effet significatif du dépôt de surface sur la composition pour l'axe 1 et l'interaction entre le couvert et le dépôt n'est pas significative pour les deux axes. La force de la relation entre le couvert et la composition de sous-bois (R^2) pour l'axe 1 est de 0,36 et celle pour l'axe 2 est de 0,19.

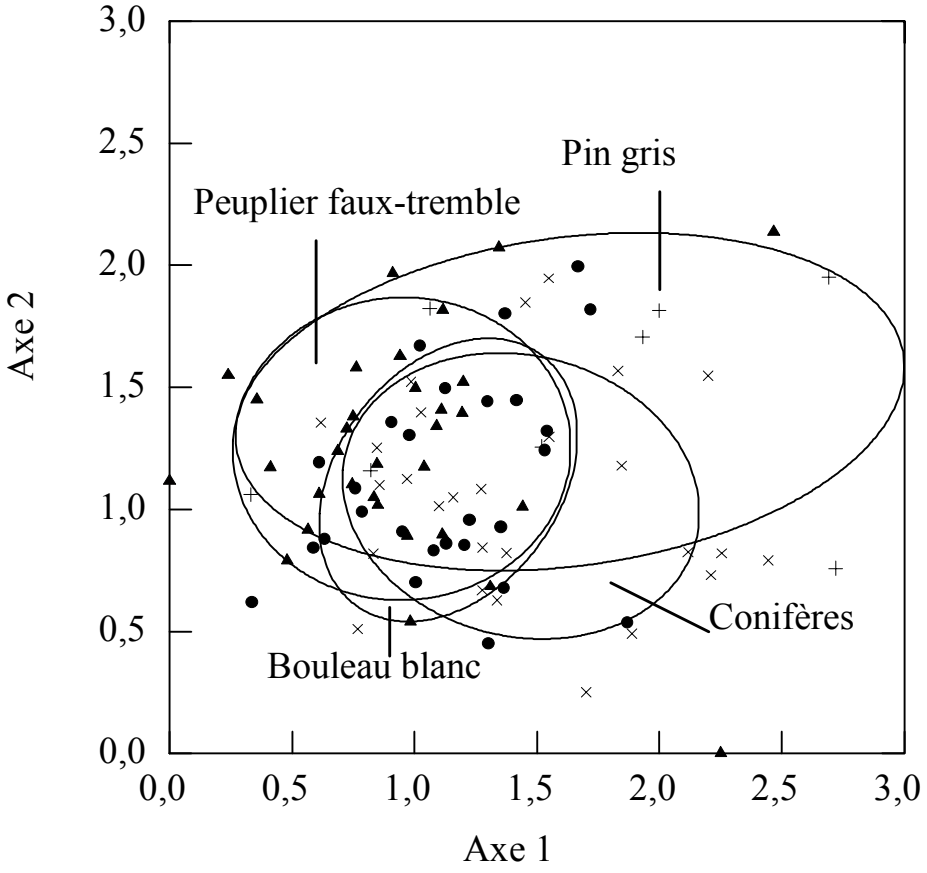

Figure 1.1 Analyse des correspondances incluant les deux types de dépôts de surface et les quatre couverts forestiers : • = bouleau blanc, x = conifères, ▲ = peuplier faux-tremble et + = pin gris. Les ellipses incluent 70% de l'effectif pour chaque couvert.

Tableau 1.2 Analyse de variance effectuée sur les axes 1 et 2 de l'analyse des correspondances effectuée sur les 94 parcelles

	AXE 1			AXE 2		
	DL	SC	F-RATIO	DL	SC	F-RATIO
	R^2 : 0,62			R^2 : 0,26		
Modèle	7	13,49	20,37***	7	2,98	4,27**
Erreur	86	8,13		86	8,57	
Dépôt de surface	1	9,18	97,06***	1	0,29	2,93
Couvert forestier	3	2,48	8,76***	3	1,19	3,99*
Couvert*dépôt	3	0,29	1,04	3	0,73	2,43

*=0,01<P<0,05 ; **=0,001<P<0,01 ; ***=P<0,001, DL : degré de liberté, SC : somme des carrés.

1.3.2 Richesse, diversité et espèces indicatrices

L'analyse de variance montre que la richesse et la diversité de la strate de sous-bois ne varient pas significativement en fonction du couvert (Tableau 1.3 et 1.4). Toutefois, l'influence du dépôt de surface sur la richesse est significative. La majorité des espèces indicatrices sont associées soit au pin gris, soit au peuplier faux-tremble, malgré la présence de conditions édaphiques semblables. *Trilium cernuum*, *Galium triflorum*, *Corylus cornuta*. et *Prunus* sp. sont des espèces associées au peuplement de peuplier faux-tremble, tandis que *Chiogenes hispidula*, *Coptis groenlantica*, *Cornus canadensis* et *Oxalis montana* sont des espèces hautement associées au peuplement de pin gris (Tableau 1.5). Plusieurs espèces sont intimement associées au dépôt argileux telles que *Mitella nuda*, *Rubus pubescens* et *Galium*

triflorum et peu d'espèce dont *Diervilla lonicera* et *Maïanthemum canadense* sont associée au till (Tableau 1.6).

Tableau 1.3 Richesse et indice de diversité pour chaque couvert forestier

COUVERT VÉGÉTAL	Richesse (S)	Indice de diversité de Shannon (H)
Peuplier faux-tremble	21,22 ± 5,45	1,98 ± 0,34
Bouleau blanc	20,37 ± 4,13	1,94 ± 0,39
Conifères	21,56 ± 5,83	2,11 ± 0,37
Pin gris	24,38 ± 2,67	2,28 ± 0,35

Tableau 1.4 Analyses de variance à deux critères effectuées sur la richesse et la diversité

	RICHESSE (S)			**INDICE DE DIVERSITÉ DE SHANNON (H)**		
	DL	SC	F-RATIO	DL	SC	F-RATIO
R^2: 0,21				R^2 : 0,11		
Modèle	7	501,72	3,25**	7	1,48	1,59
Erreur	86	1897,38		86	11,44	
Couvert forestier	3	106,69	1,61	3	1,10	2,77*
Dépôt de surface	1	144,09	6,53*	1	0,05	0,39
Couvert*dépôt	3	150,10	2,27	3	0,48	1,22

*=0,01<P<0,05 ; **=0,001<P<0,01 ; ***=P<0,001, DL : degré de liberté, SC : somme des carrés.

Tableau 1.5 Liste des valeurs indicatrices des espèces en fonction du couvert

Couverts forestiers / Espèces	PET	BOP	CNF	PIG	*p*
Coptis groenlantica (Oeder) Fern.	1	4	6	62	0,0001
Lycopodium annotinum L.	1	0	0	61	0,0001
Cornus canadensis L.	3	9	17	60	0,0001
Chiogenes hispidula (L.) T. & G.	0	0	0	50	0,0001
Sorbus americana Marsh	1	8	2	36	0,01
Betula papyrifera Marsh.	1	16	2	33	0,034
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn	7	4	1	32	0,017
Oxalis Montana Raf.	0	0	1	32	0,005
Picea mariana (Mill.)	0	0	0	32	0,003
Picea glauca (Moench) Voss	1	0	2	31	0,022
Vaccinium angustifolium Ait.	1	5	15	30	0,04
Dryopteris spinulosa (O.F. Muell.) Watt	2	1	1	28	0,033
Lycopodium lucidulum Michx.	0	0	0	25	0,007
Lycopodium clavatum L.	1	5	3	24	0,047
Alnus crispa (Ait.) Pursh	0	1	0	23	0,007
Aralia nudicaulis L.	38	26	20	15	0,018
Corylus cornuta Marsh.	43	15	9	8	0,01
Galium triflorum Michx.	34	3	1	0	0,011
Prunus spp. (1)	18	0	0	0	0,05
Trillium cernuum L.	16	0	0	0	0,052

(1) Inclut *Prunus pensylvanica* L. et *Prunus virginiana* L.

PET = Peuplier faux-tremble, BOP = Bouleau blanc, CNF = Conifères et PIG = Pin ris

Tableau 1.6 Liste des valeurs indicatrices des espèces en fonction du dépôt de surface

Dépôts de surface / Espèces	Argile	Till	*p*
Mitella nuda L.	76	0	0,0001
Rubus pubescens Raf.	68	1	0,0001
Aster macrophyllus L.	59	33	0,011
Acer spicatum Lam.	56	38	0,041
Virburnum edule (Michx.) Raf.	44	7	0,003
Galium triflorum Michx.	44	0	0,0001
Rosa acicularis Lindl.	43	0	0,0001
Lonicera candensis Bartr.	42	10	0,011
Pyrola asarifolia Michx.	38	0	0,0001
Ribes glandulosum Grauer	35	2	0,0001
Clintonia borealis (Ait.) Raf.	35	58	0,016
Ribes lacustre (Pers.) Poir.	32	0	0,0001
Ribes triste Pallas	28	6	0,044
Athyrium filix-femina (L.) Roth	28	0	0,0001
Mertensia paniculata (Ait.) G. Don	25	0	0,0001
Dryopteris spinulosa (O.F. Muell.)	25	1	0,015
Pyrola elliptica Nutt.	24	2	0,038
Actaea rubra (Ait.) Willd.	23	3	0,019
Dryopteris disjuncta (Ledeb.) Morton	19	1	0,029
Rubus idaeus L.	19	0	0,0001
Maianthemum canadense Desf.	15	82	0,0001
Cornus stolonifera Michx.	15	0	0,024
Diervilla lonicera Mill.	9	54	0,0001
Circaea alpina L.	9	0	0,041

Tableau 1.6 (Suite)

Dépôts de surface / Espèces	Argile	Till	*p*
Sorbus Americana Marsh.	3	27	0,047
Vaccinium angustifolium Ait.	2	42	0,0001
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn	2	29	0,008
Vaccinium myrtilloides Michx.	1	44	0,0001
Lycopodium obscurum L.	0	68	0,0001
Lycopodium clavatum L.	0	32	0,002
Viburnum cassinoides L.	0	13	0,044

1.3.3 Importance du couvert forestier, de la disponibilité des éléments nutritifs et du dépôt sur la composition de sous-bois

Un total de 32,2% de la variance présente dans l'espace réduit de l'analyse canonique des correspondances est expliquée par les variables environnementales inclues dans l'analyse. L'influence du couvert forestier explique 8,9% de la variance présente au sein de la composition de sous-bois. Près de 4,5 % de la variance totale est expliquée exclusivement par l'influence du couvert forestier et 4,1% de la variance est expliquée par l'influence du couvert forestier sur la disponibilité des éléments nutritifs. La disponibilité des éléments nutritifs explique de façon exclusive 18,7 % de la variance totale (Figure 1.2). Le dépôt de surface, soit le pourcentage d'argile et limon dans le sol minéral, n'explique exclusivement que 1,6 % de la variance totale. La part de variance expliquée par le pourcentage en argile-limon et la disponibilité des éléments nutritifs est de 3 %. Une fraction importante de la variance totale reste inexpliquée soit 67,8%.

1.3.4 Influence du couvert forestier et variables environnementales

Les valeurs propres des axes 1 et 2 de l'analyse canonique des correspondances détendancée réalisée sur l'ensemble des parcelles (argile et till) sont respectivement 0,19 et 0,10. Ces deux axes sont significatifs selon un test de Monté Carlo (ter Braak 1987). Le gradient de composition des peuplements, peuplier faux-tremble, bouleau blanc, conifères, pin gris, est toujours présent. L'axe 1 est associé à la disponibilité des éléments nutritifs tandis que le deuxième axe est associé à la présence de conifères dans le peuplement (Figure 1.3). La surface terrière en conifères est négativement corrélée avec la concentration en potassium disponible dans l'humus. Le vecteur de la surface terrière en peuplier est lié au calcium et magnésium échangeables, et au potassium disponible dans l'humus. La surface terrière en pin gris est intimement reliée à la concentration en phosphore disponible dans l'humus et le sol minéral, et les concentrations en ammonium et nitrate, le pH et la concentration en calcium dans le sol minéral sont négativement corrélés à la surface terrière en pin gris. Les valeurs moyennes, pour chacun des couverts forestiers, des paramètres de l'humus et le sol minéral inclus dans l'analyse canonique des correspondances sont présentées dans le tableau 1.7. Au sol et à 50 cm du sol, les modèles des analyses de variance sur les rangs de la lumière disponible au sol et au-dessus du sol ne sont pas significatifs, signifiant donc que la transmission lumineuse n'est pas différente selon le couvert forestier (Tableau 1.7, Tableau 1.8).

