

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

SENSIBILITÉ AUX PERTURBATIONS ET MICROHABITAT
DES ORCHIDÉES *GOODYERA*
EN FORÊT BORÉALE MÉRIDIONALE DU QUÉBEC

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
ELIZABETH TURCOTTE

MARS 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Mon cheminement à la maîtrise ayant commencé dans des circonstances difficiles, j'aimerais tout d'abord remercier ceux qui ont contribué à ce que je maintienne le cap dans cette belle aventure. Alors je remercie le comité de la Chaire AFD pour avoir cru en un projet comme le mien et l'avoir appuyé, mais aussi surtout à Sophie Gachet, pour m'avoir fait réaliser le caractère exceptionnel de cet octroi. Ce fut l'élément déclencheur de mon engagement dans la poursuite de cette étude. Merci à tous ceux qui m'ont encouragée à persévérer et soutenue malgré les encombres. Parmi tant d'autres, dont je ne néglige pas l'apport, je pense et je tiens à souligner particulièrement ma famille et les gens que j'ai côtoyés à l'université (sans qui la vie d'étudiant n'aurait pu être aussi dynamique et stimulante), en particulier au laboratoire d'Yves Bergeron (spécialement Karelle Jayen).

Je remercie Yves Bergeron, codirecteur de recherche, pour sa patience au moment de trouver un projet, pour l'appui et l'aide qu'il a fournis dans celui que j'ai finalement choisi, pour ses commentaires qui m'ont fourni un précieux stimulant dans l'accomplissement de cette l'étude, ainsi que pour toutes les démarches qu'a entraîné la création de ce nouveau projet. À cet effet, je remercie également Brian Harvey, Claude-Michel Bouchard et Sonia Légaré.

Merci à mon directeur, Daniel Gagnon, d'avoir remis à plus tard son projet de partir pour une année sabbatique et d'ainsi m'avoir offert la chance et l'honneur d'être sous sa supervision. Je ne pourrai d'ailleurs jamais assez le remercier. Il fut l'instigateur de l'idée du projet qui m'a ravie tout de suite. Je le remercie pour sa confiance, son soutien, sa compréhension, son intérêt, ses connaissances et leur partage, son entrain, mais aussi pour l'enrichissement, l'enthousiasme et le regain de motivation générés à l'occasion de nos rencontres. Très apprécié, merci!

Merci à Matthew Wild, pour son soutien technique, que se soit pour l'enseignement des logiciels de photographie hémisphérique ou de traitement de données, ainsi que pour l'intérêt qui l'a mené à se joindre à une mémorable et aventureuse sortie de terrain au Lac Duparquet.

Merci à Marie-Ève Tousignant pour sa formidable aide pour le travail de terrain et pour tous les souvenirs de tous ces précieux moments partagés en sa compagnie et en compagnie de cette singulière bande de gens qui nous ont entourés lors de ce magnifique et inoubliable été. Un clin d'oeil pour Réjean de la pourvoirie Fern qui nous a sidéré, et cela devait bien paraître, en nous lançant et en répétant « apadour! apadour! » d'un ton rapide et ponctué d'un accent qui camouflait « appâts d'ours ». Je le remercie chaleureusement d'avoir veillé sur nous et notre sécurité matin et soir lors de nos expéditions sur le lac.

Merci au personnel (enseignants et autres) qui a étoffé mes connaissances dans un domaine d'étude qui était loin du mien et qui a attisé ma curiosité, ou bien qui m'a soutenu de près ou de loin. Je remercie David Paré pour sa contribution à une partie des analyses des échantillons de sol, Stéphane Daigle pour la qualité et l'efficacité de l'éclairage fourni pour orienter la sélection des tests statistiques et enfin j'accorde un merci particulier à Danielle Charron pour tout, toujours.

Je remercie le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG), la Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet (FERLD), la Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable (CAFD), la compagnie forestière Tembec et la Foundation for Orchid Research and Conservation pour leur participation financière à cette étude et pour la symbolique de cet engagement.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX	vii
RÉSUMÉ	viii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Problématique	1
1.2 Revue de littérature	2
1.2.1 Les orchidées du genre <i>Goodyera</i>	2
1.2.2 Description physique	3
1.2.3 Caractéristiques écologiques	4
1.2.4 Endophyte mycorhizien	5
1.2.5 Répartition en Amérique	7
1.2.6 Statut	8
1.2.7 Rareté et critère de vulnérabilité	8
1.3 Objectifs	11
CHAPITRE II	
SENSIBILITÉ AUX PERTURBATIONS ET MICROHABITAT DES ORCHIDÉES <i>GOODYERA</i> EN FORÊT BORÉALE MÉRIDIIONALE DU QUÉBEC	12
2.1 Introduction	12
2.1.1 Problématique	12
2.1.2 Espèces à l'étude	14
2.1.3 Objectifs	16
2.2 Méthodes	16
2.2.1 Aire d'étude	16
2.2.2 Échantillonnage	17
2.2.3 Analyse des données	20

	v
2.3 Résultats	22
2.4 Discussion	28
2.5 Conclusion	37
CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE	39
LISTE DES RÉFÉRENCES	41

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Photographies de <i>Goodyera</i>	3
1.2 Représentation schématique d'une graine de <i>Goodyera repens</i>	5
1.3 Carte de la répartition de <i>Goodyera repens</i> en Amérique du nord	7
2.1 Analyse canonique des correspondances de la végétation de sous-bois et des facteurs environnementaux de 231 microquadrats	26
2.2 Comparaisons des moyennes de 231 microquadrats (test de Wilcoxon suivi du test de Tukey) divisés en trois classes de vigueur de <i>Goodyera</i> pour quatre facteurs environnementaux	27

LISTE DES TABLEAUX

- 2.1 Répartition des sites naturels, pré-industriels et industriels échantillonnés selon l'âge et la classe d'âge depuis la dernière perturbation par le feu 18
- 2.2 Densité à l'hectare de *Goodyera repens* et *G. tessellata* aux sites naturels, pré-industriels et industriels selon la classe d'âge du peuplement d'origine .. 23
- 2.3 Corrélations canoniques des variables environnementales pour les premiers axes de l'analyse canonique des correspondances de la matrice d'espèce contrainte par chaque variable explicative 25

RÉSUMÉ

Les perturbations créées par l'exploitation forestière affectent la biodiversité. Certaines espèces s'y adaptent, tandis que d'autres se voient menacées. Les exigences distinctes d'orchidées des vieilles forêts, spécialement les *Goodyera*, les rendent particulièrement vulnérables. Pour assurer leur conservation ainsi que celle des milieux spécifiques qui les abritent, leur microhabitat et la distribution de leur abondance dans des peuplements régénérés après des perturbations naturelles et sylvicoles ont été étudiés. L'étude a été effectuée en Abitibi dans la sapinière à bouleau blanc de l'ouest du Québec. Une chronologie de dix peuplements naturels régénérés 41 à 245 ans après feu a été échantillonnée ainsi que des sites de coupes pré-industrielles (neuf coupes partielles non mécanisées de 40 et 60 ans) et industrielles (cinq coupes totales de un à vingt ans, six coupes partielles et vingt îlots (~250 m²)). *Goodyera* colonise préférentiellement les microhabitats aux caractéristiques qui se bonifient avec le temps dans la succession forestière de peuplements mixtes, telles que la présence de bois mort décomposé au sol (peuplier?) avec de la mousse, un recouvrement d'espèces herbacées peu élevé, un rapport C/N élevé, la présence de litière d'aiguilles et un pH acide. L'abondance maximale des *Goodyera* a été observée dans les vieilles forêts naturelles. Aucune présence n'a été décelée suivant les diverses interventions sylvicoles industrielles. *Goodyera* ne semble pas tolérer les perturbations reliées à l'aménagement forestier, même les moins sévères. Elle pourrait conséquemment être utilisée comme indicateur pour établir une règle de « filtre fin » afin d'identifier une partie du territoire à protéger pour assurer sa conservation et celle des écosystèmes des vieilles forêts où elle est fortement représentée.

MOTS-CLÉS : vieille forêt, conservation, espèce indicatrice, filtre fin, bois mort.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

Les changements associés aux pratiques d'aménagement forestier touchent spécialement, dans les communautés de plantes, les espèces forestières avec des exigences spécialisées d'habitat et les espèces sensibles aux modifications de leur milieu (Haeussler 2002, Thysell et Carey 2001, De Grandpré et Bergeron 1997, Despots *et al.* 2004). Les exigences distinctes d'espèces d'orchidées, entre autres les *Goodyera*, les rendent particulièrement sensibles. Elles sont fortement mycorrhizées (association symbiotique avec un champignon mycorrhizien), ceci leur permettant d'obtenir les éléments nutritifs nécessaires à leur croissance dans les tapis d'aiguilles en décomposition, rencontrés principalement dans un environnement d'âge suffisamment avancé pour renfermer une forte composante de conifères (Haeussler, 2004). L'atteinte de la maturité de la forêt étant un processus lent, leur retour en sous-bois est alors mis en péril lors des pratiques de récolte forestière. Il est donc important d'assurer leur protection pour éviter leur disparition du paysage local, ou même régional, en veillant à maintenir les conditions spécifiques d'habitat nécessaires à leur survie.

Dans l'optique d'adapter les pratiques actuelles d'aménagement de la forêt, la sensibilité des *Goodyera* est mise à profit, tout en fournissant de nouvelles données écologiques sur cette orchidée forestière. En nous basant sur sa réponse aux changements d'environnement et son affinité pour un type d'habitat particulier, nous voulons utiliser les limites de tolérance de cette orchidée à titre d'indicateur de risque

de perte de biodiversité d'espèces de sous-bois de succession avancée, et de modifications apportées par les pratiques d'aménagement forestier. À cette fin, le microhabitat des *Goodyera* a été caractérisé à l'aide d'une chronologie de peuplements naturels régénérés après feu et les effets de divers traitements sylvicoles sur les *Goodyera* ont été évalués.

1.2 Revue de littérature

1.2.1 Les orchidées du genre *Goodyera*

Selon l'état de nos connaissances, on attribue essentiellement aux goodyéries rampantes (*Goodyera repens* var. *ophioides*) la sensibilité aux perturbations et l'affinité aux vieilles forêts. À cet égard, elle constitue la principale espèce d'intérêt. Bien que *G. repens* semble avoir des exigences plus spécialisées, elle partage toutefois un habitat relativement similaire à celui de *G. tessalata* (goodyérie panachée) et le territoire d'étude couvre en partie l'aire de répartition des deux espèces (Marie-Victorin 1995) (figure 1.1). En plus, la ressemblance entre certains individus de chacune de ces espèces pose souvent problème pour leur différenciation. En fait, *G. tessalata* serait issue de l'hybridation de *G. repens* avec *G. oblongifolia* et, de surcroît, cette espèce hybride pourrait se croiser avec ses parents d'origine dont la période de floraison se superpose (Kallunki 1976, 1981). Whiting et Catling (1986) rapportent que ce rétrocroisement serait particulièrement très fréquent entre *G. repens* var. *ophioides* et *G. tessalata*. En pratique, nous avons tenté d'identifier les plants à l'espèce. Les deux *Goodyera* ont donc fait l'objet de cette recherche, cependant la revue de littérature citée traite essentiellement d'informations concernant *G. repens* comme il semblerait que se soit principalement celle-ci qui présente des exigences particulières d'habitat.



Figure 1.1 : Photographies a) des tiges florales avec fleurs et b) avec capsules de *Goodyera repens*, c) ses fleurs, d) une *G. tessellata* typiquement plus grande et de motifs moins contrastés, e) des rosettes de feuilles de *G. repens* f) accompagnées d'un semi de sapin

1.2.2 Description physique

Goodyera repens (Linnaeus) R. Brown var. *ophioides* Fernald, de la famille des orchidacées, forme des rosettes de 2 à 7 feuilles (1,4 à 2,8 cm de longueur; 0,8 à 1,5 cm de largeur) d'un vert foncé, parfois même bleuté (Reddoch et Reddoch 1997), aux veinures bordées de bandes blanches ou vertes pâles, exceptée la médiane (Kallunki 1976) donnant le motif de « peau de serpent » qu'on lui connaît (Fernald 1899, Marie-Victorin 1995). Les rosettes prennent naissance à l'extrémité d'un rhizome rampant à la surface de la litière qui est infectée par un champignon

mycorhizien (Mollison 1943). L'inflorescence est montée sur une tige florale (10 à 20 cm) où les fleurs en épi sont disposées unilatéralement (Marie-Victorin 1995) par groupe d'environ 7 à 16, généralement blanches, mais parfois légèrement verdâtres, et formeront des capsules allongées (0,5 x 0,3 cm) et sphéroïdes (Reddoch et Reddoch 1997). Les spécimens sont généralement pubescents, sauf les feuilles, pétales et lèvres (Kallunki 1976).

1.2.3 Caractéristiques écologiques

À tort, *Goodyera repens* est parfois classée comme une herbacée vivace pérenne, car ses feuilles coriaces persistent au long de l'hiver quand, en fait, elle fait plutôt partie des plantes décidues verte à l'année (« wintergreen »), ses feuilles étant remplacées par de nouvelles à la saison de croissance suivante (Gorchakovskii et Igosheva 2003). Ces rosettes nouvellement formées au bout des embranchements du rhizome s'en détacheront éventuellement (particulièrement suite à la floraison) pour devenir des clones indépendants qui formeront des colonies denses (Reddoch et Reddoch 1997, Mollison 1943, Gorchakovskii et Igosheva 2003). Elle n'est pas une espèce dominante lorsqu'on la retrouve en communauté (Williams 1990). Reddoch et Reddoch (1997) ont répertorié des colonies à 70 individus dans la région d'Ottawa, tandis que Gorchakovskii et Igosheva (2003) ont observé en Russie une colonie de 200 à 300 plants, dont environ 30 % des plants seraient issus de reproduction végétative et 50 % de reproduction sexuée (le pourcentage restant étant non déterminé). Gorchakovskii et Igosheva (2003) ont déterminé pour cette espèce une densité à l'hectare de 560 à 880 individus dans leur site d'étude en Russie.

La période de floraison s'étale typiquement de la mi-juillet à la mi-août (Barclay-Estrup *et al.* 1991, Whiting et Catling 1986). Normalement, *Goodyera repens* ne s'auto-fertilise pas, elle serait plutôt pollinisée par des bourdons, dont *Bombus perplexus* (Kallunki 1976) ou d'autres espèces du même genre (Van Der Pijl

et Dodson 1969). Contrairement à d'autres orchidées, elle fructifierait sans difficulté (Marie-Victorin 1995), minimalement à 76 % selon Kallunki (1976), mais de plus bas taux sont aussi observés (moyenne de 30 %) par Reddoch et Reddoch (1997), avec approximativement un individu sur quatre fleurissant pour une année. Chaque plant fournit environ 25 500 micrograines (0,76 x 0,14 mm) ayant la capacité de flotter facilement dans l'air et sur l'eau et être ainsi dispersées sur de longues distances par le vent ou encore par les animaux et les oiseaux (Arditti et Ghani 2000) (figure 1.2). L'établissement de la *Goodyera* apparaît donc assujetti aux conditions de microhabitat plutôt qu'à un facteur de dispersion peu limité. D'ailleurs, *in situ*, ses graines ne se développeront qu'en association à un champignon mycorhizien du sol (Downie 1940).



Figure 1.2 : Représentation schématique d'une graine de *Goodyera repens*, emprunté de Arditti et Ghani (2000)

1.2.4 Endophyte mycorhizien

Typiquement, *G. repens* sera infectée par *Ceratobasidium cornigerum* (Bourdot) Rogers, auparavant connu sous le nom *Rhizoctonia goodyerae repentis* décrit par Constantin et Dufour (1920), commun dans l'hémisphère nord (Currah *et al.* 1990). Il est toutefois possible que l'activation de la croissance de l'orchidée se produise de manière non spécifique (Hadley 1970, Downie 1941).

La germination peut être indépendante de l'endophyte dans un milieu enrichi en sel et en sucre, mais l'accroissement s'en trouvera grandement affaibli (Alexander

et Hadley 1984). Dans l'eau, peu importe le pH, la germination se fera uniquement symbiotiquement (Downie 1940, 1941). De plus, *in situ*, tous les jeunes protocormes sont infectés et, *in vitro*, les graines mises en présence de leur endophyte le seront cinq jours après l'ensemencement, cela soutenant l'hypothèse que la germination naturelle ne prendra place qu'en symbiose (Mollison 1943). La stimulation de la croissance est initiée immédiatement suite à la pénétration des hyphes dans les cellules sustentatrices de l'embryon et se poursuivrait tout au long de la vie du plant par réinfection des poils absorbants et des nouvelles racines (Mollison 1943).

Le plant adulte deviendrait autonome vis-à-vis de son endophyte quant à l'apport de carbone dans de bonnes conditions. Avant qu'il en soit ainsi, aucun échange n'a lieu, le transfert s'effectue uniquement du champignon vers l'orchidée (Alexander et Hadley 1985). Les éléments nutritifs fournis par *C. cornigerum* proviennent de son activité saprophytique sur le bois pourri et les débris organiques (Currah *et al.* 1990). Ces derniers se composeraient surtout de débris de conifères que le champignon mycorhizien colonise essentiellement en leur surface, endroit qu'occupe d'ailleurs le rhizome des *Goodyera*. Ce champignon ne semblerait pas survivre dans les résidus plus vieux et plus compacts. On le retrouverait aussi sur les aiguilles des arbres, principalement celles qui sont mortes (Downie 1943). L'endophyte se présenterait aussi sur des plantes herbacées et ligneuses (Rasmussen 2002). Certaines évidences montrent qu'il pourrait infecter des racines conifériennes (cf *Pinus sylvestris*) et entrer en connexion avec *Goodyera repens* (Sen *et al.* 1999). Ces derniers points soulignent l'importance des autres végétaux en tant que réservoirs mycorhiziens, qui représentent certainement un rôle en ce qui a trait à la distribution et aux probabilités de colonisation de l'orchidée.

1.2.5 Répartition en Amérique

Au nord, on trouve *Goodyera repens* de l'Alaska à Terre-Neuve. En descendant vers le sud, elle longe la côte jusqu'en Caroline du Nord, s'étale vers l'ouest au Tennessee, au Dakota du Sud, au Nouveau Mexique et finalement en Colombie-Britannique (NatureServe 2006) (figure 1.3).

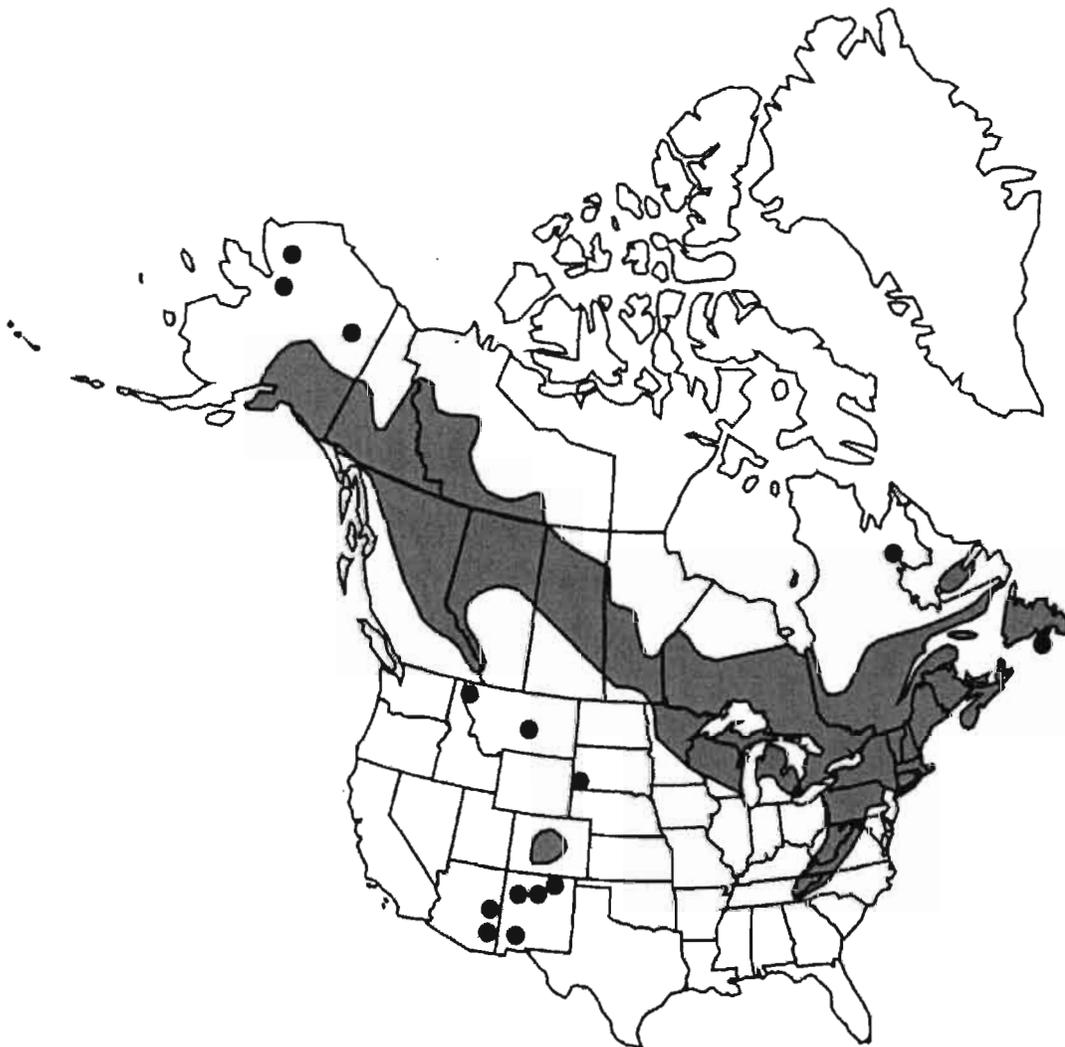


Figure 1.3 : Carte de la répartition de *Goodyera repens* en Amérique du nord selon Flora of North America (2006)

1.2.6 Statut

NatureServe (2006) classe comme globalement sécuritaire le statut de conservation de *Goodyera repens*. Il en est de même en Ontario. Au Québec, son statut demeure sans risque (entre sécuritaire et apparemment sécuritaire).

1.2.7 Rareté et critère de vulnérabilité

Rabinowitz (1981) a distingué huit catégories de rareté selon l'étendue ou la restriction de l'espèce en fonction des composantes suivantes : sa distribution géographique, sa spécificité d'habitat et la taille de ses populations. Quoique *Goodyera repens* présente des besoins spécifiques quant à son habitat, ce dernier ne se veut pas pour autant spécifique d'un seul type de milieu (elle colonise autant des marais que des bois plus secs (Whiting et Catling 1986)). Cette orchidée n'est pas rare et semble apparemment sécuritaire dans son environnement. Par contre, elle répond à plus d'un critère de vulnérabilité à l'extinction décrit par Primack (1993), soit par ses « exigences particulières d'habitat » et son « environnement stable » :

1^{er} Critère : Les exigences particulières d'habitat de la *Goodyera*

Les exigences de l'intermédiaire mycorhizien refléteront en partie celle de l'orchidée en fonction du rapport de dépendance qui les lie dans le milieu. Cela nous amènerait aussi à craindre son extinction avec l'éventuelle disparition de cet endophyte spécifique (Primack 1993). On connaît peu la fragilité et les besoins du champignon, néanmoins l'importance primordiale pour l'établissement et la survie de l'espèce d'intérêt est à souligner (Leake 1994).

Goodyera repens fait partie d'un groupe d'herbacées vasculaires nommé mycohétérotrophes qui, comme elle, ont la particularité de tirer entièrement ou en partie leurs éléments nutritifs par l'entremise d'un champignon mycorhizien. Les mycohétérotrophes possèdent des affinités particulières de microhabitat les rendant sensibles aux perturbations à la suite d'une coupe totale (Moola et Vasseur 2004) ou partielle, ou d'un feu (Thysell et Carey 2000, 2001, Haeussler 2004) dans les vieilles forêts. Ces auteurs appréhendent un risque à long terme d'extirpation des mycohétérotrophes dans les peuplements aménagés soumis à des activités de coupe.

On retrouve généralement *G. repens* en forêt mature (Despouts *et al.* 2004, Hunt *et al.* 2004) à vieille (De Grandpré 1991, Williams 1990), dont les caractéristiques structurales et fonctionnelles les distinguent de peuplements moins âgés (Johnson *et al.* 1995). Elle se trouve généralement dans les bois frais, humides et assez ombragés (elle tolérerait rarement la pleine lumière du soleil; Haeussler *et al.* 2002) avec un sol à pH environnant 4,0, relativement nu et tapissé de feuilles ou aiguilles décomposées, ou de mousses. L'orchidée colonise les peuplements de conifères, parfois mixtes, habituellement denses (Williams 1990, Reddoch et Reddoch 1997).