Tableau 1.7 Conditions environnementales présentes pour chacun des couverts forestiers en fonction du dépôt

		ARGILE				TILL			
	Variables environnementales	Peuplier faux-tremble	Bouleau blanc	Conifères	Pin gris	Peuplier faux-tremble	Bouleau blanc	Conifères	Pin gris
Lumière	% PPFD à 50cm du sol	6,44 ± 3,90	4,91 ± 3,48	4,08 ± 2,46	4,92 ± 1,19	6,38 ± 3,03	5,79 ± 3,01	4,92 ± 2,92	7,88 ± 0,82
	% PPFD au sol	4,56 ± 2,55	3,94 ± 2,51	3,57 ± 2,11	3,76 ± 0,91	4,76 ± 2,20	4,73 ± 2,43	4,20 ± 2,37	6,25 ± 0,36
Humus	Ca_e (cmol/kg sol)	43,44 ± 12,00	33,90 ± 10,73	33,99 ± 11,52	18,97 ± 3,40	26,71 ± 8,51	21,79 ± 7,44	21,72 ± 6,15	12,82 ± 2,60
	K_e (cmol/kg sol)	3,27 ± 1,15	3,80 ± 1,13	3,18 ± 0,68	3,10 ± 0,50	3,11 ± 0,79	3,11 ± 0,68	2,66 ± 0,87	2,53 ± 0,23
	Mg_e (cmol/kg sol)	5,34 ± 2,15	5,15 ± 1,75	3,92 ± 1,35	3,93 ± 0,51	3,26 ± 1,34	3,53 ± 1,59	2,69 ± 0,99	2,46 ± 0,12
	NH_4 dis (µg/g sol)	163,33 ± 198,20	117,65 ± 197,79	68,82 ± 113,16	196,05 ± 105,56	238,52 ± 329,54	393,56 ± 620,97	110,41 ± 162,31	155,83 ± 63,93
	NO_3 dis (µg/g sol)	0,44 ± 0,61	0,90 ± 2,35	0,18 ± 0,46	1,53 ± 0,10	0,24 ± 0,34	0,43 ± 0,71	0,30 ± 0,48	1,25 ± 0,06
	P dis (µg/g sol)	29,66 ± 13,23	28,73 ± 17,67	30,35 ± 16,88	61,20 ± 16,82	25,76 ± 14,49	34,55 ± 21,17	26,75 ± 17,49	59,03 ± 4,29
	pH (eau)	5,1 ± 0,3	4,9 ± 0,4	4,6 ± 0,5	4,2 ± 0,1	4,4 ± 0,4	4,2 ± 0,4	4,2 ± 0,4	3,6 ± 0,1
Sol minéral	Ca_e (cmol/kg sol)	12,82 ± 9,69	7,94 ± 7,33	7,98 ± 4,94	4,02 ± 2,08	1,48 ± 1,18	1,81 ± 2,39	0,79 ± 0,58	1,06 ± 0,85
	K_e (cmol/kg sol)	0,57 ± 0,29	0,54 ± 0,30	0,50 ± 0,23	0,73 ± 0,08	0,14 ± 0,07	0,14 ± 0,10	0,11 ± 0,04	0,52 ± 0,10
	Mg_e (cmol/kg sol)	2,69 ± 1,98	1,75 ± 0,67	1,73 ± 0,94	1,56 ± 0,87	0,32 ± 0,22	0,36 ± 0,30	0,22 ± 0,11	0,30 ± 0,20
	NH_4 dis (µg/g sol)	20,05 ± 23,81	13,88 ± 28,47	7,00 ± 9,65	5,68 ± 2,59	18,49 ± 25,33	15,99 ± 24,64	6,02 ± 7,82	4,50 ± 3,56
	NO_3 dis (µg/g sol)	0,32 ± 0,50	0,15 ± 0,30	0,06 ± 0,09	0,33 ± 0,05	0,12 ± 0,24	0,04 ± 0,08	0,09 ± 0,14	0,33 ± 0,05
	P dis (µg/g sol)	7,92 ± 4,06	7,97 ± 4,32	9,19 ± 5,49	23,28 ± 15,33	4,26 ± 2,74	8,08 ± 5,49	7,41 ± 5,78	27,60 ± 12,49
	pH (eau)	4,5 ± 0,5	4,1 ± 0,3	4,1 ± 0,3	4,6 ± 0,1	3,9 ± 0,3	4,0 ± 0,2	3,9 ± 0,2	4,0 ± 0,3

Tableau 1.8 Analyses de variance effectuées sur les rangs de la lumière disponible au sol et à 50 cm au-dessus du sol

	Lumière disponible au sol (R^2 = 0,10)			Lumière disponible à 50 cm au-dessus du sol (R^2 = 0,15)		
	DL	CM	Valeur de F	DL	CM	Valeur de F
Modèle	7	948,51	1,30	7	1458,30	2,13
Erreur	86	727,51		86	686,02	
Couvert forestier	3	1124,50	1,55	3	2452,19	3,57*
Dépôt de surface	1	3199,85	4,40*	1	3038,51	4,43*
Couvert * dépôt	3	554,84	0,76	3	409,09	0,60

* = 0,01 < p < 0,05 ; ** = 0,001 < p < 0,01 ; *** = p < 0,001.

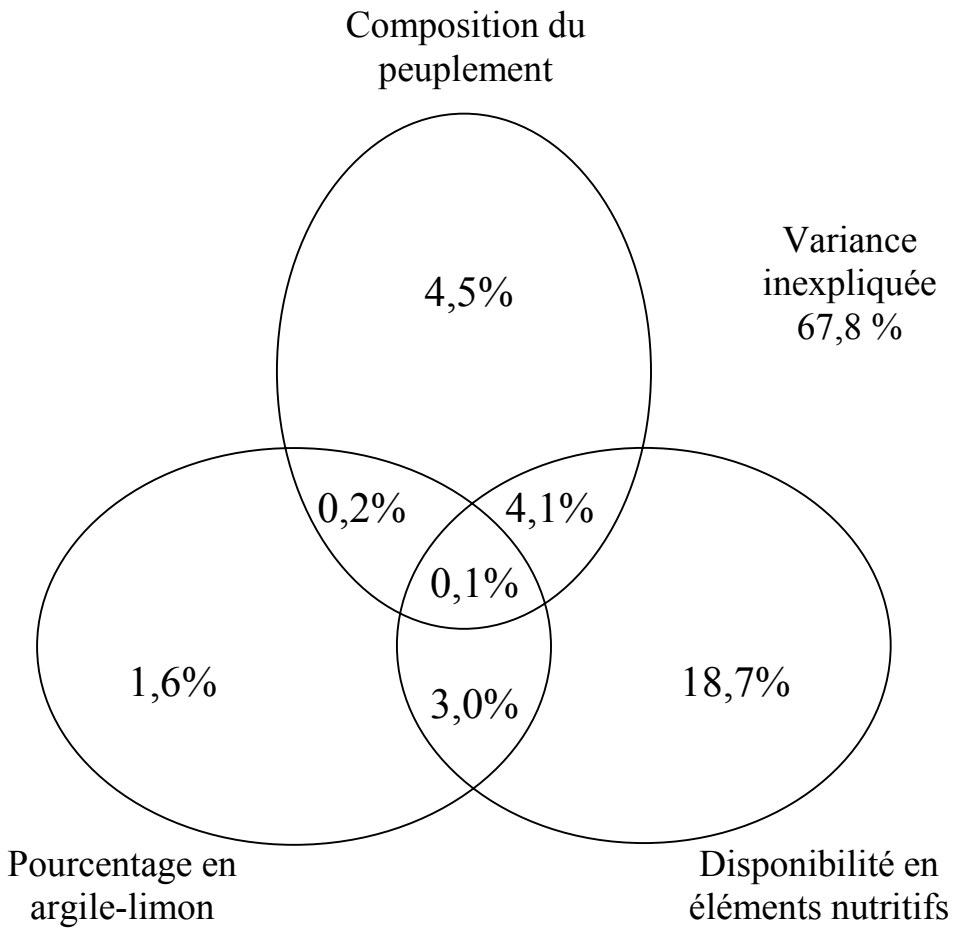

Figure 1.2 Partition de la variance entre les trois groupes de variables explicatives

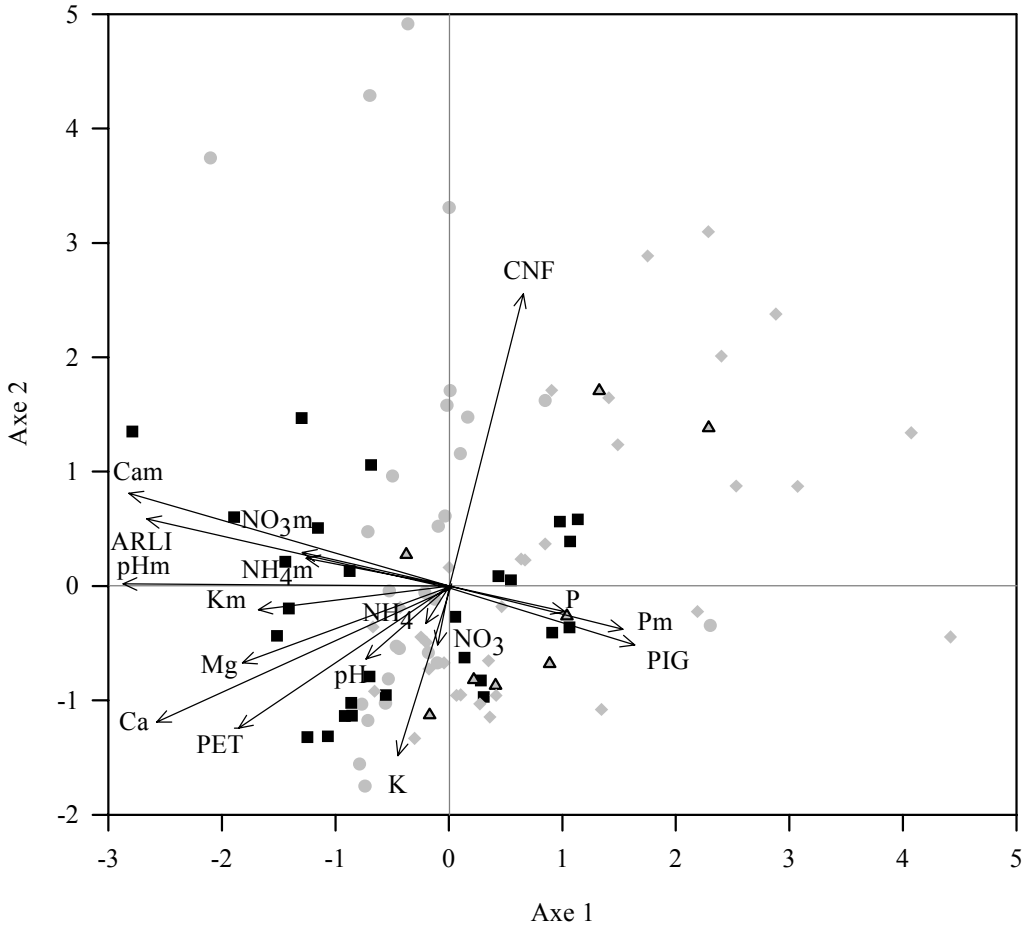

Figure 1.3 Analyse canonique des correspondances (détendancée) effectuée sur l'ensemble des parcelles du plan d'échantillonnage. Bouleau blanc = ●, conifères = ♦, peuplier faux-tremble = ■ et pin gris = Δ

Note : les symboles chimiques suivis d'un 'm' minuscule correspond aux éléments nutritifs disponibles dans le sol minéral, ARLI : %argile-limon.

1.4 Discussion

1.4.1 Influence du couvert forestier sur la composition, la richesse et la diversité de la strate de sous-bois

La composition du sous-bois change en fonction du couvert forestier. La composition dans les peuplements de peupliers est nettement différente de celle dans les peuplements résineux tolérants et les peuplements de pin gris. Cependant, la richesse et la diversité de la strate de sous-bois ne sont pas significativement affectées par le type de couvert forestier. Il y a donc un changement de composition de la strate de sous-bois lorsque l'on passe d'un peuplement dominé par le peuplier faux-tremble à un peuplement coniférien ou un peuplement de pin gris, cependant l'organisation structurelle demeure semblable. Saetre *et al*. (1997) ont aussi observé un effet du couvert, entre les peuplements purs d'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst.) et les peuplements mélangés d'épinette et de bouleau (*Betula pendula* Roth et *Betula pubescens* Ehrh.), sur la composition sans pour autant avoir un effet sur la richesse. Le dépôt de surface influence la composition et la richesse du sous-bois. Il y a donc une différence de composition entre les peuplements sur till et ceux sur argile mais il y a aussi plus d'espèces présentes sur argile sans avoir des indices de diversité différents entre les deux dépôts. Ce qui suggère que l'équitabilité sur argile est plus faible que sur till, donc qu'il y a dominance de seulement quelques espèces sur l'ensemble des autres espèces de sous-bois présentes sur argile.

1.4.2 Couverts forestiers et espèces indicatrices

Puisque les peuplements de peuplier faux-tremble et ceux de pin gris représentent les deux extrémités du gradient, il est parfaitement logique que la majorité des espèces indicatrices est associée soit à l'un ou à l'autre de ces peuplements. Les espèces indicatrices associées au pin gris sont en majeur partie des espèces tolérantes à des sols pauvres telles *Alnus crispa*, *Cornus canadensis*, *Vaccinium angustifolium*,

Chiogenes hispidula. *Chiogenes hispidula* suggère la présence d'un sol pauvre et aussi une couche d'humus faiblement décomposée et plus importante (Bergeron et Bouchard 1983). Seul le pin gris possède des espèces à feuilles persistantes (*Coptis groenlandica, Chiogenes hispidula*) comme espèces indicatrices et la présence de ce caractère est généralement associée à l'infertilité du sol (Al-Mufti *et al*. 1977, Beadles 1966, Monk 1966). Cependant, *Oxalis montana,* une espèce indicatrice des peuplements de pin gris, est généralement associée à des sites eutrophes (Bergeron et Bouchard 1983). Ceci suggère que l'influence du pin gris sur la composition du sous-bois ne s'expliquerait pas uniquement par la faible disponibilité des éléments nutritifs. Les espèces indicatrices du couvert de peuplier faux-tremble telles *Corylus cornuta*, *Trilium cernuum* et *Gallium triflorum* sont considérées davantage comme des espèces recherchant des sols riches et ayant un pH élevé. Les espèces associées aux tills sont des espèces tolérantes aux sols pauvres et la majorité de ces espèces sont aussi associées aux peuplements de pin gris telles *Sorbus americana*, *Ptéridium aquilinum*, *Vaccinium angustifolium* et *Lycopodium clavatum*. À l'inverse, les espèces associées aux dépôts argileux sont des espèces recherchant les sols riches comme *Galium triflorum*. Certaines espèces de sous-bois tolérantes à l'ombre sont capables de profiter de la présence de petites trouées pour augmenter leur recouvrement telles que *Aster macrophyllus* et *Aralia nudicaulis* et d'autres espèces sont intolérantes à l'ombre comme *Solidago rugosa* Mill., *Epilobium angustifolium* L. et *Rubus idaeus* (De Grandpré *et al*. 1993). Seule A. *nudicaulis* est significativement lié à un couvert forestier soit le peuplier faux-tremble.

1.4.3 Importance du couvert forestier, du dépôt et de la disponibilité des nutriments sur la variabilité de la composition de la strate de sous-bois

Lorsque l'on tente d'expliquer la variabilité présente au sein de la strate de sous-bois, bien des variables peuvent être mises en causes dont la microtopographie, la composition avant perturbation, les agents pollinisateurs et le hasard. Toutefois, le

couvert forestier parvient à expliquer une proportion de la variabilité, ce qui confirme l'effet du couvert sur la composition de sous-bois. La disponibilité des éléments nutritifs explique une part de variabilité qui ne peut être attribuable à l'influence du couvert sur le cycle des éléments nutritifs ni à l'influence du dépôt de surface. Les espèces de sous-bois par la décomposition rapide de leurs feuilles sénescentes influencent le cycle des éléments nutritifs et ainsi augmentent la disponibilité de certains nutriments pour les autres espèces de sous-bois ou pour les essences forestières (Peterson et Rolfe 1982). La variabilité présente au niveau de la composition pourrait donc s'expliquer partiellement par l'influence des espèces de sous-bois sur la disponibilité des nutriments. Malgré une attention toute particulière portée à la sélection de site ayant des conditions édaphiques similaires, l'influence de la disponibilité des éléments nutritifs pourrait aussi s'expliquer par un gradient subtil de conditions environnementales. Le pourcentage en argile-limon explique une infime partie de la variance. Le pourcentage en argile a une influence sur la disponibilité en nutriment mais la texture joue aussi un rôle sur la disponibilité de l'eau (Jenny 1980).

1.4.3.1 Influence indirect du couvert forestier et disponibilité des nutriments

Une part de variance (4,1%) s'explique par l'influence du couvert sur la disponibilité des éléments nutritifs. Saetre *et al*. (1997) ont observé l'influence du couvert sur le pH et la saturation en bases de la litière et de l'humus. En forêt boréale mixte, l'exigence en terme d'éléments nutritifs des essences qui composent le peuplement a un effet sur la disponibilité des nutriments et la qualité de la litière (Paré et Bergeron 1996, Brais *et al*. 1995, Longpré *et al*. 1994, Paré *et al.* 1993). La différence de composition entre le peuplier faux-tremble et les autres couverts est aussi associée à une disponibilité accrue en calcium et magnésium, et au pH élevé de l'humus pour les plantes de sous-bois.

La surface terrière en pin gris est fortement associée à la concentration en phosphore dans l'humus et le sol minéral, suggérant que le pin gris influence directement ou indirectement le cycle du phosphore permettant ainsi une disponibilité accrue en phosphore sous son couvert. Ce résultat est appuyé par le fait que le phosphore intensifie la présence de caractères xéromorphiques telle la persistance des feuilles (Monk 1966) et que seul le pin gris a des espèces indicatrices persistantes. La concentration en phosphore disponible pourrait être à l'origine des différences de composition observées entre le pin gris et les autres couverts forestiers. Cependant, la faible disponibilité du phosphore pourrait s'expliquer par une utilisation accrue de cet élément par les autres couverts forestiers, ce qui implique une conclusion totalement différente suggérant que les espèces sous pin gris sont tolérantes à une faible disponibilité en phosphore induite par l'effet négatif du pin gris sur le cycle des nutriments. De plus, cette hypothèse est appuyée par d'autres études ayant un quantité inférieure de phosphore dans l'humus dans les peuplements de pin gris et par le fait que le pin gris contient moins de phosphore dans sa tige, ses branches et sa litière (Brais et al. 1995, Perala et Alban 1982). D'après Ste-Marie et Paré (1999), le type de couvert forestier et le pH ont un effet significatif sur la nitrification nette. Ils démontrent que la relation positive entre la nitrification nette et le pH est évidente lorsqu'on compare les sites de peuplier faux-tremble et de pin gris. La nitrification nette est aussi influencée par la concentration en ammonium (Brais *et al*. 1995). Le pH, le calcium échangeable, le nitrate et l'ammonium disponibles dans le sol minéral sont négativement corrélés à la surface terrière en pin gris. Les espèces indicatrices du couvert de pin gris seraient des espèces ayant un potentiel compétitif grâce à leur capacité à métaboliser le NH_4, à tolérer l'acidité du sol ou à tolérer une faible disponibilité en azote ou simplement une faible disponibilité en éléments nutritifs. Le gradient observé pourrait être expliqué en partie par le pH et la présence de nitrification dans le sol, mais aussi par la disponibilité du phosphore et des cations échangeables.

1.4.3.2 Influence direct du couvert forestier sur la composition

Le couvert forestier explique de façon exclusive une part de la variabilité (4,5%) et la surface terrière en conifères tolérants semble liée à la deuxième axe de l'ordination, ce qui suggère une influence directe du couvert sur la strate de sous-bois. La compétition pour l'eau et les éléments nutritifs entre la strate de sous-bois et la strate arborescente ainsi que la disponibilité de la lumière pourrait expliquer une partie de l'influence directe du couvert. Le réseau de racines fines des essences arborescentes de début de succession se situe surtout dans le sol minéral tandis que le réseau de racines fines des essences de fin de succession comme le sapin, l'épinette et le cèdre est davantage établi dans l'humus. La présence des racines fines des essences résineuses tolérantes dans la couverture morte pourrait expliquer une certaine compétition pour les éléments nutritifs et l'eau entre les espèces de sous-bois et les essences qui composent le couvert. Ainsi, le sous-bois des peuplements résineux pourrait être composé d'espèces différentes ayant la capacité de produire de longues racines dans le sol minéral afin de réduire la compétition (Finér *et al*. 1997).

Le couvert forestier influence la quantité et la qualité de la lumière en sous-bois (Messier *et al*. 1998, Tasker et Smith 1977, Anderson *et al*. 1969, Federer et Tanner 1966). La capacité des peuplements de conifères tolérants à atténuer davantage la lumière disponible au-dessus de la végétation pourrait expliquer, en partie, l'influence directe du couvert sur la composition du sous-bois, malgré le fait que la lumière ne varie pas en fonction du couvert dans la strate herbacée. De plus, il semble que le ratio rouge clair : rouge foncé et que la proportion de lumière bleue soient supérieurs sous les essences résineuses comparativement aux espèces feuillues (Tasker et Smith 1977, Federer et Tanner 1966). Les espèces intolérantes à l'ombre, en comparaison aux espèces tolérantes, transmettent une plus grande proportion de la lumière telle

que mesurée par le PPFD (Photosynthetic Photon Flux Density) au-dessus de la végétation de sous-bois (Messier *et al*. 1998). La disponibilité de la lumière pourrait être à l'origine de certaines différences de composition entre les essences feuillues et résineuses puisque au printemps, certaines espèces de sous-bois profitent de l'apport lumineux accru sous les peuplements de feuillus pour leur reproduction et leur croissance. La quantité de lumière transmise sous pin gris et sous feuillus est comparable. Cependant, la qualité de la lumière disponible, exprimée par un ratio rouge clair : rouge foncé plus élevé, est supérieure sous pin gris comparativement au couvert feuillu. Sous le couvert de pin gris, les espèces de sous-bois profitent à la fois d'une disponibilité élevée de lumière et d'une lumière de qualité contrairement aux espèces sous couverts feuillus. La composition sous pin gris pourrait se différentier de la composition sous les autres couverts grâce à la capacité de ce couvert forestier à transmettre davantage de lumière de qualité.

1.5 Conclusion

Le couvert forestier influence la composition des communautés de sous-bois par son influence sur la disponibilité des éléments nutritifs, et aussi par la compétition existant entre le couvert forestier et la strate de sous-bois pour l'eau et les éléments nutritifs. Par son influence sur la qualité du site, en terme de disponibilité des éléments nutritifs, le couvert forestier influence le développement de l'écosystème. La diversité et la richesse du peuplement ne changent pas en fonction du couvert, cependant, il y a un changement de composition. Ce qui suggère qu'à la disparition d'un type de couvert serait associée la disparition d'espèces de sous-bois résultant une baisse de la biodiversité à l'échelle du paysage. Le fait d'identifier le couvert forestier comme une variable structurante dans la dynamique de la strate de sous-bois implique que le peuplement doit être considéré comme une unité organisationnelle au sein de la forêt boréale lors de son aménagement, et supporte la conservation d'une diversité de couverts au niveau du paysage. Nos résultats suggèrent que la combinaison de la qualité du site, définie par les conditions abiotiques, et du type de peuplement est nécessaire pour obtenir un bon indicateur de la productivité. De façon alternative, lorsque le couvert forestier est supprimé, les espèces de sous-bois indicatrices pourraient être utilisées pour évaluer la qualité du site.

CHAPITRE II

INFLUENCE DU COUVERT FORESTIER SUR LA BIOMASSE DE LA STRATE DE SOUS-BOIS DANS LA FORÊT BORÉALE MIXTE

2.1 Introduction

Bien que la végétation de sous-bois contribue faiblement à la biomasse totale d'un écosystème (Zavitkovski 1976), le cycle des éléments nutritifs et la compétition présente à l'intérieur de cette strate influencent le succès initial des espèces arborescentes (Gilliam et Turrill 1993). De plus, les espèces de sous-bois reflètent souvent la qualité (fertilité) du site (Spies et Barnes 1985), il est donc intéressant de comprendre les interactions entre la strate de sous-bois, le cycle des éléments nutritifs, et la strate arborescente. Lorsque la lumière est relativement uniforme et abondante, le développement de la strate de sous-bois est limité par la disponibilité des nutriments. Plus tard dans la succession, lorsque la canopé est plus dense et stratifiée, la strate de sous-bois devient davantage limitée par la disponibilité de la lumière (Gilliam et Turrill 1993). Une corrélation positive a été identifiée entre l'énergie solaire incidente et la biomasse de la végétation de sous-bois (Zavitkovski 1976). Le recouvrement herbacé augmente avec la fertilité du sol, cependant l'influence de la topographie et de l'humidité sur la strate herbacée sont plus importantes (Greller 1988).

En forêt boréale mixte, malgré la présence de conditions édaphiques similaires, le couvert forestier influence certains processus écosystémiques tels le cycle des éléments nutritifs et la transmission lumineuse en sous-bois. En présence de dépôts comparables, la disponibilité des éléments nutritifs varie en fonction des exigences

nutritives des espèces arborescentes qui composent la canopé (Bergeron et Paré 1996, Brais *et al*. 1995, Longpré *et al*. 1994, Paré *et al*. 1993). Il semble que le couvert arborescent, par son influence sur le pH de l'humus, affecte aussi la nitrification nette (Ste-Marie et Paré 1999). Le pourcentage de lumière transmise (% photosynthetic photon flux density) est modifié distinctement par les différentes essences arborescentes. Il semble que les essences intolérantes à l'ombre comme le peuplier faux-tremble, le pin gris et le bouleau blanc transmettent un pourcentage de lumière significativement plus élevé que les essences tolérantes à l'ombre (sapin baumier, épinette blanche et cèdre blanc; Messier *et al*. 1998). Sachant que la composition de la strate de sous-bois varie en fonction du type de couvert (Chapitre I), et que le peuplement, en fonction de ces exigences en nutriments, influence positivement ou négativement la disponibilité des éléments nutritifs et modifie la disponibilité de la lumière en sous-bois, nous posons l'hypothèse que le couvert forestier influence la biomasse de la strate de sous-bois malgré la présence de conditions édaphiques similaires.