La dynamique forestière naturelle de la région à l'étude se caractérise de manière générale (en sol mésique) par un changement de dominance dans la composition des peuplements, passant de feuillue, à mixte et à résineuse selon le temps écoulé depuis le feu, la perturbation naturelle prédominante (Bergeron et Dubuc 1989, Bergeron 2000, Bergeron *et al.* 2004). Des perturbations naturelles moins sévères, telles la création de trouées suite à la chute d'arbres morts naturellement et celles formées par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) (Kneeshaw et Bergeron 1998), sont également présentes. Parallèlement, les impacts de l'exploitation forestière industrielle sur la régénération de la végétation (Carleton et MacLellan 1994), ajoutés à la relativement

courte révolution dans les forêts aménagées (Gauthier *et al.* 1996, Harvey *et al.* 2002), augmenteraient les proportions de peuplements feuillus en forêt boréale mixte. Ce changement dans le paysage pourrait avoir d'importantes conséquences sur certaines espèces (Franklin 1993), notamment pour *Goodyera*.

2^e Critère : Un environnement stable

Selon Rowe (1983), *Goodyera repens* adopterait une stratégie d'espèce fuyante, « Avoïder », en rapport aux perturbations par le feu prévalant en forêt boréale. C'est-à-dire que comme les autres membres de cette classe, elle ne présente aucune adaptation directe au régime de feu. Elle occuperait les milieux brûlés depuis longtemps, arrivant à s'établir et à se maintenir tard dans la succession forestière grâce à l'établissement de certaines conditions, comme l'ombre et l'accumulation d'humus. Elle est absente des sites brûlés suite à la destruction de son rhizome, qui autrement aurait pu lui permettre de se régénérer, ainsi qu'à son incapacité, en tant que plante d'ombre, à compétitionner avec les espèces à croissance rapide de pleine lumière qui colonisent rapidement les ouvertures créées par le feu (Ahlgren 1960).

Pour la région étudiée, De Grandpré (1991), dans une description de la succession des plantes de sous-couvert, note l'apparition de *Goodyera repens* dans des peuplements régénérés depuis au moins 174 ans suivant le feu. Thysell et Carey (2000) soulèvent que la sensibilité aux perturbations du groupe des mycohétérotrophes, dont les *Goodyera* font partie, serait telle, qu'elles ne réapparaîtraient pas avant 40 ans suivant un feu ou une coupe totale. L'espèce d'intérêt est elle-même reconnue comme étant particulièrement très sensible à ces deux types de perturbation. On confère à *Goodyera repens* le statut successional d'espèce climax obligatoire. En effet, selon Williams (1990) elle coloniserait normalement des peuplements âgés entre 95 à 350 ans. Des peuplements aussi vieux seraient portés à diminuer beaucoup en importance si l'on maintient le régime de

gestion forestier actuel, suivant l'éventuelle raréfaction de ces peuplements plus âgés que le cycle de rotation (Bergeron *et al.* 1999, 2002).

Dans la région à l'étude, la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet teste des dispositifs d'aménagement basés sur les connaissances de la dynamique naturelle de la forêt pour maintenir une ressemblance avec la structure d'âge et la composition des forêts naturelles (Harvey *et al.* 2002). Dans ce contexte, Haeussler (2004) révèle que trois ans après perturbation, même les traitements sylvicoles les moins sévères du projet SAFE 1 (Sylviculture et aménagement forestier écosystémiques) (Brais *et al.* 2004), qui compte des sites témoins, des sites coupés au tiers et aux deux tiers de la surface terrière, des arbres de valeur marchande et des sites coupés totalement avec ou sans brûlage dirigé, arrivent difficilement à maintenir les populations de *Goodyera* au sein des peuplements. L'orchidée ne semble pas tolérer les perturbations survenues au sol et l'ouverture de la canopée lors de ces traitements sylvicoles légers (Haeussler 2004), reflétant ainsi sa vulnérabilité et son grand besoin de stabilité du milieu.

1.3 Objectifs

Nous souhaitons approfondir nos connaissances spécifiques sur l'écologie de *Goodyera* et ainsi permettre la caractérisation du milieu à préserver pour la maintenir en paysage aménagé, tout en tentant de savoir si elle peut jouer un rôle d'espèce indicatrice dans la conservation des écosystèmes des vieilles forêts. La littérature couvre plusieurs aspects liés aux *Goodyera*, cependant aucune étude n'adresse directement sa sensibilité aux perturbations naturelles et sylvicoles ou la mesure des caractéristiques son microhabitat, encore moins dans un contexte de conservation. Alors, quelle est la répartition des *Goodyera* en territoires naturels (vieilles forêts principalement?) et aménagés (traitements sylvicoles plus ou moins sévères)? Comment les facteurs environnementaux influencent sa présence ou sa vigueur ?

CHAPITRE II

SENSIBILITÉ AUX PERTURBATIONS ET MICROHABITAT DES ORCHIDÉES *GOODYERA* EN FORÊT BORÉALE MÉRIDIONALE DU QUÉBEC

Ce chapitre est rédigé sous forme d'article, dont les auteurs seront Elizabeth Turcotte, Daniel Gagnon et Yves Bergeron. Au moment du premier dépôt du mémoire, l'article n'est pas encore soumis à une revue.

2.1 Introduction

2.1.1 Problématique

Avec la prépondérance des pratiques de foresterie, les perturbations anthropiques sont maintenant prédominantes dans bon nombre de paysages forestiers nord-américains, et ce, au détriment du régime de perturbations naturelles. Au Québec, les activités de récolte de la ressource ligneuse se répartissent sur 36,5 des 42,4 millions d'hectares du territoire forestier productif de l'ensemble de la province (Arsenault *et al.* 2004). Sur cette vaste étendue, les variantes de la coupe totale sont généralement favorisées lors de l'exploitation forestière. Il en résulte généralement la création et le maintien de peuplements de structure équiennne, renfermant des arbres de classes d'âge uniques ou restreintes (Graham et Jain 1998). L'ordre des ingénieurs forestier du Québec (1996) établit la révolution forestière de 75 à 100 ans, période plus courte que le cycle naturel du feu dans la plupart des régions de la forêt boréale (Bergeron 1991). De plus, dans l'ouest de l'Abitibi on évalue maintenant l'âge moyen des peuplements à 140 ans avec plus de 50 % de ceux-ci dépassant 100 ans (Bergeron

et al. 2001). Devant l'ampleur de ce changement de régime de perturbation, on constate ou l'on appréhende globalement des changements dans la distribution des classes d'âge et des proportions dans la composition des peuplements (Gauthier *et al.* 1996), avec la perte des forêts plus vieilles que l'âge de révolution et des conséquences possibles sur la biodiversité (Bergeron *et al.* 1999, Drapeau *et al.* 2000, 2003). Parallèlement, les impacts de l'exploitation forestière industrielle sur la régénération de la végétation (Carleton et MacLellan 1994), ajoutés à la relativement courte révolution dans les forêts aménagées (Gauthier *et al.* 1996), augmenteraient les proportions de peuplements feuillus en forêt boréale. Ce changement dans le paysage pourrait avoir d'importantes conséquences sur certaines espèces (Franklin 1993, Drapeau *et al.* 2000).

En visant la conservation de la biodiversité, des approches d'aménagement sylvicoles à l'échelle de l'écosystème et du paysage ont été proposées ces dernières années. Certaines espèces plus fragiles peuvent toutefois échapper à ces stratégies générales (Galindo-Leal et Bunnell 1995, Franklin 1993 et voir Soulé 1994 pour une discussion approfondie du thème). Hunter (1990) popularisa un concept de conservation axé sur la complémentarité, qui permet de tenir compte autant des approches générales que de celle qui sont centrées sur des espèces. Il l'explique avec une approche par « filtre brut » de conservation globale d'habitats représentatifs, qui se complète par une approche par « filtre fin », impliquant des mesures plus pointues adaptées aux espèces dont le recours au premier filtre n'assure pas la survie.

Dans la zone d'étude, en région boréale méridionale de l'ouest du Québec, on applique une forme du concept de filtre brut (Brais *et al.* 2004). De grands efforts sont déployés à élaborer un système global d'aménagement forestier respectueux de l'historique de perturbations naturelles qui intègre tous les types de couverts, y compris les vieilles forêts (Bergeron et Harvey 1997). L'objectif de ce type d'aménagement est de reproduire une structure d'âge et une composition forestière

comparables à celles issues de perturbation naturelles et aussi maintenir dans les unités d'aménagement toute la gamme de stades successionnels pour optimiser le maintien de la biodiversité dans un contexte de récolte de la matière ligneuse (Harvey *et al.* 2002). Chez les communautés de plantes, en réponse à ce type d'aménagement, les espèces forestières avec des exigences spécialisées d'habitat, ainsi que celles sensibles aux perturbations, seront souvent les plus susceptibles à nécessiter une approche par filtre fin (Haeussler 2002, Thysell et Carey 2001, De Grandpré et Bergeron 1997, Desponts *et al.* 2004). Entre autres, les orchidées sont considérées comme d'intéressants indicateurs de perturbations (Barbaro *et al.* 2003, Gorchakovskii et Igosheva 2003). Dans ce contexte d'aménagement, une orchidée forestière, *Goodyera repens*, s'est révélée être un indicateur potentiel intéressant de perte de biodiversité. Elle montrerait une sensibilité particulière à des traitements d'exploitation forestière légers (Haeussler, 2004). De surcroît, on la retrouverait généralement dans les stades de couverts forestiers matures (Desponts *et al.* 2004, Hunt *et al.* 2004) à vieux (De Grandpré 1991, Williams 1990), ce qui suggère qu'elle serait à risque d'être éliminée du paysage local, ou même régional, dans un régime forestier à rendement soutenu et à cycle court de révolution forestière, et ce, autant avec une approche conventionnelle que par « filtre brut ».

2.1.2 Espèces à l'étude

Le genre *Goodyera* appartient à la famille des orchidacées. Selon l'état de nos connaissances, on attribue essentiellement aux goodyéries rampantes (*Goodyera repens* var. *ophioides*) la sensibilité aux perturbations et l'affinité aux vieilles forêts. À cet égard, elle constitue la principale espèce d'intérêt. Bien que *G. repens* semble avoir des exigences plus spécialisées, elle partage toutefois un habitat relativement similaire à celui de *G. tessalata* (goodyérie panachée) et le territoire d'étude couvre en partie l'aire de répartition des deux espèces (Marie-Victorin 1995). En plus, la ressemblance entre certains individus de chacune de ces espèces pose souvent

problème pour leur différenciation. En fait, *G. tessellata* serait issue de l'hybridation de *G. repens* avec *G. oblongifolia* et, de surcroît, cette espèce hybride pourrait se croiser avec ses parents d'origine dont la période de floraison se superpose (Kallunki 1976, 1981). Whiting et Catling (1986) rapportent que ce rétrocroisement serait particulièrement très fréquent entre *G. repens* var. *ophioides* et *G. tessellata*. En pratique, nous avons tenté d'identifier les plants à l'espèce. Les deux *Goodyera* ont donc fait l'objet de cette recherche, cependant la littérature citée traite essentiellement d'informations concernant *G. repens* comme il semblerait que se soit principalement celle-ci qui présente des exigences particulières d'habitat.

Dans cette étude, le nom *Goodyera* servira à désigner les deux espèces observées (*G. repens* et *G. tessellata*).

L'établissement de *Goodyera* apparaît être assujéti aux conditions de microhabitat plutôt qu'à la dispersion. *G. repens* produit d'abondantes graines dont la dispersion est aisée. Chaque plant fournirait environ 25 500 micrograines (0,76 x 0,14 mm) ayant la capacité de flotter facilement dans l'air et sur l'eau, et être ainsi dispersées sur de longues distances par le vent ou encore par les animaux et les oiseaux (Arditti et Ghani 2000). Contrairement à d'autres orchidées, *G. repens* fructifierait sans difficulté (Marie-Victorin 1995), minimalement à 76 % selon Kallunki (1976), mais de plus bas taux sont aussi observés (moyenne de 30 %) par Reddoch et Reddoch (1997), avec approximativement un individu sur quatre fleurissant pour une année. De plus, les *Goodyera* font partie d'un groupe de plantes mycohétérotrophes (la plupart des orchidées) qui est fortement mycorrhizées et parfois sans chlorophylle (ex. le genre *Corallorhiza*), ce qui pourrait limiter les microhabitats appropriés à ces espèces.

2.1.3 Objectifs

Le premier objectif de cette étude sera donc de quantifier et de comparer l'abondance des deux espèces de *Goodyera* dans un gradient d'âge des peuplements et de types de perturbation, dans des sites naturels régénérés après feu, ainsi que dans des peuplements ayant subi divers traitements sylvicoles pré-industriels et industriels. Ceci permettra d'évaluer le potentiel d'indicateur de conservation de la biodiversité des *Goodyera*.