Le principal objectif de cette étude est d'évaluer l'influence de la composition du couvert forestier sur le développement de la biomasse de sous-bois en présence de conditions édaphiques similaires. Plus précisément, nous allons tester l'influence du couvert sur le recouvrement moyen total, arbustif et herbacé ainsi que sur la biomasse de deux espèces indicatrices de la biomasse de sous-bois, soit l'érable à épis (*Acer spicatum* Lam.) et l'aster à grande feuille (*Aster macrophyllus* L.). Un second objectif est de documenter les liens de causalité entre la disponibilité de la lumière, la disponibilité en éléments nutritifs (calcium, nitrate, ammonium etc.) et la biomasse végétale en sous-bois.

2.2 Matériels et méthodes

2.2.1 Description du site

La région étudiée se situe autour du Lac Duparquet, dans le nord-ouest du Québec à 48°30'N ; 79°20'W. Cette région se retrouve dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest (Grondin 1996) et couvre une partie de la grande ceinture d'argile (Clay Belt) du Québec et de l'Ontario créée par les dépôts lacustres de l'expansion maximale du lac proglaciaire Ojibway-Barlow au post-Wisconsin (Vincent et Hardy 1977). La station météorologique la plus près de la zone d'échantillonnage est située à La Sarre, à 35 km au nord du Lac Duparquet. La température moyenne annuelle est de 0,8 °C, la température moyenne journalière de janvier étant –17,9 °C et 16,8 °C étant la température moyenne journalière de juillet. La moyenne des précipitations totales annuelles est de 856,8 mm (Environnement Canada 1993). La composition végétale de la zone étudiée varie selon un gradient successionnel décrit par Bergeron et Dubuc (1989). En début de succession, les forêts dominées par le bouleau blanc, le peuplier faux-tremble ou le pin gris évoluent, si elles ne subissent pas de perturbations majeures, vers une forêt dominée par le sapin baumier et le cèdre blanc. Cependant, plusieurs voies successionnelles sont possibles et, dans certains cas, le sapin et l'épinette reviennent immédiatement après feu (Bergeron et Dubuc 1989). Une étude dendrochronologique a déterminé l'âge des forêts perturbées par des feux ayant eu lieu il y a 281 à 34 ans (Dansereau et Bergeron 1993, Bergeron 1991). La composition de sous-bois varie aussi en fonction du temps. Les espèces pionnières comme *Aster macrophyllus* L., *Solidago rugosa* Mill. et *Rubus idaeus* L. envahissent et dominent le milieu jusqu'à la fermeture de la canopé. Ensuite, certaines espèces tolérantes à l'ombre comme Cornus *canadensis* L. et *Linnaea borealis* L. apparaissent et, plus tard dans la succession, la dominance d'A. *macrophyllus*, d'*Aralia nudicaulis* L. et *Acer spicatum* Lam. diminuent. Après, 230 ans le recouvrement des espèces vasculaires est faible à l'exception de *Taxus*

canadensis Marsh.. Une sévère épidémie de la tordeuse des bourgeons d'épinette (*Choristoneura fumiferana*) s'est produite de 1970 à 1987 causant la mort de la majorité des sapins baumiers dans la région (Morin *et al*. 1993).

2.2.2 Plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage inclut quatre types de couvert forestier soit des peuplements purs de peupliers faux-tremble, de bouleaux blancs, de pins gris et des peuplements de résineux tolérants (sapin baumier, cèdre blanc, épinette blanche). Les peuplements se retrouvent sur till ou argile, et sont issus de feux d'âges différents soit 34 ans, 54 ans, 75-79-82 ans et 129 ans (Tableau 2.1). Des parcelles de 10 m x 10 m ont été installées dans le territoire de la Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet [FERLD] en portant une attention particulière à ce que les conditions édaphiques (dépôt, pente et drainage) soient similaires à l'intérieur du dispositif afin d'isoler l'effet présumé du couvert. Les catégories de couverts végétaux ont été attribuées lorsque la parcelle renfermait un pourcentage supérieur à 75% de la surface terrière de l'espèce ou groupe d'espèces choisis (Tableau 2.2). Le nombre de réplicat, pour chaque combinaison dépôt-couvert-âge, n'est pas équivalent pour chaque traitement (couvert) et les 4 traitements ne sont pas présents dans chacune des années de feu à cause de la difficulté de les trouver à l'état naturel sans perturbations anthropiques et sur les dépôts désirés (Tableau 2.1). Puisque la dimension des parcelles est faible, les perturbations dues à la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont pu être évitées.

Tableau 2.1 Description du plan d'échantillonnage

		Argile				Till			
	Années de feux	1870	1916-23	1944	1964	1870	1919-23	1944	1964
Couverts forestiers	Peuplier faux-tremble	4	4	4	4	4	4	4	4
	Bouleau blanc	4	3	4	0	4	5	4	3
	Pin gris	0	4	0	0	0	4	0	0
	Conifères	4	4	4	0	4	4	4	3
	Total de parcelles	12	15	12	4	12	17	12	10

Tableau 2.2 Surface terrière moyenne couverte par chacune des essences étudiées, hauteur et densité moyennes des peuplements

COUVERTS FORESTIERS	Bouleau blanc	Conifères	Peuplier faux-tremble	Pin gris
Espèces forestières		Surface terrière (m^2/hectare)		
Bouleau blanc	28,00	4,39	1,50	2,08
Conifères	2,30	23,46	1,51	0,93
Peuplier faux-tremble	0,95	1,76	44,76	0,00
Pin gris	0,00	0,43	0,16	36,55
Hauteur moyenne (m)	13,57	11,89	16,51	17,99
Densité moyenne (nombre de tige (dhp≥5cm) / hectare)	2025,93	2148,15	2100,00	1600,00

2.2.3 Échantillonnage de la végétation

Dans cette étude, la strate de sous-bois inclut les espèces herbacées, arbustives et les espèces arborescentes de moins de un mètre de hauteur ou, de moins de un cm de diamètre à hauteur de poitrine (Appendice 1). Afin d'évaluer l'influence du couvert arborescent sur la biomasse de la strate de sous-bois, dix microplacettes de 1 m x 1 m ont été installées de façon aléatoire dans les parcelles de 10 m x 10 m. Dans chacune des microplacettes, le recouvrement a été estimé en pourcentage pour chaque espèce présente lors de l'échantillonnage. Ensuite, la moyenne des recouvrements, estimés pour chaque espèce à l'intérieur d'une parcelle, a été calculée pour ensuite faire une sommation des recouvrements moyens de toutes les espèces (recouvrement moyen total), des espèces arbustives (recouvrement moyen arbustif) et des espèces herbacées (recouvrement moyen herbacé; Appendice 1). De plus, deux espèces de sous-bois, l'érable à épis grâce à sa dominance dans la strate arbustive et l'aster à grande feuille dans la strate herbacée, ont été sélectionnées comme espèces indicatrices de la biomasse de leur strate respective. La dominance de ces espèces dans la strate de sous-bois a été observée lors d'un échantillonnage préliminaire en 1997.

Pour chaque parcelle (100 m^2), la biomasse totale de l'érable à épis a été estimée à partir de l'équation présentée à l'Appendice 2 (Aubin et Hély, donnée non publiée). Le diamètre de chaque tige a été mesuré à l'aide d'un vernier, sur 25% de la surface de chaque parcelle. Dans les cas où le nombre de tige était faible, la surface échantillonnée passait de 25% à 50% et dans certains cas à 100% de la parcelle. Les biomasses totales calculées pour chaque tige ont été additionnées pour la surface échantillonnée et rapportées à 100% s'il y avait lieu.

Dans le but d'établir une équation permettant d'estimer la biomasse aérienne de l'aster à grande feuille à partir de son recouvrement, la biomasse aérienne de l'aster à grande feuille a été récoltée après avoir estimé son recouvrement en pourcentage à l'intérieur d'un mètre carré établi de façon aléatoire dans chaque parcelle du

dispositif. La biomasse récoltée a été pesée après avoir séchée à 65ºC pendant 48 heures à l'étuve. Afin de respecter les postulats d'homoscédasticité et de normalité des résidus, le logarithme en base 10 de la biomasse et du recouvrement de l'aster à grande feuille ont été utilisés pour faire une régression linéaire (SAS Institute Inc. 1985). L'équation de régression

[1] $\log_{10}$ (biomasse de l'aster) = -0,18 + 0,69 $\log_{10}$ (recouvrement de l'aster)

a finalement été établie à partir des coefficients de régression $ß_0$ (p = 0,0001) et $ß_1$ (p = 0,0001; Figure 2.1). Le coefficient de détermination (R^2) étant de 90% et le modèle général étant hautement significatif (p = 0,001), l'équation [1] a été utilisée pour prédire la biomasse de l'aster à partir du recouvrement moyen calculé pour chaque parcelle. En tenant compte de la distribution des valeurs de recouvrements moyens de l'aster à grande feuille, le modèle prédictif a été basé sur des valeurs de recouvrement entre 1 et 50 inclusivement dans le but d'obtenir une prédiction plus précise puisque moins de cinq valeurs (recouvrement moyen de l'aster) étaient supérieures à 50.

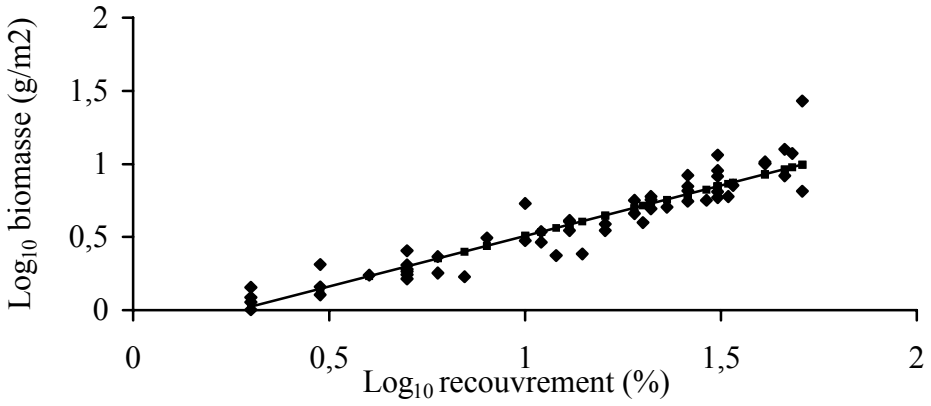

Figure 2.1 Relation entre le recouvrement et la biomasse de l'aster à grande feuille. L'équation de régression est $\log_{10}Y = -0{,}18 + 0{,}69\log_{10}X$ ($R_2 = 0{,}90$). Le facteur de correction à utiliser après la détransformation est 1,02.

2.2.4 Échantillonnage du sol et de la lumière

Quatre sous-échantillons de l'horizon FH (fibre-humus) et 4 sous-échantillons de sol minéral récoltés dans les dix premiers centimètres de profond (Horizon Ae et partie supérieure de l'horizon B), ont été récoltés aléatoirement dans chaque parcelle. Les sous-échantillons ont été regroupés par horizon et ont été séchés à l'air libre et broyés finement. Le pH de l'humus a été déterminé dans l'eau (McKeague 1976). L'azote minéral (NH_4 et NO_3) a été extrait dans une solution de KCl 2 M et les concentrations ont été déterminées par FIA (Tecator FIA Star 5020). Le calcium (Ca) échangeable du sol a été déterminé par spectrophotométrie d'absorption atomique après avoir été extrait par une solution de $BaCl_2$ 0,1 M (Hendershot *et al.* 1993). Le pourcentage argile-limon dans le sol minéral a été déterminé par une analyse granulométrique (Mc Keague 1976).

La densité du flux de photon photosynthétique (400 à 700 nm) à 50 cm au-dessus du sol a été mesurée systématiquement pour huit points dans chacune des 94 parcelles à l'aide d'un *LAI-2000 plant canopy analyser* (LICOR Inc., Lincoln, NE).

Simultanément, une mesure de référence, correspondante à 100% de transmission de la lumière, a été prise automatiquement à toutes les 15 secondes en milieu ouvert à proximité des sites d'étude. À l'aide du logiciel C-2000 (LICOR inc., Lincoln, NE), les mesures prises en sous-bois ont été associées aux mesures de référence appropriées et ainsi le pourcentage de transmission lumineuse à 50 cm au-dessus du sol a pu être calculé.

2.2.5 Analyses statistiques

Des analyses de variances à trois critères de classifications, considérant le dépôt de surface, le couvert arborescent, l'âge du peuplement et les interactions, ont été effectuées sur les rangs du recouvrement moyen total, arbustif et herbacé ainsi que sur la biomasse totale de l'érable à épis. Une analyse de variance à trois facteurs a aussi été effectuée sur le logarithme en base 10 de la biomasse de l'aster à grande feuille. Les postulats de normalité de la distribution des résidus et de l'homoscédasticité des résidus de l'analyse de variance sont respectés grâce à la transformation logarithmique de la biomasse de l'aster. Puisque le plan d'échantillonnage intégral ne permet pas de tester l'effet de l'âge des peuplements, les analyses de variance sur les rangs et sur la biomasse de l'aster ont d'abord été effectuées en supprimant le couvert de pin gris afin d'obtenir tous les traitements dans tous les âges de peuplements afin de s'assurer qu'il n'y a pas d'interaction significative entre le couvert forestier et l'âge du peuplement. Puisque aucune variables n'est significativement affectées par l'interaction entre le couvert et l'âge (résultats non présentés), des analyses de variance à deux critères de classification, le dépôt et le couvert forestier, ont été effectuées sur les parcelles issues des trois feux regroupés de 1916, 1919 et 1923 incluant les quatre couverts forestiers soient le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc, le pin gris et les conifères tolérants. L'auteur assume donc que le couvert forestier de pin gris n'interagit pas avec l'âge des peuplements sur le recouvrement total, arbustif, herbacé et la biomasse de l'érable à

épis et de l'aster à grande feuille. Des comparaisons multiples (test de Tukey) ont ensuite été effectuées en fonction des couverts forestiers sur les moyennes des rangs des recouvrements moyens totaux, arbustifs et herbacés, sur les moyennes des rangs des biomasses de l'érable à épis et sur les moyennes des biomasses, transformées par un logarithme en base 10, de l'aster à grande feuille. Puisque les interactions entre le couvert et le dépôt de surface ont un effet significatif sur la biomasse de l'érable à épis, deux analyses de variances supplémentaires ont été réalisées sur les rangs de la biomasse de l'érable à épis pour vérifier l'effet du couvert forestier sur chacun des dépôts. Des tests de Tukey ont aussi été réalisés par dépôt pour cette variable. Les analyses précédentes ont été réalisées à l'aide du logiciel SAS (SAS Institute 1985).

L'analyse des coefficients de direction a permis de vérifier, à l'aide de coefficients de régression linéaire partielle et de coefficients de corrélation, les liens de causalité directs et indirects entre les variables explicatives et la biomasse en sous-bois (Legendre et Legendre 1983, Sokal et Rohlf 1981). Une première analyse a été effectuée dans le but de décomposer et d'évaluer les relations linéaires entre le recouvrement total en sous-bois, le couvert forestier (surface terrière en conifères), le dépôt de surface (pourcentage argile-limon), la disponibilité des éléments nutritifs (NH_4 disponible, pourcentage argile-limon) et la disponibilité de la lumière (hauteur moyenne du peuplement, surface terrière en conifères tolérants). Les concentrations en éléments disponibles dans le sol minéral n'ont pas été utilisées puisque la majorité des racines des espèces de sous-bois sont distribuées dans la couche organique du sol. De plus, l'intégration du pourcentage d'argile-limon dans le modèle exprime déjà la richesse du sol. Certaines variables dont le magnésium échangeable ont été retranchées pour réduire la colinéarité entre les variables environnementales. Dans le but de réduire la complexité du modèle, d'autres variables comme le phosphore et le nitrate disponibles ont été retirées du modèle puisqu'elles n'y occupaient pas de rôle significatif.

Une seconde analyse des coefficients de direction a été effectuée afin de décomposer et comprendre davantage les relations et interactions présentes entre la strate arbustive (biomasse de l'érable à épis), le couvert arborescent (surface terrière en peuplier faux-tremble, surface terrière en conifères tolérants), le dépôt de surface (pourcentage argile-limon), la disponibilité des éléments nutritifs (calcium échangeable) et la disponibilité de la lumière (surface terrière en conifères tolérants, hauteur moyenne du peuplement). Finalement, une troisième analyse des coefficients de direction a été effectuée pour explorer les relations entre la strate herbacée (biomasse de l'aster à grande feuille), le couvert forestier (surface terrière en conifère), le dépôt de surface (pourcentage argile-limon) et la disponibilité des éléments nutritifs (NH_4 disponible). La disponibilité de la lumière à 50 cm a été retirée du modèle puisque son influence sur la biomasse de l'aster n'était pas significative. Puisque les distributions des variables ne respectaient pas la distribution normale, les analyses des coefficients de directions ont été effectuées à l'aide du logiciel Piste 3.1.1 (Université de Montréal (A. Vaudor), Montréal, Québec), sur des matrices de corrélations non paramétriques de Spearman (SAS Institute 1985).

2.3 Résultats

2.3.1 Le recouvrement total, arbustif et herbacé

L'analyse de variance à deux critères de classification effectuée sur les rangs du recouvrement total moyen de la strate de sous-bois explique 49% de la variabilité dans le modèle et ce modèle est significatif ($p < 0{,}05$, Tableau 2.3). Le recouvrement total varie de façon significative entre les différents types de couverts forestiers. Le recouvrement total moyen dans les peuplements de conifères est significativement inférieur au recouvrement total dans les autres peuplements de composition différente

(Figure 2.2). Le modèle de l'analyse de variance effectué sur les rangs du recouvrement arbustif moyen est significatif ($p < 0,01$) et exprime 53% de la variabilité. Seul le couvert forestier a un effet significatif sur le recouvrement arbustif (Tableau 2.3). La moyenne des rangs des recouvrements arbustifs sous le couvert composé d'essences résineuses tolérantes à l'ombre est significativement inférieure à la moyenne des rangs des recouvrements arbustifs sous les couverts de bouleau blanc, peuplier faux-tremble et de pin gris (Figure 2.3). Le modèle général de l'analyse de variance effectuée sur les rangs du recouvrement herbacé n'est pas significatif ($p > 0,05$; Tableau 2.3). Le recouvrement herbacé ne varie donc pas de façon significative en fonction du couvert forestier, ni en fonction du dépôt de surface.

Tableau 2.3 Analyses de variance, incluant tous les types de canopé, effectuées sur les rangs du recouvrement moyen total, arbustif et herbacé du sous-bois pour les peuplements de 77, 81 et 84 ans.

	Recouvrement total ($R^2 = 0,49$)			Recouvrement arbustif ($R^2 = 0,53$)			Recouvrement herbacé ($R^2 = 0,31$)		
	Degré de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Degré de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Degré de liberté	Carré moyen	Valeur de F
Modèle	7	189,48	3,24*	7	207,94	3,92**	7	118,92	1,51
Erreur	24	58,40		24	53,01		24	78,90	
Couvert forestier	3	411,93	7,05**	3	439,07	8,28**	3	202,08	2,56
Dépôt de surface	1	0,16	0,00	1	21,21	0,40	1	160,23	2,03
Interaction entre le couvert et le dépôt	3	27,04	0,46	3	33,18	0,63	3	21,42	0,27

* = $0,01 < p < 0,05$; ** = $0,001 < p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

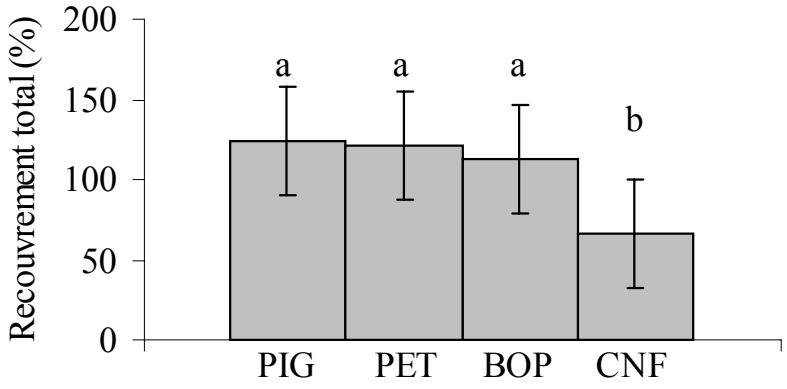

Figure 2.2 Comparaison des moyennes des rangs du recouvrement total entre les différents couverts forestiers.
Note : Les colonnes ayant des lettres identiques ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey. Barre d'erreur = écart type des recouvrements totaux.

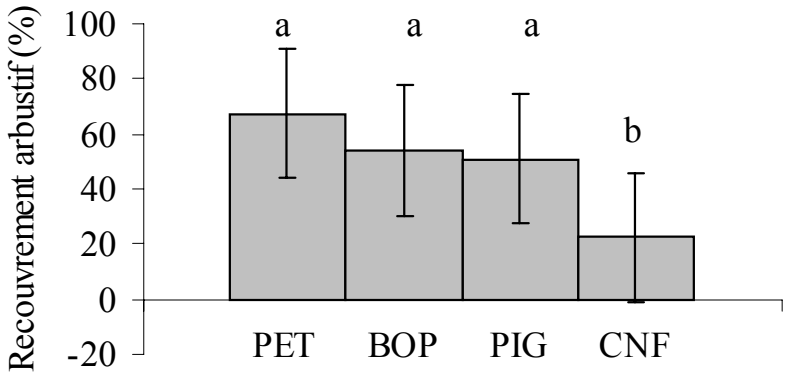

Figure 2.3 Comparaison des moyennes des rangs du recouvrement arbustif entre les
différents couverts forestiers.
Note : Les colonnes ayant des lettres identiques ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey. Barre d'erreur = écart type des recouvrements arbustifs.

2.3.2 Les espèces indicatrices de la biomasse

Le modèle général de l'analyse de variance à deux critères effectuée sur la biomasse de l'érable à épis est significatif ($p < 0{,}01$) et explique 64% de la variabilité (Tableau 2.4). La biomasse de l'érable à épis varie significativement entre les différents couverts forestiers et les types de dépôt de surface. L'interaction entre le couvert forestier et le dépôt de surface est significative à un seuil de probabilité fixé à 1%. Ainsi, l'effet du couvert forestier sur la biomasse de l'érable à épis varie en fonction du dépôt de surface (Figure 2.4; Tableau 2.4). Dans les parcelles sur dépôts argileux, la biomasse de l'érable à épis sous couvert de conifères tolérants à l'ombre est significativement inférieure à la biomasse sous couvert de pin gris et couvert de peuplier faux-tremble selon le test de Tukey. Sur till, la biomasse de l'érable à épis sous couvert de conifères est significativement plus faible que la biomasse sous peuplier faux-tremble et bouleau blanc et la biomasse de l'érable à épis dans les peuplements de pin gris est inférieure à la biomasse dans les peuplements de bouleau blanc (Figure 2.4). Le modèle général de l'analyse de variance réalisée sur la biomasse de l'aster à grande feuille n'est pas significatif (Tableau 2.4). Le couvert forestier et le dépôt n'ont pas d'influence sur la biomasse moyenne de l'aster à grande feuille.

Tableau 2.4 Analyses de variance effectuées sur les rangs de la biomasse de l'érable à épis et sur la biomasse de l'aster à grande feuille

	Biomasse de l'érable à épis (R^2 = 0,64)			Biomasse de l'aster à grande feuille (R^2 = 0,25)		
	DL	CM	Valeur de F	DL	CM	Valeur de F
Modèle	7	247,50	5,97**	7	4,46	1,13
Erreur	24	41,48		24	3,95	
Couvert forestier	3	266,41	6,42**	3	3,52	0,89
Dépôt de surface	1	271,60	6,55*	1	13,55	3,43
Couvert * dépôt	3	199,58	4,81**	3	2,33	0,59

* = 0,01 < *p* < 0,05 ; ** = 0,001 < *p* < 0,01 ; *** = *p* < 0,001.