Le deuxième objectif sera de mieux cerner ce qui influence la répartition des *Goodyera* à travers les peuplements, en déterminant les conditions de microhabitat qui favoriseraient leur présence et leur établissement en sous-bois. Ceci devrait permettre de développer des modalités de conservation de type « filtre fin » pour le maintien d'une partie du microhabitat des *Goodyera* et d'autres espèces typiques des sous-bois de vieilles forêts dont l'âge dépasse la révolution forestière.

2.2 Méthodes

2.2.1 Aire d'étude

Les sites d'étude sont répartis autour du Lac Duparquet dans la région de l'Abitibi (48°30'N, 79°25'O). Ils sont localisés dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest de la forêt boréale méridionale du Québec. C'est le domaine dans la région où l'on recense majoritairement les espèces de *Goodyera* qui nous intéressent (Bergeron *et al.* 1983). Le territoire s'étend dans la région physiographique de la Ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, formée par les dépôts glaciolacustres issus des suites de l'expansion des lacs proglaciaires Barlow et Ojibway (Vincent et Hardy 1977). La station météorologique la plus proche (La

Sarre, Québec) enregistre annuellement une température moyenne de 0,88 °C avec des précipitations moyennes annuelles de 856,8 mm (Environnement Canada 2004).

Plus de la moitié des peuplements forestiers de la région seraient régénérés depuis plus de 100 ans suivant la dernière perturbation majeure par le feu, avec des peuplements âgés en moyenne de 139 ans (Bergeron *et al.* 2001). La composition forestière se caractérise typiquement en début de succession par une dominance du couvert par les feuillus : le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), principalement, et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.). Une composition forestière plutôt mixte apparaît généralement suite à la mortalité des peupliers installés après feu. L'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench.)) et le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) établis en sous couvert après feu, sont amenés à côtoyer graduellement les espèces feuillues de l'étage dominant. Les peuplements plus âgés sont généralement marqués par une dominance du sapin et du cèdre blanc (*Thuja occidentalis* L.). Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) favoriseraient le recrutement de ces espèces conjointement avec la diminution de l'abondance du peuplier faux-tremble (Bergeron 2000).

2.2.2 Échantillonnage

1) Effet de différentes approches sylvicoles sur l'abondance et la vigueur des *Goodyera* en comparaison aux peuplements régénérés après feu

Les plants* de *Goodyera* ont été repérés le long de transects de 500 m de longueur par 5 m de largeur pour dix sites naturellement régénérés après feu (naturels), neuf sites régénérés après traitements de coupe partielle (CP) âgées non mécanisées des années 40 et 60 (pré-industriels) et 12 sites de coupes récentes (industriels). Ces derniers comprennent cinq sites de coupe totale (CT) de 1 à 20 ans, six sites de coupe partielle du projet SAFE (sylviculture et aménagement forestier

écosystémiques ; « concept général : développer des systèmes sylvicoles fidèles à la dynamique naturelle de la forêt boréale mixte qui permettent d'atteindre des objectifs de maintien de la biodiversité, des cycles et de la productivité des écosystèmes tout en soutenant une industrie forestière compétitive » (web2.uqat.ca/safe 2008)), dont trois dans une coupe où deux tiers des tiges de valeur marchande sont récoltés et trois issus d'une coupe du tiers de la surface terrière et un site où 20 îlots sont maintenus dans le parterre de coupe. Le tableau 2.1 indique le détail de la répartition des sites selon l'âge depuis le dernier feu avec l'année des feux.

Tableau 2.1 : Répartition des sites naturels, pré-industriels et industriels échantillonnés selon l'âge et la classe d'âge depuis la dernière perturbation par le feu.

Site selon la dernière perturbation manjeure	Nombre de sites selon l'âge en années depuis la dernière perturbation par le feu							
	Jeune			Vieux			Très vieux	
	41	61	82	135	158	182	208	245
Naturel (régénérés après le feu)	2 (1964)	2 (1964)	- (1923)	- (1870)	3 (1847)	2 (1823)	- (1797)	1 (1760)
Pré-industriel (traitements non mécanisés)	-	-	-	2 CP 40 et 1 CP 60 ans	-	1 CP 60 ans	3 CP 40 ans	2 CP 40 ans
Industriel	-	-	4 CT 1,3, 4 et 12 ans 6 CP SAFE 1/3 et 2/3 de 8 ans 20 îlots de rétention (~250 m ²) de 5 ans	-	-	-	-	1 CT 20 ans

Les sites sont tous localisés sur des dépôts argileux à régime hydrique mésique (Brais et Camiré 1992).

- * *Goodyera* se reproduit de façon sexuée et végétative. Ses rosettes de feuilles nouvellement formées au bout des embranchements du rhizome se détacheront (particulièrement suite à la floraison) pour devenir des clones indépendants qui formeront des colonies denses (Reddoch et Reddoch 1997, Mollison 1943, Gorchakovskii et Igosheva 2003). Toutefois, sur le terrain, chaque rosette a été comptée pour un individu (en réalité un « ramet », *sensu* Harper 1977), vu la difficulté de savoir si elle est issue d'une graine ou non.

2) Détermination du microhabitat caractéristique des *Goodyera*

Pour quantifier différents facteurs écologiques, des données ont été recueillies dans 231 microquadrats de 1 m² pour dix sites naturels et huit sites pré-industriels, pour un total de 18 sites. Dix microquadrats par site (total de 180 sur l'ensemble des sites) ont été répartis systématiquement à tous les 50 mètres le long des transects. Les populations de *Goodyera* rencontrées lors du recensement ont été échantillonnées dans 73 microquadrats « présence » de 1 m² (une vingtaine se retrouvent dans les microquadrats systématiques).

- Mesures effectuées dans tous les microquadrats, (en présence ou en absence de *Goodyera*) :

Le pourcentage d'ouverture du couvert forestier a été déterminé par la prise d'une photographie hémisphérique de la canopée (à environ 50 cm du sol) à l'aide d'une caméra digitale munie d'une lentille « fisheye ». Les photographies ont été analysées par le logiciel « Gap Light Analyzer software package version. 2.0 » (Frazer et al. 1999). Quatre mesures de l'épaisseur de la litière et de l'horizon organique ont été prises et quatre sous-échantillons de sol organique ont été prélevés dans les coins de chaque microquadrat. Les échantillons de sol (composés des quatre sous-échantillons) ont été séchés à l'air et analysés au laboratoire pour le pH (rapport eau : sol 2 : 1) et le rapport carbone/azote (McKeague 1978). Le pourcentage de recouvrement a été estimé visuellement pour les arbustes, les herbacées et les mousses, selon sept classes de recouvrement (1 = 0-1%; 2 = 1-5%; 3 = 5-25%; 4 =

25-50%; 5 = 50-75%; 6 = 75-100%; 7 = 100%). Les pourcentages de couverture au sol de la litière d'aiguilles, de feuilles, de cèdre et du bois mort ont également été estimés.

- Mesures spécifiques aux microquadrats avec *Goodyera*

En juillet 2005, les données du nombre d'individus de *Goodyera*, de leur espèce, ainsi que de leur nombre de feuilles et de fleurs (en présence de tige florale) ont été recueillies.

La vigueur des plants localisés et dont la largeur de feuille est supérieure à 0,5 cm (les autres étant exclus, vu leur moindre taille qui les rend difficile à repérer) a été évaluée en fonction d'un indice établi par l'addition du nombre de feuilles et de fleurs dénombrés dans chaque microquadrat. Les microquadrats ont ensuite été classifiés selon qu'ils avaient des plants présents et peu vigoureux (Présence : indice de 1 à 20) ou des plants présents et vigoureux (Présence-Vigoureuses : indice supérieur à 20) ou pas de plants (Absence : indice de 0).

2.2.3 Analyse des données

1) Effet de différentes approches sylvicoles sur l'abondance et la vigueur des *Goodyera* en comparaison aux peuplements régénérés après feu

L'effet de diverses interventions sylvicoles est présenté pour *Goodyera repens* et *G. tessellata*. Les densités moyennes dans chaque classes d'âge de peuplements selon le temps écoulé depuis le dernier feu ont été comparées (toutes ensemble et par espèce) en fonction de la dernière perturbation (naturelle, pré-industrielle ou industrielle) par l'ANOVA suivie du test de Tukey pour déterminer si les différences observés sont significatives.

Afin de déceler s'il y avait une différence significative entre les sites pré-industriels et naturels de différentes classes d'âge pour l'établissement de plants vigoureux, l'analyse de chi carré est menée sur les 73 microquadrats contenant des *Goodyera* au moyen du logiciel JMP 7 (JMP 1989).

2) Détermination du microhabitat caractéristique des *Goodyera*

Afin d'établir des relations entre les facteurs environnementaux mesurés et la présence et la vigueur des *Goodyera*, ainsi que pour identifier les conditions de microhabitat associées aux *Goodyera*, l'analyse canonique des correspondances (CCA) a été utilisée. Une matrice des données de 10 facteurs environnementaux et une matrice du recouvrement de 45 espèces végétales, pour 231 microquadrats, ont été analysées à l'aide du logiciel CANOCO (Ter Braak 1990). Les 10 facteurs environnementaux mesurés sont le rapport carbone/azote du sol, le pH du sol, le pourcentage d'ouverture de la canopée, le pourcentage de mousse sur bois mort (un indice de quantité de bois mort dans le sol), le pourcentage de litière de feuilles, le pourcentage de litière d'aiguilles, le pourcentage de litière de cèdre (*Thuja occidentalis* L.), l'épaisseur de la matière organique, l'indice de recouvrement des espèces herbacées (calculé par l'addition des pourcentages de revouvrement de l'ensemble des espèces herbacées de chaque microquadrat) et le temps écoulé depuis la dernière perturbation majeure. La matrice de végétation de sous-bois contient les espèces présentes dans plus de 5% des microquadrats. Les microquadrats sont différenciés sur l'ordination selon la présence et la vigueur de plants de *Goodyera*, soit peu vigoureux (Présence), vigoureux (Présence-Vigoureuse) ou encore absent (Absence), ainsi que selon le peuplement d'où ils originent, soit naturel ou pré-industriel.

Le test non paramétrique de Wilcoxon a été utilisé pour comparer les moyennes observées pour les principaux facteurs environnementaux des 231

microquadrats (naturels et pré-industriel) dans chaque classe de vigueur des *Goodyera*, suivi du test de Tukey pour indiquer si les différences sont significatives. Ceci a été effectué l'aide du logiciel JMP 7 (JMP 1989).

2.3 Résultats

1) Effet de différentes approches sylvicoles sur l'abondance et la vigueur des *Goodyera* en comparaison aux peuplements régénérés après feu

L'abondance des *Goodyera* n'augmente pas linéairement avec le temps écoulé depuis le dernier feu pour les peuplements naturels; *G. repens* est plus abondante dans les vieux sites et *G. tessellata* est répandue plus uniformément à travers le gradient d'âge (tableau 2.2). Pour *G. tessellata* dans l'ensemble des sites on observe une abondance significativement supérieure aux sites naturels par rapport aux sites coupés. Il semblerait que les vieux sites naturels sont les plus propices à abriter les *Goodyera*, particulièrement *G. repens*. Elle s'y démarque significativement sur l'ensemble des sites avec une densité de 584 plants/ha, et ce, autant à travers les données pour l'espèce même qu'avec toutes espèces confondues. Il faut toutefois noter qu'aucune *Goodyera* n'est observée aux sites industriels contrairement aux sites pré-industriels qui abritent des plants, malgré que les tests statistiques ne révèlent aucune différence significative dans leurs abondances. Donc pour les sites de coupe totale, il semblerait que vingt années ne suffisent pas à la recolonisation. L'abondance est comparable dans les sites naturels jeunes et dans les sites pré-industriels dont environ le même nombre d'année s'est écoulé depuis la dernière perturbation majeure (~ 40 à 60 ans).

L'analyse de chi carré du tableau de contingence des 73 microquadrats contenant des *Goodyera* (JMP 1989 ; non présenté) ne révèle aucune association significative entre les microquadrats contenant des plants vigoureux et ceux contenant

Tableau 2.2 : Densité moyenne à l'hectare avec erreur type de *Goodyera repens* et de *G. tesselata* aux sites pré-industriels et industriels selon la classe d'âge du peuplement d'origine.