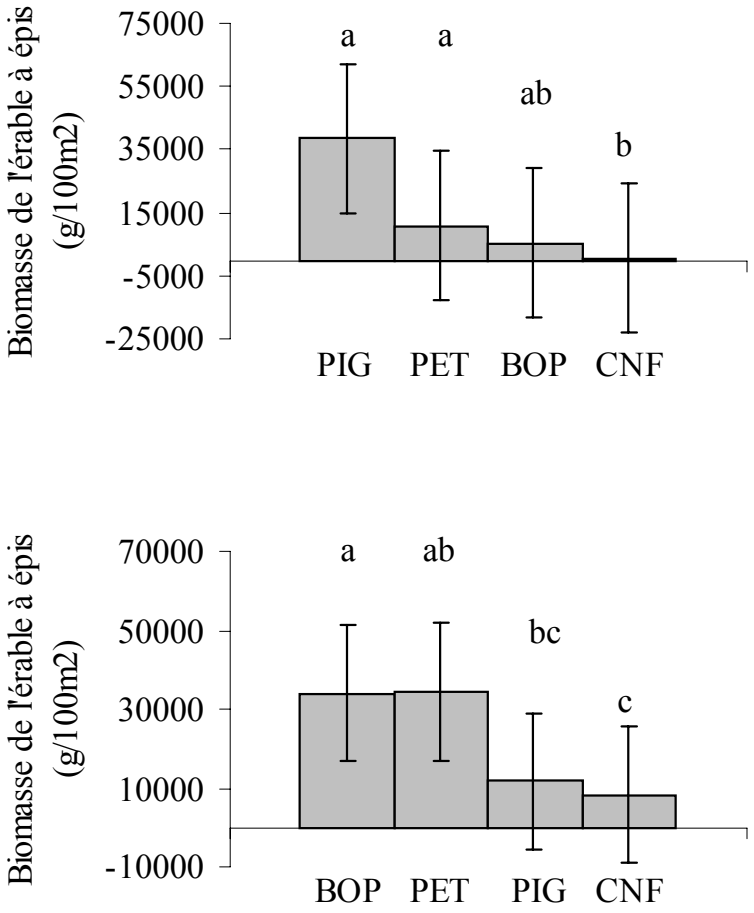

Figure 2.4 Comparaison des moyennes des rangs de la biomasse de l'érable à épis selon le couvert forestier sur deux dépôts de surface : a) argile et b) till.
Note : Les colonnes ayant des lettres identiques ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey. Barre d'erreur = écart type de la population.

2.3.3 Analyse des coefficients de direction

La surface terrière en conifère a un effet négatif direct sur le recouvrement total qui ne peut être attribuable ni à la hauteur moyenne du peuplement ni à la disponibilité de l'ammonium (Figure 2.5; Tableau 2.5). La surface terrière en conifère a aussi un effet indirect négatif sur le recouvrement total par l'intermédiaire de son effet négatif sur la hauteur du peuplement et sur la disponibilité de l'ammonium. La disponibilité en ammonium influence positivement le recouvrement total; cependant, l'effet est

significatif à un seuil de 10%. Le pourcentage en argile-limon dans le sol minéral a un effet positif sur la hauteur du peuplement et la hauteur moyenne du peuplement a un effet direct positif sur le recouvrement total. Cependant, le pourcentage en argile-limon n'a pas d'effet direct sur le recouvrement total. Le modèle explique 51% de la variance du recouvrement total où la surface terrière en conifère explique directement 27% et la hauteur 6% de la variance du recouvrement total.

La surface terrière en conifères tolérants et la surface terrière en peuplier faux-tremble ont une influence négative directe sur la biomasse de l'érable à épis. La surface terrière en conifère a aussi un effet indirect négatif sur la biomasse de l'érable à épis par son effet négatif sur la hauteur moyenne des peuplements. La surface terrière en peuplier un effet indirect positif sur la biomasse de l'érable à épis par son influence sur la disponibilité en calcium dans la couverture morte et sur la hauteur du peuplement (Figure 2.6, Tableau 2.6). Dans le but de simplifier les modèles précédents (Figures 2.5 et 2.6), la hauteur moyenne du peuplement est expliquée par le pourcentage en argile-limon, la surface terrière en conifères et en peuplier faux-tremble. La relation directe entre le pourcentage d'argile-limon et la hauteur est en réalité une relation indirecte puisque le pourcentage en argile influence la concentration en calcium dans le sol minéral qui influence significativement, à un seuil de 10%, la hauteur du peuplement (p = 0,07). En effet, le pourcentage d'argile-limon dans le sol minéral n'a plus d'effet sur la hauteur lorsque l'on fait intervenir la concentration en calcium et le pH du sol minéral (résultat non présenté). La surface terrière en conifère a une influence directe négative sur la biomasse de l'aster à grande feuille et aussi une influence indirecte négative à cause de son influence sur la disponibilité de l'ammonium qui influence positivement la biomasse de l'aster. Le pourcentage en argile limon exerce aussi un effet positif sur la biomasse de l'aster à grande feuille. (Figure 2.7, Tableau 2.7)

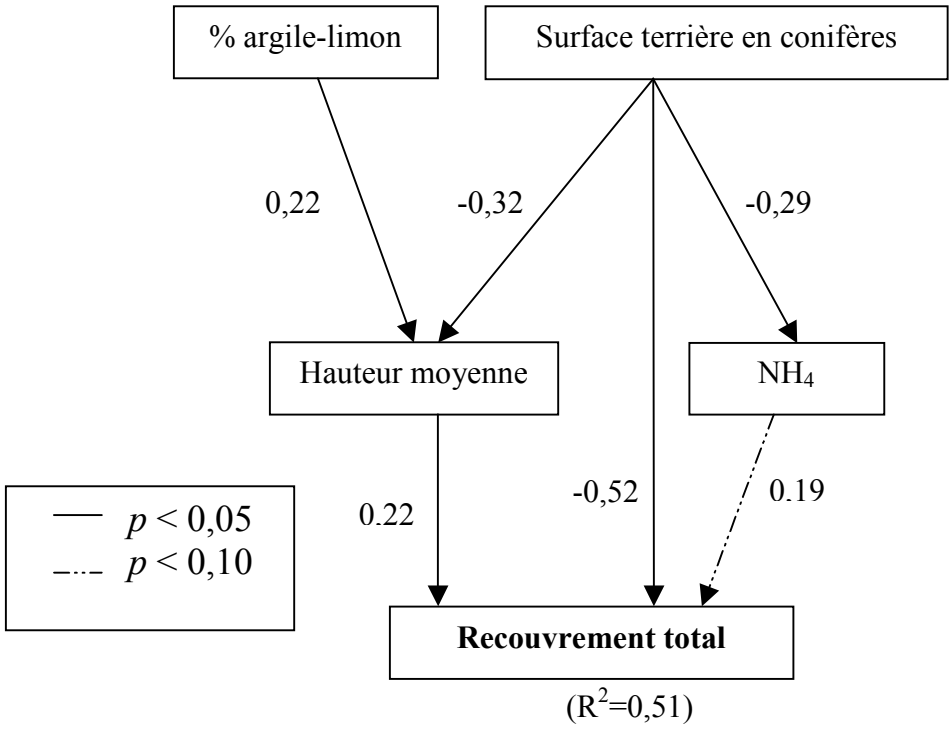

Figure 2.5 Analyse des coefficients de direction entre la surface terrière en conifère, le pourcentage argile-limon dans le sol minéral, la hauteur moyenne du peuplement, l'ammonium disponible et le recouvrement total. Les liens de causalité entre les variables prédictrices et les variables dépendantes sont illustrés par des flèches continues et l'importance de leur contribution (coefficient de direction) est indiquée immédiatement à coté de la flèche.

Tableau 2.5 Analyse des coefficients de direction des relations entre la surface terrière en conifères (STc), le pourcentage argile-limon, la hauteur moyenne du peuplement, l'ammonium (NH_4) disponible et le recouvrement total (TOT)

RELATIONS	Covariance totale	Covariance causale directe	Covariance causale indirecte	Covariance causale totale	Covariance non causale
STc-Hauteur	-0,32	-0,32	0,00	-0,32	0,00
STc-NH_4	-0,29	-0,29	0,00	-0,29	0,00
STc-TOT	-0,65	-0,52	-0,13	-0,65	0,00
ARLI-Hauteur	0,22	0,22	0,00	0,22	0,00
NH_4-TOT	0,36	0,19	0,01	0,20	0,15
Hauteur-TOT	0,42	0,22	0,00	0,22	0,20

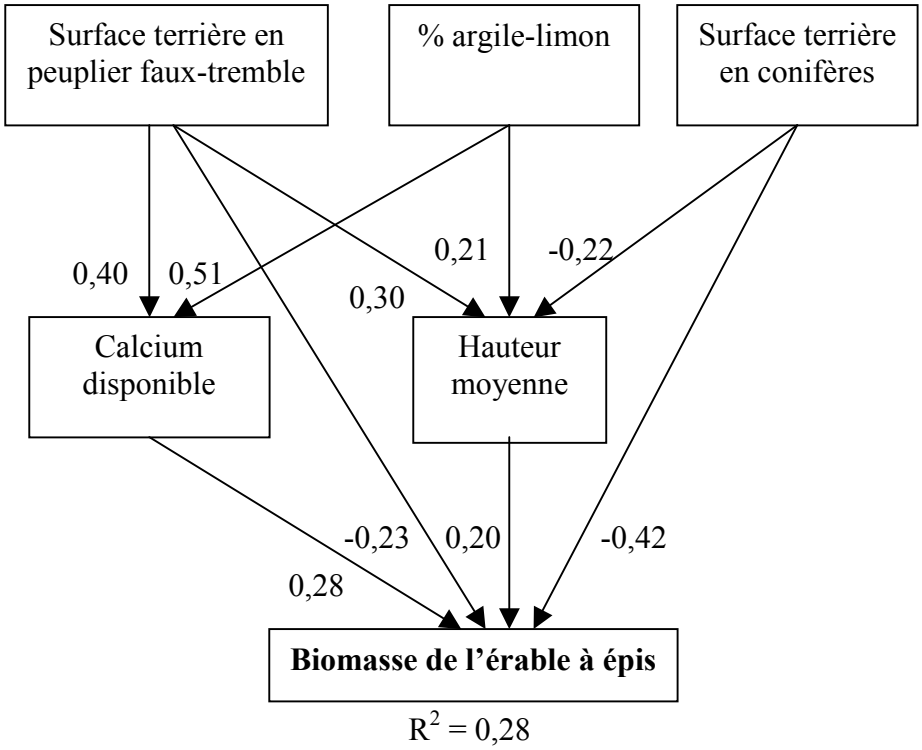

Figure 2.6 Analyse des coefficients de direction entre la surface terrière en conifère, la surface terrière en peuplier faux-tremble, la hauteur moyenne du peuplement, le pourcentage en argile-limon dans le sol minéral, la concentration en calcium échangeable et la biomasse de l'érable à épis. Les liens de causalité entre les variables prédictrices et les variables dépendantes sont illustrés par des flèches continues et l'importance de leur contribution (coefficient de direction) est indiquée immédiatement à coté de la flèche.

Tableau 2.6 Analyse des coefficients de direction des relations observées entre la surface terrière en peuplier faux-tremble, la surface terrière en conifères, le pourcentage en argile-limon, la hauteur moyenne du peuplement, la concentration en calcium échangeable et la biomasse de l'érable à épis (érable)

RELATIONS	Covariance totale	Covariance causale directe	Covariance causale indirecte	Covariance causale totale	Covariance non causale
STc-érable	-0,42	-0,42	-0,04	-0,46	0,04
STp-érable	0,10	-0,23	0,17	-0,06	0,16
Hauteur-érable	0,30	0,20	0,00	0,20	0,10
Ca-érable	0,23	0,28	0,00	0,28	-0,05
STp-Ca	0,42	0,40	0,00	0,40	0,02
ARLI-Ca	0,52	0,51	0,00	0,51	0,01
STc-hauteur	-0,32	-0,22	0,00	-0,22	-0,10
STp-hauteur	0,38	0,30	0,00	0,30	0,08
ARLI-hauteur	0,22	0,21	0,00	0,21	0,01

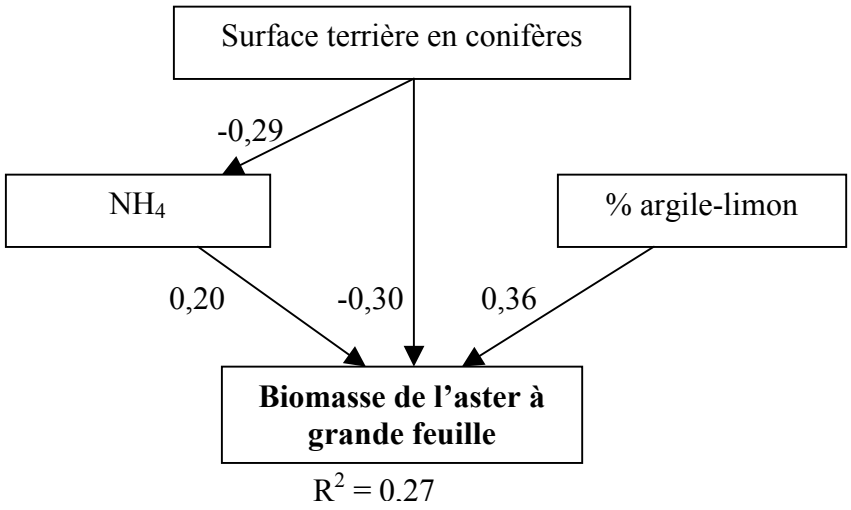

Figure 2.7 Analyse des coefficients de direction entre la surface terrière en conifères, le pourcentage en argile-limon, l'ammonium disponible et la biomasse de l'aster à grande feuille (aster). Les liens de causalité entre les variables prédictrices et les variables dépendantes sont illustrés par des flèches continues et l'importance de leur contribution (coefficient de direction) est indiquée immédiatement à coté de la flèche.

Tableau 2.7 Analyse des coefficients de direction des relations observées entre la surface terrière en conifères, le pourcentage en argile-limon, l'ammonium disponible et la biomasse de l'aster à grande feuille (aster)

RELATIONS	Covariance totale	Covariance causale directe	Covariance causale indirecte	Covariance causale totale	Covariance non causale
STc-aster	-0,36	-0,30	-0,06	-0,36	0,00
NH_4-aster	0,24	0,20	0,00	0,20	0,04
ARLI-aster	0,33	0,36	0,00	0,36	-0,03
STc-NH4	-0,29	-0,29	0,00	-0,29	0,00

2.4 Discussion

Le couvert forestier, par l'influence qu'il exerce sur les différents processus écosystémiques, semble affecter la biomasse de la strate de sous-bois malgré la présence de conditions édaphiques similaires. La composition du peuplement influence donc l'abondance (Chapitre I) et la croissance des espèces de sous-bois. L'influence du couvert forestier explique la majorité de la variabilité liée au recouvrement total et au recouvrement arbustif et la variabilité propre à la biomasse de l'érable à épis s'explique autant par le dépôt de surface que par l'influence du couvert forestier. Le couvert arborescent n'influence pas significativement le recouvrement herbacé ni la biomasse de l'aster à grande feuille, cependant, la biomasse de l'aster est directement influencée par la surface terrière en conifères suggérant que l'effet du couvert pourrait être lié, selon la strate, à la disponibilité de la lumière et/ou à la disponibilité des éléments nutritifs à différent degré.

2.4.1 Influence du couvert forestier sur le recouvrement total

Le couvert forestier influence la quantité de matière vivante dans la strate de sous-bois. Dans un peuplement de conifères tolérants, le recouvrement total est inférieur au recouvrement dans les peuplements composés d'essences intolérantes à l'ombre (peuplier faux-tremble, bouleau blanc et pin gris; Messier *et al*. 1998). Sachant que les essences tolérantes transmettent moins de lumière au-dessus de la végétation de sous-bois que les essences intolérantes à l'ombre, la variation de biomasse pourrait être expliquée par le pourcentage de lumière disponible. La surface terrière en conifères a un effet direct négatif sur le recouvrement total qui pourrait s'expliquer par la capacité des conifères à atténuer la lumière. La disponibilité de la lumière semble expliquer la majorité des variations du recouvrement total. La concentration en ammonium dans l'humus elle-même affectée par la composition du couvert, semble aussi influencer le recouvrement total mais dans une moins grande mesure.

L'effet direct négatif de la surface terrière en conifères sur le recouvrement total pourrait aussi s'expliquer par la compétition pour l'eau et les nutriments entre les espèces de sous-bois et les conifères de fin de succession. Effectivement, le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc développent davantage leurs réseaux de racines fines dans le sol minéral, tandis que les essences de fin de succession comme le sapin et l'épinette développent davantage leurs racines fines dans le sol organique (Finér *et al*. 1997, Gale et Grigal 1987, Grier *et al*. 1981) qui constitue le support principal des espèces de sous-bois. L'influence de la surface terrière en conifère sur le recouvrement total du sous-bois pourrait aussi se traduire par l'influence de l'humidité de la couche d'humus puisque le couvert forestier a un effet sur l'interception des précipitations (Anderson *et al*. 1969).

2.4.2 Influence de la canopé sur la strate arbustive

Le recouvrement arbustif est influencé significativement par la composition du couvert arborescent et l'infériorité du recouvrement arbustif dans les peuplements de conifères semble s'expliquer, en majeur partie, par une compétition entre la strate arborescente et la strate arbustive pour la lumière, l'eau et les éléments nutritifs tout comme pour le recouvrement total. L'effet du couvert forestier s'explique aussi par la disponibilité en calcium dans l'humus. L'influence du couvert forestier sur la biomasse de l'érable à épis change en fonction des différents dépôts. Sur till, la biomasse dans les peuplements de conifère est différente de la biomasse dans les peuplements de bouleau, une essence qui transmet, au-dessus de la strate arbustive, une proportion de lumière légèrement supérieure aux autres espèces intolérantes. Cependant, les peuplements de pin gris, malgré le fait qu'ils transmettent une quantité de lumière similaire à celle transmise par les peuplements de peuplier, représentent un milieu intermédiaire entre les peuplements de peuplier faux-tremble et les peuplements de conifères tolérants. Sachant que le peuplier faux-tremble a un effet positif sur la disponibilité du calcium, l'érable à épis dans les peuplements résineux tolérants pourrait donc être limité à la fois par la disponibilité de la lumière et des

éléments nutritifs à cause de son exigence en éléments nutritifs (Vincent 1965). L'analyse des coefficients de direction appuie cette hypothèse puisque la biomasse de l'érable à épis est effectivement influencée par le calcium échangeable. Sur argile, la structure du peuplement notamment la hauteur moyenne du peuplement semble expliquer principalement l'influence du couvert forestier sur la biomasse de l'érable à épis. Les dépôts argileux constituent de grande réserve d'éléments nutritifs particulièrement de calcium, et certaines espèces comme le peuplier faux-tremble et le pin gris profitent de la richesse pour croître davantage en hauteur, ce qui influence la transmission lumineuse en sous-bois. De plus, sur argile, la biomasse de l'érable à épis profite sous tous couverts forestiers confondus de la disponibilité du calcium ce qui n'est probablement pas le cas sur till.

2.4.3 La strate herbacée

Le recouvrement et la biomasse de la strate herbacée ne sont pas influencés significativement par le couvert forestier selon l'analyse de variance. Cependant, la surface terrière en conifères influence directement et indirectement la biomasse de l'aster à grande feuille selon l'analyse des coefficients de direction, ce qui suggère que l'influence du couvert pourrait être significative si elle était testée sur un plus grand effectif. L'influence du couvert, notamment de la présence de conifères tolérants, sur la disponibilité des éléments nutritifs, plus particulièrement l'ammonium, semble créer des différences assez importantes sur l'aster à grande feuille pour que sa biomasse varie. L'influence directe de la présence de conifères tolérants peut s'expliquer par une compétition pour l'eau et les éléments nutritifs entre la strate herbacée et les essences forestières, cependant, l'atténuation de la lumière par la canopé et la strate arbustive ne semble pas influencer la biomasse de l'aster à grande feuille. L'influence du pourcentage en argile sur la biomasse de l'aster pourrait traduire une certaine importance de la disponibilité de l'eau et des éléments nutritifs dans le sol minéral. Le couvert forestier semble donc exercer un

effet sur la biomasse de la strate herbacée par son influence sur la disponibilité des éléments nutritifs.

2.4.4 La validité des espèces indicatrices

Les variations de biomasse de l'érable à épis semblent bien représenter les variations de la strate arbustive en réponse à un changement de composition du peuplement probablement parce que l'érable à épis contribue à plus de 75 % du recouvrement arbustif total. Cependant, la strate herbacée semble plus complexe et plus diversifiée ce qui rend l'aster à grande feuille moins efficace comme espèce indicatrice de cette strate. L'utilisation d'un groupe d'espèces indicatrices pour la biomasse de la strate herbacé serait probablement une amélioration à apporter. Toutefois, l'influence du couvert arborescent sur la biomasse de sous-bois est effective et la transmission lumineuse dans le sous-bois semble un élément explicatif important.

2.5 Conclusion

La composition du peuplement influence la biomasse de la strate de sous-bois par son influence sur la disponibilité de la lumière et des éléments nutritifs. L'atténuation de la lumière par la strate arborescente semble jouer un rôle majeur, cependant, la compétition pour l'eau et les éléments nutritifs ne peux être écartée. L'influence du couvert forestier sur la disponibilité des éléments nutritifs notamment le calcium et l'ammonium explique, en partie, l'influence du couvert sur la biomasse. Toutefois, sur till, l'influence de la disponibilité des nutriments semble plus facile à observer. Le dépôt de surface semble jouer un rôle indirect sur la biomasse de sous-bois par son influence sur la structure du peuplement. Sachant que les espèces de sous-bois représentent des indicateurs de la productivité (Hunter 1990, Spies et Barnes 1985), l'influence du couvert sur la strate de sous-bois suggère que le peuplement par sa propre composition pourrait influencer la productivité des sites à long terme. Cependant, en forêt boréale mixte, les différences absolues au niveau de la productivité sont faibles. Les sites sont suffisamment riches pour ne pas y observer de variations de la fertilité en fonction du couvert forestier.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Par son influence sur la disponibilité des éléments nutritifs et sur la transmission lumineuse, le couvert forestier influence la composition et la biomasse de la strate de sous-bois. L'influence du couvert sur la composition semble davantage s'expliquer par la disponibilité des éléments nutritifs et l'influence du couvert sur la biomasse s'explique davantage par la disponibilité de la lumière. La compétition pour l'eau et les éléments nutritifs entre la strate arborescente et la strate de sous-bois semble aussi expliquer les variations de composition et de biomasse en fonction du couvert forestier. Toutefois, faut-il le préciser, bien d'autres facteurs reliés ou non au couvert forestier interagissent sur la strate de sous-bois. Il semble qu'il y est un effet indépendant de la strate de sous-bois qui pourrait s'expliquer par l'influence des espèces de la strate de sous-bois sur le cycle des éléments nutritifs ou par la présence d'un gradient environnemental subtil.

La composition du sous-bois est parfois considérée comme un indicateur de la productivité du site (Hunter 1990, Spies et Barnes 1985). Une certaine complexité émerge lorsque l'on discute d'espèces indicatrices puisque le couvert forestier influence la strate de sous-bois et les interactions présentes dans cette strate influencent le succès de la régénération arborescente (Maguire et Forman 1983). Toutefois, il semble que l'influence du couvert sur les processus écosystémiques (Crozier et Boerner 1984) soit plus importante que l'influence des espèces de sous-bois sur la régénération des essences arborescentes (Dibble et al. 1999). Ainsi, l'influence du peuplement sur la strate de sous-bois suggère que le peuplement par sa propre composition pourrait influencer la productivité du site à long terme et même influencer sa propre productivité selon l'ampleur de son influence sur le cycle des éléments nutritifs. En effet, l'influence du couvert forestier sur la disponibilité des éléments nutritifs du sol peut s'exercer sur l'ensemble du peuplement contrairement à l'influence de la transmission lumineuse.

À long terme, la succession de plusieurs cohortes de composition similaires pourrait conduire à un problème de productivité. Pastor *et al*. 1987 ont d'ailleurs suggéré que la succession de plusieurs cohortes d'épinette noire pourrait être à l'origine de la faible productivité des pessières du nord. La présente étude suggère donc une certaine prudence lors de manipulation de l'écosystème en favorisant une espèce au dépend d'une autre, car cela pourrait impliquer des pertes de productivité et de diversité biologique.

APPENDICE A

Statut des espèces de sous-bois

Espèces arbustives	Espèces herbacées		
Abies balsamea (L.) Mill.	*Actae rubra* (Ait.) Willd.	*Goodyera tesselata* Lodd.	*Prunella vulgaris* L.
Acer rubrum L.	*Apocynum androsaemifolium* L.	*Graminée spp.*	*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn
Acer spicatum Lam.	*Aralia nudicaulis* L.	*Dryopteris disjuncta* (Ledeb.) Morton	*Pyrola asarifolia* Michx.
Alnus crispa (Ait.) Pursh.	*Aster acuminatus* Michx.	*Impatiens capensis* Meerb.	*Pyrola elliptica* Nutt.
Alnus rugosa (DuRoi) Spreng.	*Aster macrophyllus* L.	*Kalmia angustifolia* L.	*Pyrola virens* Scheigger
Amélanchier spp.	*Athyrium filix-femina* (L.) Roth	*Linnaea borealis* L.	*Ribes glandulosum* Grauer
Betula papyrifera Marsh.	*Carex spp.*	*Lonicera candensis* Bartr.	*Ribes lacustre* (Pers.) Poir.
Cornus alternifolia L.	*Chenopodium album* L.	*Lycopodium lucidulum* Michx.	*Ribes triste* Pallas
Cornus stolonifera Michx.	*Chiogenes hispidula* (L.) T. & G.	*L. annotinum* L.	*Rosa acicularis* Lindl.
Corylus cornuta Marsh.	*Circaea alpina* L.	*L. clavatum* L.	*Rubus idaeus* L.
Nemopanthus mucronatus (L.) Trel.	*Clintonia borealis* (Ait.) Raf.	*L. complanatum* L.	*Rubus pubescens* Raf.
Picea glauca (Moench)Voss	*Cornus Canadensis* L.	*L. obscurum* L.	*Solidago rugosa* Mill.
Picea mariana (Mill.) BSP.	Coptis groenlandica *(Oeder) Fern.*	*Maïanthemum canadense* Desf.	*Streptopus roseus* Michx.
Populus tremuloides Michx.	*Corallorhiza maculata* Raf.	*Mertansia paniculata* (Ait.) G Don.	*Thelipteris noveboracensis*
Prunus spp.	*Diervilla lonicera Mill.*	*Mitella nuda* L.	*Dryopteris phegopteris* (L) C. Chr.
Salix spp.	*Dryopteris spinulosa* (O.F.Muel.) Watt.	*Monotropa uniflora* L.	
Sorbus americana Marsh.	*Epilobium angustifolium* L.	*Osmunda claytoniana* L.	
Taxus candensis Marsh.	*Equisetum sylvaticum* L.	*Oxalis Montana* Raf.	
Thuja occidentalis L.	*Fragaria virginiana* Duchesne	*Petasites palmatus* (Ait.) Gray	
Viburnum cassinoides L.	*Galium triflorum* Michx.		