Site	Espèce de <i>Goodyera</i>	Densité/ha selon la classe d'âge depuis la dernière perturbation par le feu			Test HSD de Tukey		
		Jeune moyenne (SE)	Vieux moyenne (SE)	Très vieux moyenne (SE)	<i>G.</i> <i>rep.</i>	<i>G.</i> <i>tess.</i>	tout
Naturel	<i>repens</i>	23 (18,1)	584 (155)	8	BAB		ABA
	<i>tesselata</i>	91 (42,4)	140 (23,2)	172		AAA	AAA
Pré-industriel	<i>repens</i>	-	22 (13,6)	32,8 (29,9)	BB		AA
	<i>tesselata</i>	-	29 (16,7)	8 (8)		BB	AA
Industriel	<i>repens</i>	0	-	0	B B		A A
	<i>tesselata</i>	0	-	0		B B	A A

des plants peu vigoureux et le type de site : naturels jeune, vieux, très vieux ou de coupes pré-industrielles.

2) Détermination du microhabitat caractéristique des *Goodyera*

L'analyse canonique de correspondances explique 54,5 % de la variance entre les facteurs environnementaux et la végétation sur les deux premiers axes, avec 41 % attribuable au premier axe (tableau 2.3). Un rapport carbone/azote élevé des horizons organiques et un haut pourcentage de mousses sur le bois mort (indice de la quantité de bois mort au sol) sont associés à la présence de plants de *Goodyera* vigoureux, tandis qu'un indice de recouvrement élevé des plantes herbacées, un pourcentage élevé de litière de feuilles et un pH du sol élevé y sont négativement reliés. Le modèle inverse est observé pour les microquadrats ne contenant pas de *Goodyera*. Les sites de coupes pré-industriels sont corrélés avec un pourcentage élevé de litière de feuilles, à un fort recouvrement d'espèces herbacées, à un faible rapport C/N et à un faible pourcentage de bois mort avec mousses (figure 2.1).

La comparaison des moyennes des classes de vigueur par le test de Wilcoxon, suivi du test de Tukey, montre que les microquadrats avec *Goodyera* ont un indice de recouvrement des plantes herbacées inférieur, ainsi qu'un rapport carbone/azote du sol supérieur et significativement différents des microquadrats où elles sont absentes (figure 2.2 A, B). Le pourcentage de litière d'aiguilles, qui semble peu influencer l'assemblage de la végétation, différencie toutefois significativement un microhabitat où les *Goodyera* sont présentes d'un où elles sont absentes (figure 2.2 C). Un pourcentage élevé de bois mort au sol distingue de manière significative le microhabitat de plants vigoureux de celui de plants qui le sont moins ou des microhabitats où il n'y a pas de *Goodyera* (figure 2.2 D).

Tableau 2.3 : Corrélations canoniques des variables environnementales pour les deux premiers axes de l'analyse canonique des correspondances de la matrice d'espèce contrainte par chaque variable explicative.

Variables		Axe 1	Axe 2
Variance exprimée par chacun des axes (% cumulatif)		41,0	54,5
Corrélations canoniques espèces-environnement des axes		0,82	0,60
AgeP	Âge du peuplement depuis la dernière perturbation	0,10	-0,04
C/N	Rapport carbone/azote	0,44	0,11
pH	pH du sol	-0,57	0,13
Ouv	Ouverture de la canopée	0,25	0,29
M/bm	Mousse sur bois mort (indice de bois mort dans le sol)	0,53	-0,09
Lit A	Litière d'aiguilles	0,25	-0,26
Lit F	Litière de feuilles	-0,59	-0,19
Lit C	Litière de cèdre	-0,07	-0,12
MO	Épaisseur de la matière organique	0,10	-0,29
Rec Herb	Recouvrement total d'herbacées	-0,63	0,07

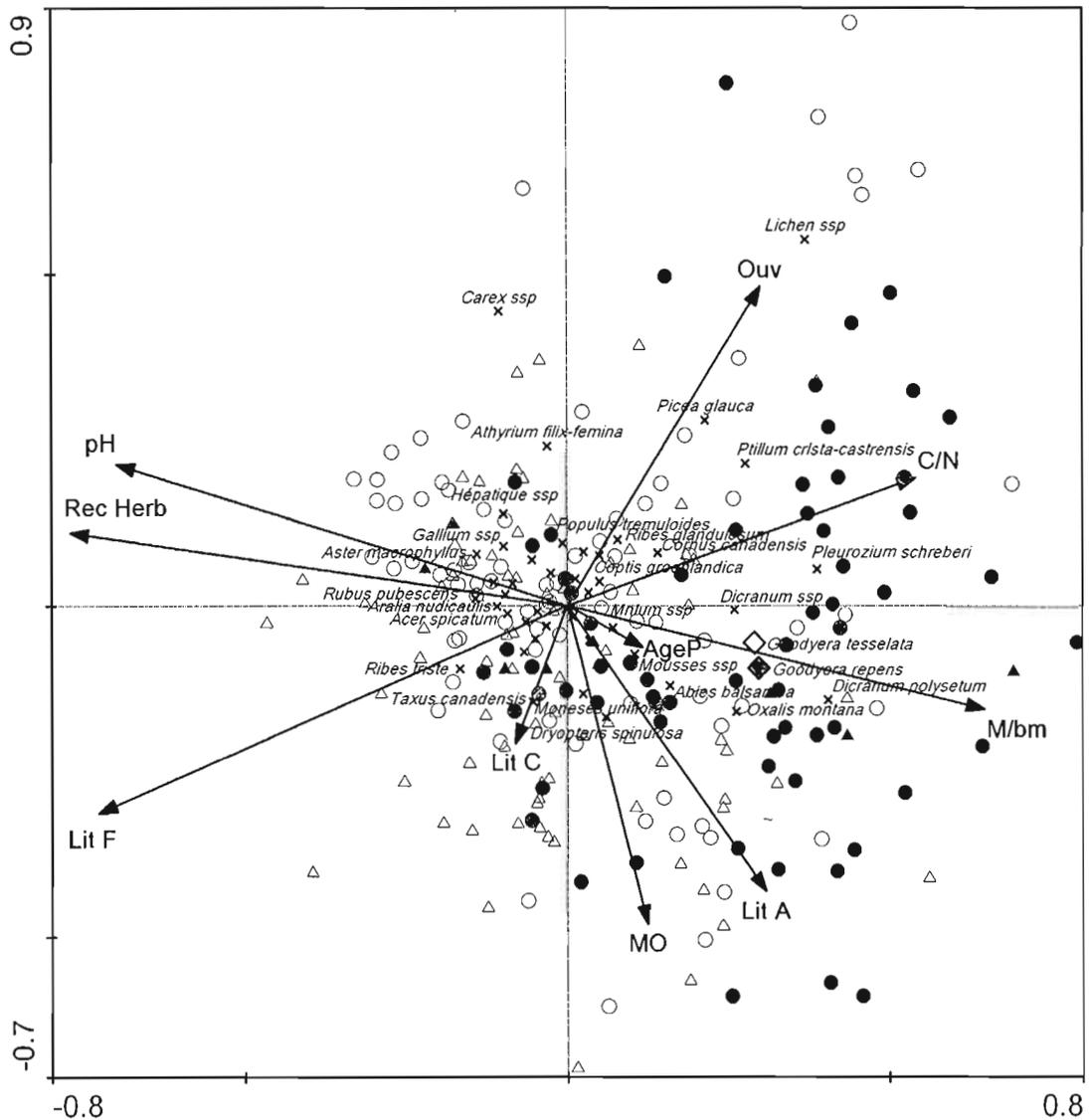


Figure 2.1: Analyse canonique des correspondances de la végétation de sous-bois (matrice de 45 espèces végétales ; losange gris : *Goodyera repens*, losange blanc : *Goodyera tessellata*, « x » noirs : autres espèces) et des facteurs environnementaux (matrice de 10 facteurs : Ouv, ouverture de la canopée ; C/N, rapport carbone/azote ; M/bm, mousse sur bois mort (indice de bois mort dans le sol) ; Lit A, litière d'aiguilles ; MO, épaisseur de la matière organique ; Lit C, litière de cèdre ; Lit F, litière de feuilles ; Rec Herb, recouvrement total d'herbacées ; pH, pH du sol ; AgeP : âge depuis la dernière perturbation) de 231 microquadrats (les cercles pour ceux provenant des sites naturels et les triangles pour ceux provenant des sites pré-industriels ; en blanc : absence de *Goodyera*, gris : présence de *Goodyera*, noir : présence de *Goodyera* vigoureuse)

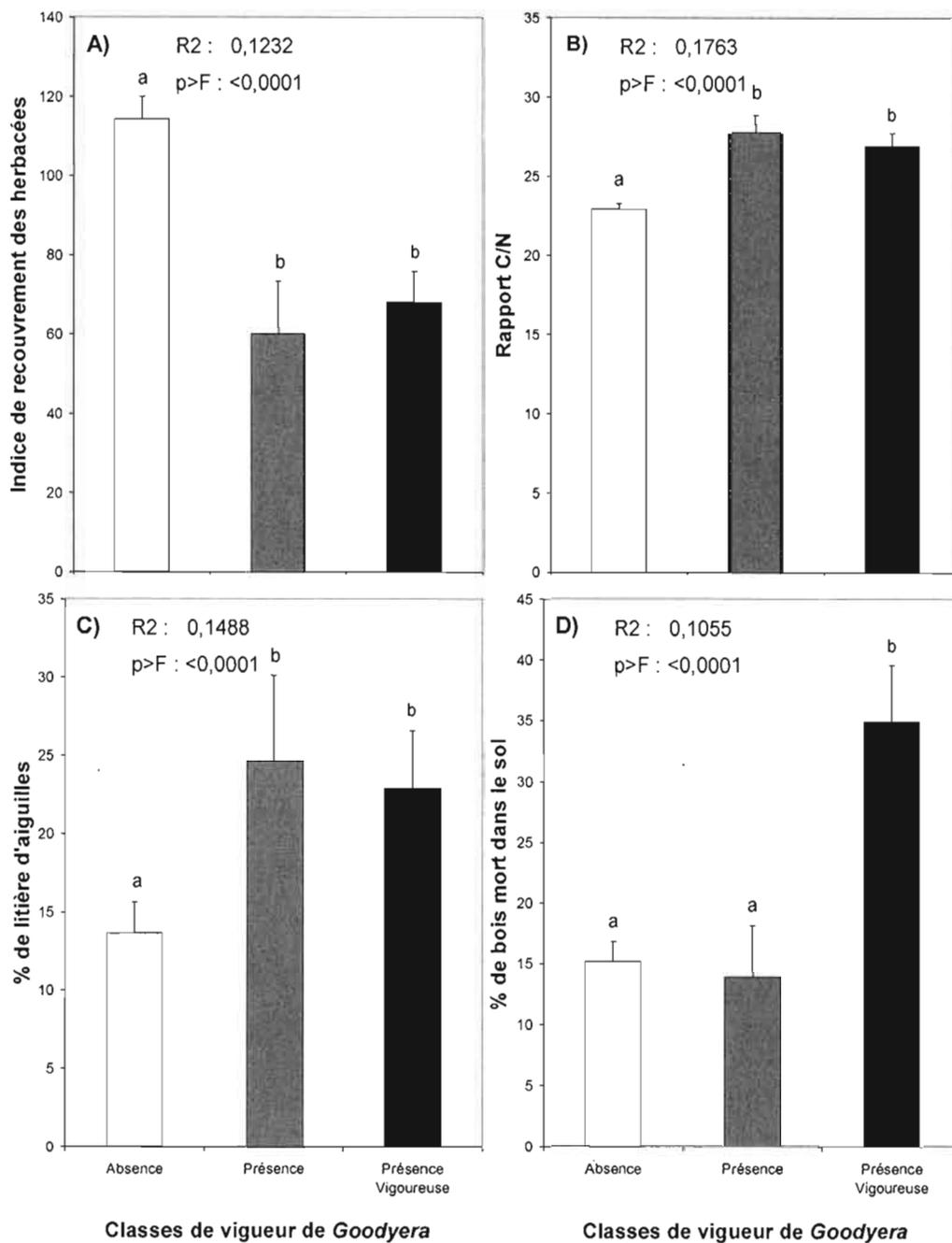


Figure 2.2 : Comparaisons des moyennes avec erreur type de 231 microquadrats (test de Wilcoxon du test de Tukey) divisés en trois classes de vigueur de *Goodyera* (absence, n = 158; présence, n = 25; présence vigoureuse, n = 48) pour quatre facteurs environnementaux : A) le recouvrement total des herbacées, B) le C/N du sol, C) le pourcentage de litière d'aiguilles au sol, D) le pourcentage de bois mort au sol. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences significatives.

2.4 Discussion

Rowe (1983) qualifie la stratégie adoptée par *Goodyera repens* de stratégie d'évitement (« avoider »), en rapport aux perturbations par le feu prévalant en forêt boréale. C'est-à-dire, que comme les autres espèces utilisant cette stratégie, elle occuperait les forêts qui n'ont pas brûlé depuis longtemps, arrivant à s'établir et à se maintenir tard dans la succession forestière grâce à l'établissement de certaines conditions d'habitat. Elle ne présente aucune adaptation directe au régime de feu. Le parallèle est également possible avec la réponse de la *Goodyera* aux coupes. Elle serait absente des sites brûlés suite à la destruction de son rhizome, qui aurait pu lui permettre de se régénérer, ainsi qu'à son incapacité, en tant que plante d'ombre, à compétitionner avec les espèces à croissance rapide en pleine lumière qui colonisent les ouvertures créées par le feu (Ahlgren 1960) ou par la coupe.

Ce manque d'adaptabilité et ce rapport face aux conditions d'habitat rendent *Goodyera* très sensible et vulnérable à la suite d'une perturbation. Ceci contribue à en faire un indicateur intéressant, autant pour *G. tessellata*, pour laquelle l'abondance en peuplement naturel est supérieure à celle trouvée dans les sites perturbés par les interventions sylvicoles, mais spécialement pour *G. repens* qui montre une affinité particulière pour les vieilles forêts naturelles (tableau 2.2).

Avant de poursuivre, il faut mettre un bémol de manière générale en ce qui a trait aux procédures d'échantillonnage pour déterminer l'évolution des populations de *Goodyera* dans le temps après le feu ou la coupe, et pour évaluer les effets de divers traitements sur ces mêmes populations. Une approche fondée sur des mesures échelonnées dans le temps sur un même site, ainsi que sur des mesures effectuées autant avant qu'après un traitement sylvicole aurait été d'avantage concluante. La reconnaissance de cette limite nous a incités à en amoindrir l'impact en sélectionnant des peuplements avec des caractéristiques de site similaires (dépôt argileux et régime

hydrique mésique). De plus, a posteriori, on observe un patron répétitif dans les résultats, leur donnant ainsi une meilleure crédibilité. On observe aussi une disparité nette entre les sites naturels et ceux affectés par la coupe industrielle, permettant d'induire que l'absence de plants aux sites perturbés est conséquente aux effets de ces perturbations. En fait, la répartition de l'abondance de chaque espèce de *Goodyera* suit la même tendance à travers les différents sites appartenant à une même classe de traitement et d'âge. Des plants sont également trouvés dans l'ensemble peuplements naturels (sauf pour un site naturel jeune et dominé par le feuillu) suggérant que *Goodyera* devait au moins être présente aux sites avant la pratique des interventions sylvicoles, tandis qu'aucun plant n'est présent dans l'ensemble des sites de coupes industrielles, incluant même les traitements moins sévères de SAFE*. De plus, bien que les sites de coupes industrielles sont statistiquement équivalents (tableau 2.2) aux autres sites perturbés depuis un peu plus longtemps, tels les sites pré-industriels et naturels jeunes et très vieux (en admettant qu'on considère pour ces derniers les trouées causées par la mortalité naturelle ou due aux épidémies d'insectes) ils se démarquent certainement aussi biologiquement. Il n'y a qu'à mettre en opposition, une fois de plus, l'absence totale de plants aux sites de coupes industrielles et les densités similaires observées aux autres sites. Cette similarité est d'ailleurs intéressante à souligner. On s'attendrait à trouver beaucoup moins de plants de *Goodyera* 40 à 60 ans après une perturbation aussi majeure que le feu (sites naturels jeunes), qu'après un laps de temps équivalent, mais pour un traitement de coupe partielle non mécanisée (sites pré-industriels ; se reporter au tableau 2.2). De manière globale, *Goodyera* ne semblerait ne pas survivre aux bouleversements de l'habitat entraînés par les perturbations, même les moins sévères. On peut alors s'attendre à ce qu'elle disparaisse du milieu, pour ensuite s'y réintroduire avec un délai limité par la colonisation du site, délai qui resterait relativement similaire peu importe le type de perturbation.

- * Sybille Haeussler dont la thèse de doctorat portait sur « Une approche écosystémique pour le maintien de la biodiversité végétale des tremblais de la forêt boréale mixte » (2004), mentionne que trois ans après les traitements dans le projet SAFE, les populations de *Goodyera* sont de moins en moins fréquentes et les plants moins abondants avec l'augmentation de la sévérité des traitements (coupes du tiers, des deux tiers de la surface terrière et coupes totales dans lesquels aucun plant n'est trouvé), en plus d'être chlorotiques, plus petits et moins en santé que dans les témoins (communication personnelle, Haeussler 2007). Huit ans après les traitements, nos observations suggèrent qu'aucun plant n'a réussi à survivre ou à recoloniser ces sites perturbés.

La densité de *Goodyera repens* aux vieux sites naturels est effectivement nettement supérieure et significativement distincte statistiquement de celle des autres sites naturels ou des sites perturbés par des traitements sylvicoles. Cette affinité aux vieilles forêts est principalement influencée par le microhabitat et non pas uniquement par le temps depuis un feu ou une autre perturbation. Différentes informations appuient cette hypothèse. D'abord, comme il a été mentionné, les graines de *Goodyera* sont abondantes et facilement dispersées, ce qui ne devrait pas limiter sur une très longue période le délai de colonisation en début de succession. D'autre part, l'abondance semble chuter en passant de la classe des vieux sites à celle des très vieux. De plus, le test de chi carré (non présenté) ne fait aucune association significative entre la vigueur des plants et leur distribution aux sites, soit naturels jeunes, vieux, très vieux ou pré-industriels. Cela indique que l'effet de l'âge ou d'une perturbation moins sévère n'importe pas autant que les conditions d'habitat que l'on trouve au site. D'ailleurs, comme l'occurrence est plus élevée et l'abondance maximale dans les vieux peuplements (tableau 2.2), on en déduit que c'est principalement dans ceux-ci que sont rencontrées les conditions de microhabitat optimales pour *Goodyera*. Ceci explique au moins en partie nos observations et s'applique spécialement dans le cadre d'une dynamique de peuplement mixte. Cette interprétation est aussi appuyée par l'ordination ACC (figure 2.1) où la distribution de la végétation est principalement influencée par l'ensemble des facteurs environnementaux et peu par l'âge depuis la dernière perturbation (AgeP).

Un des facteurs environnementaux mentionnés ayant potentiellement un effet négatif sur les populations de *Goodyera* est la compétition avec les espèces pionnières. Dans l'ordination (ACC) les *Goodyera* (les vigoureuses notamment) sont d'ailleurs situées à l'opposé des espèces associées aux perturbations, tels qu'*Aster macrophyllus*, *Aralia nudicaulis* et *Acer spicatum*, ainsi que du vecteur représentant un fort recouvrement de plantes herbacées (figure 2.1). Elles sont principalement accompagnées d'espèces de mousses au ras le sol, ainsi que de semis ou jeunes gaules de sapin. Elles font face à peu de compétition par d'autres herbacées de sous-bois. *Goodyera* n'est pas une espèce dominante dans la communauté végétale de sous-bois (Williams 1990).

Ces espèces à fort recouvrement, particulièrement typiques des milieux récemment perturbés, ne sont pas seulement présentes qu'en début de succession après feu. L'étude de la végétation de sous-bois de De Grandpré *et al.* (1993) révèle qu'elles refont surface dans les peuplements très vieux suite aux ouvertures du couvert forestier principalement créées par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Ce changement de microhabitat, qui semble peu propice pour *Goodyera* (cf. figures 2.1 et 2.2 A), expliquerait en partie la faible abondance de plant observée aux sites naturels jeunes autant que très vieux, phénomène particulièrement marqué chez *G. repens* (tableau 2.2). Leur présence influencerait de manière similaire la réponse des peuplements perturbés par la coupe. Sur une échelle de temps relativement restreinte, des différences sont maintenues dans la composition de la végétation de sous-bois dans les peuplements régénérés après feu et après coupe totale (Nguyen-Xuan *et al.* 2000, Haeussler et Bergeron 2004, Moola et Vasseur 2004) et partielle (Thysell et Carey 2001; la figure 2.1 le suggère également). Cela suppose d'ailleurs que le délai de retour des conditions propices à l'établissement des *Goodyera* pourrait être plus long dans ces peuplements de seconde venue que dans les peuplements naturels. Toutefois, la mécanisation des opérations forestières étant

encore récente, la période de temps sur laquelle s'étale ces pratiques est encore trop courte pour permettre d'en constater les réels impacts à long terme et, de la même façon, de savoir à partir de quel moment les *Goodyera* et les autres organismes sensibles aux changements recoloniseront un peuplement ayant subi de telles perturbations. Les résultats du repérage indiquent que *Goodyera* n'arrive pas à se maintenir dans les sites dans l'année qui suit une perturbation par coupe industrielle, et ce, sans recolonisation sur un horizon de temps d'au moins une vingtaine d'années (tableau 2.2).

L'ouverture de la canopée serait également un facteur susceptible d'influencer la distribution de *Goodyera* qui est considérée comme une plante d'ombre. Cependant, dans l'ordination (figure 2.1) la luminosité ne ressort pas comme un facteur environnemental significatif dans la distribution des espèces. Toutefois, notre échantillonnage se limite à des sites à couvert dense (naturels et pré-industriels) montrant peu de variation (moyenne de 6,17% d'ouverture de la canopée et écart type de 3,52%) et les mesures de lumière ont été prises à 50 cm du sol et non directement au-dessus des plants. Alors, il est préférable d'interpréter ce résultat avec prudence, car *Goodyera*, comme les autres membres du groupe des plantes mycohétérotrophes, ne tolère pas la pleine lumière du soleil (Haeussler *et al.* 2002). D'ailleurs, aucun plant n'est trouvé dans l'ensemble des sites de coupe industrielle dont une partie ou l'ensemble du couvert fut enlevé (tableau 2.2). De la même manière, l'augmentation de la lumière en sous-bois a aussi pu agir comme facteur limitant le maintien des populations de *Goodyera* suite aux traitements sylvicoles moins sévères du projet SAFE. L'ouverture du couvert forestier (pris à une hauteur de 75 cm) est significativement supérieure aux sites traités qu'aux sites témoins (Brais *et al.* 2004)

Ces mycohétérotrophes, le groupe d'herbacées vasculaires dont *Goodyera* fait partie, ont la particularité de puiser entièrement ou en partie leurs éléments nutritifs par l'entremise d'un champignon mycorhizien. Typiquement, *G. repens* est infectée

par *Ceratobasidium cornigerum* (Bourdot) Rogers, auparavant connu comme *Rhizoctonia goodyerae repentis*, décrit par Constantin et Dufour (1920) et commun dans l'hémisphère nord (Currah *et al.* 1990). La germination des graines en milieu naturel ne prend place qu'en symbiose (Mollison 1943), soit en présence du champignon mycorhizien. Bien que, dans de bonnes conditions, le plant adulte peut devenir autonome vis-à-vis de son endophyte quant à l'apport de certains éléments nutritifs, tel le carbone (Alexander et Hadley 1985), la stimulation de la croissance se poursuit tout au long de la vie du plant par réinfection des poils absorbants et des nouvelles racines (Mollison 1943). Les exigences de l'intermédiaire mycorhizien reflètent donc celles de *Goodyera* en fonction du rapport de dépendance qui les lie. On connaît peu la fragilité et les besoins du champignon, pourtant il est d'importance primordiale dans l'établissement et la survie de *Goodyera* (Leake 1994).

Nos résultats concernant l'importance de la litière de conifère (figure 2.2 C) et en particulier celle du bois mort au sol (figure 2.1 et 2.2 D) corroborent ceux obtenus dans d'autres études sur ce champignon. Les éléments nutritifs fournis à *Goodyera* par *C. cornigerum* proviendraient de l'activité saprophytique de ce dernier sur le bois pourri et les débris organiques (Currah *et al.* 1990). Ces derniers se composent surtout de détritiques de conifères. Le champignon mycorhizien les colonise essentiellement en leur surface, endroit qu'occupe le rhizome des *Goodyera*, et ne semblerait pas survivre dans les résidus plus vieux et plus compacts (Downie 1943).