APPENDICE B

Équations pour la biomasse de l'érable à épis selon Aubin et Hély

MASSE TOTALE EN GRAMME

ln (masse totale) = -2,7348 + 2,7071 * ln (diamètre) [R^2 = 0,9793]

Facteur de correction = 1,034

LISTE DES RÉFÉRENCES

Ahlgren, C. E. 1960. Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota. *Ecology* **41**: 431-445.

Al-Mufti, M. M, Sydes, C. L., Furness, S. B., Grime, J. P. et Band, S. R. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* **65** : 759-791.

Archibold, O. W. 1979. Buried viable propagules as a factor in postfire regeneration in northern Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* **57** : 54-58.

Anderson, R. C., Loucks, O. L., et Swain, A. M. 1969. Herbaceous response to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology* **50**: 255-263.

Beadle, N. C. W. 1966. Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* **47** : 992-1007.

Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed-woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* (sous presse).

Bergeron, Y. 1991. The influence of lake and mainland landscapes on fire regime of the boreal forest. *Ecology* **72** : 1980-1992.

Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* **79** : 51-63.

Bergeron, Y. et Bouchard, A. 1983. Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of western Quebec. *Vegetatio* **56**: 45-63.

Bergeron, Y., Bouchard, A., Gangloff, P. et Camiré, C. 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébécourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec. Études écologiques. Université Laval, Québec.

Binkley, D. et Richter, D. 1987. Nutrient cycling and H+ budgets of forest ecosystems. *Advances in Ecological Res*earch **16**: 1-51.

Bocard, D., Legendre, P. et Drapeau, P. 1992. Partialling the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1045-1055.

Brais, S., Camiré, C., Bergeron, Y. et Paré, D. 1995. Changes in nutrient availability and forest floor characteristics in relation to stand age and forest composition in the southern part of the boreal forest of northwestern Quebec. *Forest Ecology and Management* **76** : 181-189.

Carleton, T. J. et Maycock, P. F. 1981. Understory-canopy affinities in boreal forest vegetation. *Can. J. Bot.* **59** : 1709-1716.

Carleton, T. J. et Maycock, P. F. 1980. Vegetation of the boreal forest south of James Bay : non-centered component analysis of the vascular flora. *Ecology* **61** : 1199-1212.

Carleton, T. J. et Maycock, P. F. 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Canadian Journal of Botany* **56** : 1157-1173.

Clements, F. E. 1928. Plant succession and indicators. Wilson, H. W., New York.

Conover, W. J. et Iman, R. L. 1981. Rank transformation as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *The American Statistician* **35**: 124-129

Crozier, C. R. et Boerner, R. E. J. 1984. Correlation of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia* **62**: 337-343.

Dansereau, P.-R. et Bergeron, Y. 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **23** : 25-32.

De Grandpré, L., Gagnon, D. et Bergeron, Y. 1993. Changes in understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* **4**: 803-810.

Dibble, C. A., Brisette, J. C. et Hunter, M. L. Jr. 1999. Putting community to work : some understory plants indicate red spruce regeneration habitat. *Forest Ecology and Management* **114** : 275-291.

Dufrêne, M. et Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67** : 345-366.

Edgington, E. S. 1987. Randomization tests. Marcel Dekker, New York, NY.

Environnement Canada. 1993. Normales climatiques au Canada. (Service de l'environnement atmosphérique). Edition Ottawa.

Federer, C. A. et Tanner, C. B. 1966. Spectral distribution of light in the forest. *Ecology* **47**: 555-560.

Finér, L., Messier, C. et De Grandpré, L. 1997. Fine-root dynamics in mixed boreal conifer-broad-leafed forest stands at different successional stages after fire. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 304-314.

Flanagan, P. W. et Van Cleve, K. 1983. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research* **13**: 795-817.

Frontier, S. 1976. Étude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales : comparaison avec le modèle du bâton brisé. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **25** : 67-75.

Gagnon, D. et Bradfield, G. E. 1986. Relationships among forest strata and environment in southern coastal British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **16** : 1264-1271.

Gale, M. R. et Grigal, D. F. 1987. Vertical root distribution of northern species in relation to successional status. *Canadian Journal of Forest Research* **17**: 829-834.

Gilliam, F. S., Turrill, N. L. et Adams, M. B. 1995. Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications* **5** : 947-955.

Gilliam, F. S. et Turrill, N. L. 1993. Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **120** : 445-450.

Greller, A. M. 1988. Deciduous forest. *In* M. Barbour and W. D. Billing [eds.], The terrestrial vegetation of North America. Cambridge Univ. Press, London. pp. 287-316.

Grier, C. C., Vogt, K. A., Keyes, M. R. et Edmonds, R. L. 1981. Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cacasdes. *Canadian Journal of Forest Research* **11**: 155-167.

Grier, C. C. et Running, S. W. 1977. Leaf area of mature northwestern coniferous forests: Relation to site water balance. *Ecology* **58**: 893-899.

Grondin, P. 1996. Écologie forestière *In* Anonyme. Manuel de foresterie. Press de l'Université Laval, Québec. pp.135-279.

Heinselman, M. L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *In* West, D. C., Shugart, H. H. and Botkin, D. B. [eds.] Forest succession : concepts and application. Springer-Veralg, New York, NY. pp.374-406.

Hendershot, W. H., Lalande, H. et Duquette, M. 1993. Ion Exchange and Exchangeable Cations. *In* M.R. Carter (éd.). Soil Sampling and Methods of Analysis. Canadian Society of Soil Science. pp.167-176.

Hill, M. O. et Gauch, Jr. H. G. 1980. Detrended correspondence analysis : an improved ordination technique. *Vegetatio* **42** : 47-58.

Host, G.E. et Pregitzer, K.S. 1992. Geomorphic influences on ground-flora and overstory composition in upland forests of northwestern lower Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* **22**: 1547-1555.

Hunter, M. L. Jr. 1990. Wildlife, Forests, and Forestry. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

Jackson, D. S. et Gifford, H. H. 1974. Environmental variables influencing the increment of radiata pine. *New Zealand Journal Forestry Science* **4** : 3-26.

Jenny, H. 1980. The soil resource. Springer-Verlag, NY.

Johnson, D. W. 1994. Reasons for concern over impacts of harvesting. *In* W. J. Dyck *et al*. [eds.] Impacts of forests harvesting on long-term site productivity. Chapman Hall, London. pp.1-12.

Kimmins, J. P. 1996. Importance of soil and role of ecosystem disturbance for sustained productivity of cool temperate and boreal forests. *Soil Science Society of America* **60** : 1643-1654.

Legendre, L. et Legendre, P. 1983. Numerical Ecology, 2e edition. Elsevier, New York.

Likens, G. E., Bormann, F. H. et Johnson, N. M. 1969. Nitrification: Importance to nutrient losses from a cut-over forest ecosystem. *Science* **163** : 1205-1206.

Longpré, M. H., Bergeron, Y., Paré, D. et Béland, M. 1994. Effect of companion species on the growth of jack pine (*Pinus banksiana*). *Canadian Journal of Forest Research* **24** : 1846-1853.

Maguire, D. A. et Forman, R. T. 1983. Herb cover effects on tree seedling pattern in a mature hemlock-hardwood forest. *Ecology* **64**: 1367-1380.

Mann, L. K., Johnson, D. W., West, D. C., Cole, D. W., Hornbeck, J. W., Martin, C. W., Riekerk, H., Smith, C. T., Swank, W. T., Tritton, L. M. et Van Lear, D. H. 1988. Effects of whole-tree and stem-only clearcutting on postharvest hydrologic losses, nutrient capital, and regrowth. *Forest Science* **34** : 412-428.

Marie-Victorin, F. E. C. 1995. Flore Laurentienne [3e édition.]. Les presses de l'Université de Montréal, Montréal, Québec.

McKeague, J.A. (ed.), 1976. Manual on Soil Sampling and Methods of Analysis. Canadian Society of Soil Science, Ottawa.

Messier, C., Parent, S. et Bergeron, Y. 1998. Effects of overstory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science* **9** : 511-520.

MjM Software. 1997. PCord User's guide : Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 2.0. MjM Software design, Gleneden Beach, Oregon.

Monk, C. D. 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology* **47** : 504-505.

Morin, H., Laprise, D. et Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks in the Lake Duparquet region, Abitibi, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* **23** : 1497-1506.

Paré, D. et Bergeron, Y. 1996. Effect of colonizing tree species on soil nutrient availibility in clay soil of the boreal mixedwood. *Canadian Journal of Forest Research* **26** : 1022-1031.

Paré, D., Bergeron, Y. et Camiré, C. 1993. Changes in the forest floor of Canadian southern boreal forest after disturbance. *Journal of Vegetation Science* **4** : 811-818.

Pastor, J., Gardner, R. H., Dale, V. H. et Post, W. M. 1987. Successional changes in nitrogen availability as a potential factor contributing to spruce declines in boreal North America. *Canadian Journal of Forest Research* **17**: 1394-1400.

Peterson, D. L. et Rolfe, G. L. 1982. Nutrient dynamics of herbaceous vegetation in upland and floodplain forest communities. *The American Naturalist* **107**: 325-339.

Perala, D. A. et Alban, D. H. 1982. Biomass, nutrient distribution and litterfall in Populus, Pinus and Picea stands on two different soils in Minnesota. Plant and Soil 64: 177-192.

Pritchett, W. L. et Fisher, R. F. 1987. Properties and management of forest soils. Jonh Wiley and Sons, NY.

Rowe, J. S. 1961. Critique of vegetational concepts as applied to forest of northwestern Alberta. *Canadian Journal of Botany* **39** : 1007-1015.

Saetre, P., Sturesson Saetre, L., Brandtberg, P.-O., Lundkvist, H. et Bengtsson, J. 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce-birch stands. *Canadian Journal of Forest Research* **27** : 2034-2042.

Sagers, C. L. et Lyon, J. 1997. Gradient analysis in a riparian landscape : contrasts among forest layers. *Forest Ecology and Management* **96**: 13-26.

SAS Institute. 1985. SAS User's guide : Statistics, 5e edition. SAS Institute, NE.

Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur. Québec. Canada.

Sokal, R. R. et Rohlf, F. J. 1981. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*, 2e edition. W.H. Freeman, San Francisco, Californie.

Spies, T. A. et Barnes, B. V. 1985. A multifactor ecological classification of the northern hardwood and conifer ecosystems of Sylvania Recreation Area, Upper Peninsula, Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* **15**: 949-960.

Ste-Marie, C. et Paré, D. 1999. Soil, pH, and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 1579-1589.

Tasker, R. et Smith, H. 1977. The function of phytochrome in the natural environment-V. seasonal changes in radiant energy quality in woodlands. *Photochemistry and photobiology* **26**: 487-491.

ter Braak, C. J. F. 1987-1992. CANOCO – a FORTRAN program for Canonical Community Ordination. Microcomputer, Ithaca, NY.

ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**: 1167-1179.

Van Cleve, K. et Noonan, L. L. 1975. Litter fall and nutrient cycling in the forest floor of birch and aspen stands in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* **5**: 626-639.

Van Cleve, K et Olivier, L. K. 1982. Growth response of postfire quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) to N, P, K fertilization. *Canadian Journal of Forest Research* **12**: 160-165.

Van Cleve, K. et Zasada, J. 1976. Response of 70-year-old white spruce to thinning and fertilization in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* **6**: 145-152.

Vincent, A. B. 1965. Growth habits of mountain maple in the Ontario claybelt. *Forestry Chronicle* **41**: 330-344.

Vincent, J. S. et Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie Physique du Quaternaire* **31** :357-372.

Vitousek, P. M., Gosz, J. R., Grier, C. C., Mellilo, J. M., Reiners, W. A. et Todd, R. L. 1979. Nitrate losses from disturbed ecosystems. *Science* **204**: 469-474.

Voigt, G. K. 1960. Distribution of rainfall under forest stands. *Forest science* **65**: 2-10.

Whittaker, R. H. 1975. Communities and Ecosystems. [2e edition.] MacMillan, NY.

Zavitkovski, J. 1976. Ground vegetation biomass, production, and efficiency of energy utilization in some northern Wisconsin forest ecosystems. *Ecology* **57** : 694-706.