À la lumière de ces dernières observations, il semblerait que la dynamique de succession forestière devrait continuellement progresser vers des conditions optimales pour les *Goodyera*. C'est-à-dire que la transition entre les feuillus qui dominent le couvert forestier en début de succession et les conifères qui s'établissent avec le vieillissement des peuplements favorisent la présence d'aiguilles au sol, et qu'en plus, l'abondance du bois mort augmente avec le temps depuis le dernier feu (Hély *et al.* 2000). Il semble toutefois y avoir une diminution de l'abondance de

Goodyera en peuplement naturel très vieux (tableau 2.2). Une hypothèse découlant en partie de nos observations sur le terrain et s'appuyant sur l'étude de Hély *et al.* (2000) pourrait expliquer en partie cette dynamique. Le champignon mycorhizien de *Goodyera* privilégierait spécifiquement le bois mort d'une espèce particulière, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.).

Hély *et al.* (2000) mettent en évidence le rôle du temps écoulé depuis le dernier feu et celui de la composition dans la dynamique du bois mort au sol, dans la même aire d'étude que la nôtre. L'apport de bois mort au sol évolue avec le temps depuis le dernier feu et conjointement au remplacement des espèces d'arbres au cours de la succession. La courbe de la charge du bois mort au sol spécifiquement associée aux peupliers en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu suit la même tendance que celle de la densité des *Goodyera* (tableau 2.2). À partir d'environ 80 ans jusqu'à 175 ans suivant le dernier feu, l'apport au sol de bois mort de peuplier est à son maximum et atteint son niveau le plus bas vers 250 ans. Parallèlement, l'abondance maximale de *Goodyera* est observée approximativement 150 ans après feu. Nos observations personnelles sur le terrain appuient cette explication. Les *Goodyera* ont fréquemment été vues au pourtour ou directement, et en très grandes colonies, sur le bois mort de peuplier décomposé, souvent parsemé ou presque entièrement recouvert de mousses. De plus, en se référant à la carte de répartition des coupes produite par Bescond (2002), nos sites pré-industriels ont été majoritairement exploités pour leur peuplier.

Les travaux de Bescond (2002) traitent de la récolte forestière qui a eu lieu sur le même territoire d'étude que le nôtre, entre autres sur les coupes partielles des années 40 et 60, et révèlent que, de manière générale, l'effet des coupes aurait reproduit la mortalité naturelle ou encore celui des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la composition forestière. Les impacts au sol de ce type de coupe, qui n'était pas mécanisée et en plus faite en hiver, étaient probablement faibles.

ou très faibles. Autrement, les perturbations du sol auraient pu endommager le lien entre les champignons mycorhiziens et les plants de *Goodyera* qui en dépendent. Le réseau d'hyphes du champignon qui se déploie dans le sol et à travers le bois mort peut facilement être affecté, ou le rhizome de la *Goodyera* être détruit à la suite d'une perturbation, particulièrement dans le cas d'un feu et ce, bien qu'une certaine abondance de bois mort soit généralement retrouvée après ces perturbations (Kopra et Fyles, 2005). De tels effets sur le champignon mycorhizien pourraient expliquer en partie l'absence de *Goodyera* après la pratique de coupes, particulièrement industrielles, malgré la sévérité moindre de certains traitements. Par exemple, dans le cadre du projet SAFE, au cours de l'année suivant le traitement, les sites où le tiers de la surface terrière des arbres a été coupé montrent une abondance de bois mort décomposé au sol légèrement supérieure à celle de peuplements non coupés (Brais *et al.* 2004), alors qu'aucune *Goodyera* n'est retrouvée après le traitement (tableau 2.2).

Néanmoins, que se soit à un site de coupe industrielle ou pré-industrielle, l'extraction de la matière ligneuse, contrairement à la mortalité naturelle ou encore aux épidémies de tordeuses des bourgeons de l'épinette, diminue forcément l'apport de bois mort au sol et possiblement celui de litière fraîche. Cela peut donc modifier le rapport C/N du sol et probablement son pH, en plus d'entraîner la limitation des ressources du champignon mycorhizien, le restreignant ainsi aux résidus plus vieux et plus compacts, tout en favorisant l'augmentation de luminosité pénétrant en sous-bois en même temps que la présence des espèces compétitrices de milieux ouverts.

De manière générale, bien que l'abondance de bois mort au sol semble être très importante (figure 2.1), entre autres pour la vigueur des plants, elle n'est pas indispensable à la présence des *Goodyera* (figure 2.2 A). Une immense colonie fut d'ailleurs trouvée sur une roche couverte de mousses et sous couvert forestier essentiellement composé de conifères avec aucune autre espèce compagne. De grandes populations de *Goodyera* ont aussi régulièrement été trouvées sur des tapis

d'aiguilles ou des tapis de mousse, sans qu'il y ait présence apparente de bois mort. En ce qui a trait spécifiquement à l'abondance de bois mort de peupliers au sol, elle correspond à la mortalité de cette espèce pionnière, mais concorde à la fois avec le temps depuis la dernière perturbation et la progression dans la succession des peuplements en forêt mixte. Ceci implique qu'un certain nombre d'années s'est écoulé depuis la dernière perturbation majeure, signifiant que le temps a permis le rétablissement d'un couvert forestier dense, avec peu de lumière parvenant au sous-bois et comprenant plusieurs autres facteurs d'habitat, tels une abondance de moins en moins élevée d'espèces à fort recouvrement caractéristiques des milieux récemment perturbés, un changement de dominance avec l'accession des espèces de conifères au couvert forestier, qui contribuent à l'accumulation de litière d'aiguilles, à la diminution du pH et, par le fait même, à l'augmentation du rapport C/N du sol. La dynamique plus stable du sol permet aussi le déploiement d'un réseau mycorhizien et l'accumulation de mousses. L'ensemble de ces conditions constitue le microhabitat propice à l'établissement, au maintien et à la vigueur optimale des populations de *Goodyera*.

Enfin, nos résultats appuient et renforcent ceux connus de la littérature scientifique. *Goodyera*, spécialement *G. repens*, est associée aux forêts matures (Desponts *et al.* 2004, Hunt *et al.* 2004) à vieilles (De Grandpré 1991, Williams 1990) et à des habitats tels que les bois frais, humides et plutôt ombragés, avec un sol à pH acide (près de 4), qui est relativement libre de plantes vasculaires et tapissé de feuilles ou d'aiguilles décomposées, ou bien de mousses, dans des peuplements de conifères, parfois mixtes, habituellement denses (Williams 1990, Reddoch et Reddoch 1997). Ces conditions sont somme toute fort similaires à celles résultant de nos observations, mis à part de l'influence du bois mort au sol qui jouerait un rôle particulier pour la vigueur des plants de *Goodyera*. Cette affinité d'habitat rend les *Goodyera* et certaines autres espèces, tels les mycohétérotrophes, particulièrement sensibles aux perturbations autant à la suite d'une coupe totale (Moola et Vasseur

2004) que d'une coupe partielle, ou d'un feu (Thysell et Carey 2000, 2001, Haeussler 2004). Les pratiques actuelles plutôt uniformes, à rendement soutenu et de courte révolution tendent aussi, à plus à long terme, à rajeunir la mosaïque forestière et diminuer les proportions d'habitats favorables pour ces espèces sensibles. Ces derniers auteurs appréhendent également un risque à long terme d'extirpation de ces espèces sensibles, dont font partie les *Goodyera*, dans les peuplements exploités, conjointement à la poursuite des activités de coupe telles qu'elles sont pratiquées actuellement.

2.5 Conclusion

Le bois mort semble très important dans la vigueur des plants de *Goodyera*. Il joue également un rôle essentiel pour l'ensemble de la biodiversité. Face aux inquiétudes par rapport à la raréfaction du bois mort en forêt aménagée, Kopra et Fyles (2005) concluent :

« Les faibles apports de bois mort dans les forêts boréales perturbées par des agents naturels à la période intermédiaire de la succession invitent à la prudence dans l'établissement de la durée de révolution. Si les peuplements sont toujours récoltés au moment où les apports de bois mort sont le plus faibles, on peut craindre une baisse prolongée du bois mort disponible (avec des effets négatifs sur les cycles des éléments nutritifs et les composantes de la diversité qui en dépendent). »

Vu la difficulté d'assurer le maintien des *Goodyera* que se soit par une approche conventionnelle, pré-industrielle ou de « filtre brut », telle que l'approche écosystémique testée par Brais *et al.* (2004) avec les coupes partielles du projet SAFE, voici des propositions d'amélioration qui pourraient être utilisées pour raffiner les pratiques d'aménagement en fonction de la conservation des écosystèmes qui les abritent. Allonger la révolution forestière ou préserver des îlots âgés, ou des îlots

qu'on laisserait vieillir sur plus d'une centaine d'années, et suffisamment vastes pour éviter l'effet de bordure (superficie supérieure aux îlots de 250 m² échantillonnés) est suggéré. Ceci permettrait l'établissement des caractéristiques bonifiées dans le temps (le bois mort (peupliers?) et autres). Par exemple, on pourrait envisager 1 ha, de 100 m par 100 m, ce qui laisserait une forêt intérieure de ~0,25 ha, en tenant compte d'un effet de bordure de ~50 m sur le pourtour. Cela devrait permettre de maintenir ou de recréer les conditions propices de microhabitat de *Goodyera*.

Les *Goodyera* ont l'avantage de ne pas être rares et semblent apparemment en sécurité dans leur environnement (NatureServe 2006). Il est donc encore possible de prendre les mesures adéquates pour éviter leur disparition dans les paysages aménagés. À long terme, les pratiques actuelles plutôt uniformes, à rendement soutenu et de courte révolution mènent au rajeunissement de la mosaïque forestière avec la diminution des proportions de forêt pouvant abriter les *Goodyera*. La diversification des pratiques sylvicoles est prônée et doit être complétée avec des mesures de conservation intégrales et permanentes. L'application d'un tel «filtre fin» devrait permettre d'assurer la rétention ou l'établissement de caractéristiques de microhabitat favorables aux *Goodyera*, ainsi que celle des plantes à fleurs mycohétérotrophes et autres organismes typiques des vieilles forêts.

La diversité d'espèces, ou de groupes d'espèces, ne s'arrête toutefois pas aux *Goodyera* ou aux mycohétérotrophes, et elle varie selon les régions, les régimes de perturbation, l'âge des peuplements, etc. Comme chacune des espèces possède des exigences qui lui sont propres, une étude comme celle-ci souligne l'importance de préserver le maximum de types d'habitats représentatifs de chacun des types écosystèmes dans nos efforts pour le maintien de la biodiversité.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

La *Goodyera* serait une espèce indicatrice de prédilection, exprimant à travers ses exigences particulières de colonisation d'habitat, une très forte réponse face aux changements des conditions environnementales (Marcot *et al.* 1994). Grâce à cette sensibilité, elle peut témoigner d'une menace de l'intégrité des communautés de plantes de sous-bois. Comme d'autres orchidées, *Goodyera* pourrait jouer le rôle d'espèce « parapluie » (Meffe et Carrol 1994) ou plus précisément d'espèce focale telle que décrite par Lambeck (1997). Cela implique qu'assurer la conservation des écosystèmes typiques de cette espèce permettrait en corollaire le maintien des fonctions de ces mêmes écosystèmes, ainsi que le maintien d'autres espèces partageant sensiblement le même habitat. Soulignons particulièrement les conditions d'habitat rencontrées dans les vieilles forêts et les espèces du groupe des mycohétérotrophes qui présentent des affinités de types de milieux colonisés, ainsi qu'une sensibilité marquée, bien que moindre que la *Goodyera*, aux perturbations, notamment aux traitements de coupe partielle du tiers de la surface terrière des arbres de valeur marchande (Haeussler 2004).

Les efforts de conservation devaient être maximisés en insérant le fruit des études comme celle-ci dans un contexte plus vaste à l'échelle du paysage. Afin d'enrichir davantage les connaissances pouvant aider à arriver à trouver de meilleures approches d'aménagement forestier durable, il serait aussi intéressant d'approfondir nos connaissances pour mieux cerner les éléments à intégrer dans un « filtre fin ». Autant l'étude des populations de *Goodyera* avec un suivi avant et après coupe que l'étude des champignons mycorrhiziens sont des moyens à envisager. L'influence que ces derniers peuvent avoir sur le reste de l'écosystème et de ses composants semble

sous-estimée. Afin de faciliter l'interprétation de nombreuses études, il serait important de mieux connaître leur diversité, leur dynamique à travers la succession forestière et après perturbation, leurs interactions et leurs fonctions, leurs besoins, etc. L'analyse d'échantillons de sol pour évaluer la présence de l'endophyte de *Goodyera* aurait pu permettre de reconnaître s'il limitait la distribution des plants à travers les différents sites, ou encore de déterminer s'il a une réelle affinité avec le bois mort de feuillus comme le peuplier. Un suivi plus approfondi de l'affinité de la *Goodyera* pour différents types de bois mort au sol permettrait également de compléter l'état de cette recherche et ainsi justifier des mesures de conservation à cet égard.

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Ahlgren, C. E. 1960. Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in Northeastern Minnesota. *Ecology*. 41: 431-445.
- Alexander, C. et Hadley, G. 1985. Carbon movement between host and mycorrhizal endophyte during the development of the orchid *Goodyera repens* Br. *New Phytol.* 101: 657-665.
- Alexander, C. et Hadley, G. 1984. The effect of mycorrhizal infection of *Goodyera repens* and its control by fungicide. *New Phytol.* 97: 391-400.
- Arditti, J. et Ghani, A. 2000. Tansley review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytol.* 145: 367-421.
- Barbaro, L., Dutoit, T. et Grossi, J.-L. 2003. Influence des facteurs agro-écologiques sur les assemblages d'orchidées dans les pelouses calcicoles du Vercors (Préalpes, France). *Botanica Helvetica* 113: 63-79.
- Barclay-Estrup, P., Duralia, T. E. et Harris, A. G. 1991. Flowering sequence of the orchid genus *Goodyera* in Thunder Bay District. *Rhodora* 93: 141-147.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixedwoods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81: 1200-1516.
- 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* no. 9, Université Laval, Québec. 169 p.
- Bergeron, Y. et Charron, D. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): a dendroecological approach. *Ecoscience* 1: 173-184.
- Bergeron, Y. et Dansereau, P. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *J. Veg. Sci.* 3: 827-832.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Forest succession in the southern part of the boreal forest. *Vegetatio*. 79: 51-63.

- Bergeron, Y. et Harvey, B. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *For. Ecol. Manag.* 92: 235-242.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. et Gauthier, S. 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: stand- and forest-level considerations. *For. Chron.*, 75: 49-54.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. et Kafka, V. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in Northwestern Quebec. *Ecology*. 85:1916-1932.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. et Lessieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31: 384-391.
- Bergeron, Y. et Leduc, A. 1998. Relationships between change in fire frequency and mortality due to spruce budworm outbreak in the southeastern Canadian boreal forest. *J. Veg. Sci.* 9: 492-500.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. et Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: A guide for sustainable forest management in the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*. 36: 81-95.
- Brais, S. et Camiré, C. 1992. Keys to soil water regime evaluation for northwestern Québec. *Can. J. For. Res.* 22: 718-724.
- Brais, S., Harvey, B. D., Bergeron, Y., Messier, C., Greene, D., Belleau, A. et Paré, D. 2004. Testing forest ecosystem management in boreal mixedwoods of northwestern Quebec: initial response of aspen stands to different levels of harvesting *Can. J. For. Res.* 34: 431-446.
- Carleton, T. J. et MacLellan, P. 1994. Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Ecoscience*, 1: 141-152.
- Constantin, J. et Dufour, L. 1920. Sur la biologie du *Goodyera repens*. *Rev. Gen. Bot.* 32: 529-533.
- Cottam, G. et Curtis, J. T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*. 37: 451-460.

- Coulombe, G., Huot, J., Arsenault, J., Bauce, É., Bernard, J.-T., Bouchard, A., Liboiron, M. A. et Szaraz, G. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Rapport au Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec.
- Currah, R. S., Smreciu, E. A. et Hambleton, S. 1990. Mycorrhizae and mycorrhizal fungi of *Plantanthera* and *Coeloglossum* (*Orchidaceae*). *Can. J. Bot.* 68: 1171-1181.
- De Grandpré, L. 1991. Succession après feu chez les plantes de sous-bois à la limite sud de la forêt boréale. Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal. 75 p.
- De Grandpré, L. et Bergeron, Y. 1997. Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *J. Ecol.* 85: 777-784.
- De Grandpré, L., Gagnon, D. et Bergeron, Y. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *J. Veg. Sci.* 4: 803-810.
- Despouts, M., Brunet G., Bélanger L. et Bouchard, M. 2004. The eastern boreal old-growth balsam fir forest : A distinct ecosystem. *Can. J. Bot.* 82: 830-849.
- Downie, D. G. 1940. On the germination and growth of *Goodyera repens*. *Trans. Bot. Soc. Edin.* 33: 36-51.
- Downie, D. G. 1941. Notes on the germination of some British orchids. *Trans. Bot. Soc. Edin.* 33: 94-103.
- Downie, D. G. 1943. Source of the symbiont of *Goodyera repens*. *Trans. Bot. Soc. Edin.* 33: 389-390.
- Downie, D. G. 1949. The germination of *Goodyera repens* in fungal extract. *Trans. Bot. Soc. Edin.* 35: 120-125.
- Drapeau, P., Leduc, A., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Savard J.-P. 2003. Bird communities in old lichen-black spruce stands in the clay belt: Problems and solutions regarding forest management. *For. Chron.* 79: 531-540.
- Drapesau, P., Leduc, A., Giroux, J.-F., Savard, J.-P., Bergeron, Y. et Vickery, W. L. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* 70(3):423-444.

- Environnement Canada. 2004.
(http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/results_e.html).
- Fernald, M. L. 1899. The Rattlesnake Plantains of New England. *Rhodora* 1: 2-7.
- Flora of North America. *Goodyera repens* (Linnaeus) R. Brown. FNA. 26: 516.
(www.eflora.org).
- Franklin, J. F. 1993. Preserving biodiversity : species, ecosystems or landscapes. *Eco. Appl.* 3: 202-205.
- Frazer, G. W., Canham, C. D. et Lertzman, K. P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. - Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Frelich, L. E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen–deciduous forests. Cambridge University Press, Cambridge. 269 p.
- Galindo-Leal, C. et Bunnell, F. L. 1995. Ecosystem management: Implications and opportunities of a new paradigm. *Forestry Chronicle* 71: 601-606.
- Gauthier, S., Leduc, A. et Bergeron, Y. 1996. Forest dynamics modelling under a natural fire cycle: a tool to define natural mosaic diversity in forest management. *Environ. Monit. Assess.* 39: 417–434.
- Gorchakovskii, P. L. et Igosheva, N. I. 2003. Monitoring of orchid populations in a unique area of their concentration in the Middle Urals. *Russian J. Ecol.* 34: 363-369.
- Graham, R. T. et Jain, T. B. 1998. Silviculture's role in managing boreal forests. *Conservation Ecology*, (on-line) 2(2), art. 8.
(<http://www.consecol.org/Journal/vol2/iss2/art8/>).
- Hadley, G. 1970. Non-specificity of symbiotic infection in orchid mycorrhiza. *New Phytol.*, 69: 1015-1023.
- Haeussler, S. 2004. Une approche écosystémique pour le maintien de la biodiversité végétale des tremblaies de la forêt boréale mixte. Thèse de doctorat en sciences de l'environnement, Université du Québec à Montréal. 196 p.

- Haeussler, S., Bedford, L., Leduc, A., Bergeron, Y. et Kranabetter, J. M. 2002. Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 307-327.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. London, UK, Academic Press. 892 p.
- Harvey, B. D., Leduc, A., Gauthier, S. et Bergeron, Y. 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 155: 369–385.
- Hély, C., Bergeron, Y. et Flannigan, M. D. 2000. Coarse woody debris in the southeastern Canadian boreal forest: composition and load variations in relation to stand replacement. *Can. J. For. Res.* 30: 674-687.
- Hunt, S. L., Gordon, A. M., Morris, D. M. et Marek, G. T. 2003. Understory vegetation in northern Ontario jack pine and black spruce plantations: 20-year successional changes. *Can. J. For. Res.* 33: 1791-1803.
- Hunter, M. L. 1990. *Wildlife, forests and forestry. Principles for managing forests for biodiversity*. Prentice Hall. 370 p.
- JMP, Version 7. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007.
- Johnson, E. A., Miyanishi, K. et Weir, J.M.H. 1995. Old-Growth, disturbances, ecosystem management. *Can. J. Bot.* 73: 918-926.
- Kallunki, J. A. 1976. Population studies in *Goodyera* (*Orchidaceae*) with emphasis on the hybrid origin of *G. tessellata*. *Brittonia* 28: 53-75.
- Kallunki, J. A. 1981. Reproductive biology of mixed-species populations of *Goodyera* (*Orchidaceae*) in Northern Michigan. *Brittonia* 33: 137-55.
- Kneeshaw, D. D. et Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79: 783-794.
- Kopra, K. et Fyles, J. 2005. Le bois mort dans les forêts boréales canadiennes. Réseau sur la gestion durable des forêts. RGDF Série de Note de Recherche. 12: 1-6.
- Leake, J. R. 1994. Tansley Review No. 69. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytol* 127: 171–216.

- Manies, K., Harden, J., Bond-Lamberty, B. et O'Neill, K. P. 2005. Woody debris along an upland chronosequence in boreal Manitoba and its impact on long-term carbon storage. *Can. J. For. Res.* 35: 472-482.
- Marcot, B. G., Wisdom, M. J., Li, H. W. et Castillo, G. C. 1994. Managing for featured, threatened, endangered, and sensitive species and unique habitats for ecosystem sustainability. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-329.
- Marie-Victorin. 1995. *La Flore laurentienne*, Les Presses de l'Université de Montréal, 3e édition mise à jour et annotée par Luc Brouillet, Stuart H. Hay et Isabelle Goulet., Montréal, 1093 p.
- McKeague, J. A. 1978. *Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols*. Comité de pédologie, Ottawa, Canada.
- Meffe, G. K. et Carrol, C. R. 1994. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 329-382.
- Mollison J. E. 1943. *Goodyera repens* and its endophyte. *Trans. Bot. Soc. Edin.* 33: 391-403.
- Moola, F. M. et Vasseur, L. 2004. Recovery of late-seral vascular plants in a chronosequence of post-clearcut forest stands in coastal Nova Scotia, Canada. *Plant Ecology* 172: 183-197.
- Morin, H., Laprise, D. et Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23: 1497-1506.
- NatureServe. 2006. NatureServe Explorer: An online encyclopedia of life [web application]. Version 4.7. NatureServe, Arlington, Virginia. Available <http://www.natureserve.org/explorer>. (Accessed: April 3, 2006).
- Ordre des ingénieurs forestiers du Québec (OIFQ). 1996. *Manuel de foresterie*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Que., et Ottawa, Ont. 1428 p.
- Primack, R. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 564 p.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. In: Synge H. (ed.), *The Biological Aspects of Rare Plants Conservation*. John Wiley & Sons Ltd, New York. 205-217.

- Rasmussen, H. N. 2002. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant and Soil* 244: 149–163.
- Reddoch, J. M. et Reddoch, A.H. 1997. The Orchids in the Ottawa District. *The Canadian Field-Naturalist* 111: 81-87.
- Rowe, J. S. 1983. Concepts of fire effects on plant individual and species. In: Wein, RW & Maclean, DA (eds.), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. John Wiley & Sons Ltd, New York. 134–154.
- SAFE : Sylviculture et aménagement forestier écosystémiques. 2008. <http://web2.uqat.ca/safe/objectifs.htm>. (Accessed : February, 2008).
- Sen, R., Hietala, A. M. et Zelmer, C. D. 1999. Common anastomosis and internal transcribed spacer RFLP groupings in binucleate *Rhizoctonia* isolates representing root endophytes of *Pinus sylvestris*, *Ceratorhiza* spp. from orchid mycorrhizas and a phytopathogenic anastomosis group. *New Phytol.* 144: 331-341.
- Soulé, M. E. 1994. Saving species versus saving ecosystems : is there a conflict? Proceeding of a forest biodiversity indicators workshop. McKenney et al. editors, Canadian Forest Service-Ontario, Sault Ste. Marie. 77-91.
- Ter Braak, C. J. F. 1990. CANOCO—a FORTRAN program for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, N.Y.
- Thysell, D. R. et Carey, A. B. 2000. Effects of forest management on understory and overstory vegetation: a retrospective study. USDA For. Serv. Gen. Tech.Rep. PNW GTR-488.
- Thysell, D. R et Carey, A. B. 2001. Manipulation of density of *Pseudotsuga menziesii* canopies: preliminary effects on understory vegetation. *Can. J. For.* 31: 1513-1525.
- Vincent, J. S. et Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaire Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géogr. Phys. Quat.* 31: 357-372.
- Van Der Pijl, L. et Dodson, C. H. 1969. *Orchid flowers: their pollination and evolution*. Coral Gables, FL: University of Miami Press.
- Whiting, R. E. et Catling, P. M. 1986. *Orchids of Ontario*. CanaColl Foundation. Ottawa, Canada. 169 p.

Williams, T. Y. 1990. *Goodyera repens*. In: Fire Effects Information System, [Online].U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). Available: <http://www.fs.fed.us/database/feis/> [2006, May 1].