

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DYNAMIQUE DES LICHENS TERRICOLES DU GENRE *CLADINA* APRÈS
LES FEUX ET LES COUPES DANS LE DOMAINE DE LA PESSIÈRE À
MOUSSES

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR
SALIHA ZOUAOUI

JANVIER 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse 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

Mes premiers remerciements vont à Yves Bergeron, mon directeur de thèse et mon codirecteur Pierre Drapeau. Je vous remercie pour m'avoir donné l'opportunité d'entreprendre un doctorat en écologie forestière en forêt boréale et, par là même, vous m'avez fait connaître toute une région. Merci pour votre dévouement, votre disponibilité, vos judicieux conseils, votre aide morale et financière, votre enthousiasme pour mon projet ainsi que pour votre patience et votre confiance. Merci Yves! Merci Pierre! Pour vos remarques constructives qui ont fait évoluer mon travail.

Mes plus sincères remerciements vont à Danielle Charron qui m'a offert un soutien continu à partir de ma première journée à l'UQAM, qu'elle trouve ici le témoignage de ma profonde reconnaissance pour son inestimable appui. Un autre merci à Marie-Hélène Longpré, pour son aide technique chaque fois que je suis allée à l'UQAT et aussi à Susan Stevenson pour son aide pour la mise en place d'un protocole expérimental pour la croissance des lichens.

Cette thèse aurait été impossible à réaliser sans la contribution des nombreuses personnes qui ont été impliquées dans les travaux de terrain et qui sont à la base de toutes les données présentées dans cette thèse : Karelle Jayen, Lise Marquis, Maude Beauregard, Julie Barakatt, François Farges. Je voudrais remercier tout particulièrement Daniel Lesieur pour l'échantillonnage des lichens dans le secteur du Parc des Grands-Jardins et Hervé Béscand pour avoir été mon guide pour le réseau des coupes partielles.

Un grand merci à Stéphane Daigle et à Marc Mazzerolle pour leur aide, leurs nombreux et judicieux conseils en analyses statistiques, Mélanie Desrochers pour avoir produit des cartes lors de mon examen de synthèse, Bernhard Denneler s'est chargé de construire la chambre de croissance et qui a veillé à ce que les conditions de température et de lumière soient stables durant toute la durée de l'expérience. Merci à Luc Lauzon, Nicolas Lecomte, Darwyn Coxson, Stéphane Tremblay, Claire Ducharme, Denis Villeneuve pour leur remarquable collaboration.

Au cours de ces années, j'ai eu l'occasion de côtoyer plusieurs étudiants. Vous avez tous contribué, de près ou de loin, à mes réflexions sur la recherche et l'écologie des pessières à mousses. Je remercie tout particulièrement Catherine Boudreault, Virginie-Arielle Angers et Dominic Cyr, pour le partage de leurs réflexions. Certains encouragements m'ont été particulièrement précieux pour mener à terme ce travail. Je pense ici à mes amis qui m'ont soutenue tout au long de ce travail. L'intérêt qu'ils ont manifesté pour ma recherche a constitué pour moi un surcroît de motivation.

Et pour finir, mes enfants, mon rayon de soleil, qui m'a donné la force de mener à bout ce travail.

AVANT-PROPOS

Cette thèse est constituée de quatre chapitres rédigés en français sous forme d'articles scientifiques. Elle comporte un résumé, une introduction et une conclusion générale. Pour satisfaire aux exigences du jury de cette thèse, permettez-moi d'éclaircir le rôle de chacun des auteurs à la réalisation des différents chapitres.

Chapitre 1 : Saliha Zouaoui, Yves Bergeron et Pierre Drapeau

L'initiative scientifique est venue d'Yves Bergeron, la conception du design expérimental fut entreprise par Saliha Zouaoui. La collecte de données a été faite par Saliha Zouaoui ainsi que la détermination des espèces et les pesées des échantillons au laboratoire. Les analyses statistiques furent effectuées avec l'aide de Stéphane Daigle et Marc J. Mazerolle. La rédaction du chapitre a été effectuée par Saliha Zouaoui avec des commentaires et suggestions des coauteurs.

Chapitre 2 : Saliha Zouaoui, Yves Bergeron et Pierre Drapeau

L'initiative scientifique est venue d'Yves Bergeron tandis que la conception du design expérimental fut entreprise par Saliha Zouaoui et Darwyn Coxson. La collecte de données a été faite par Saliha Zouaoui et Daniel Lesieur. La détermination des espèces et les pesées ont été effectuées par Saliha Zouaoui. L'analyse statistique fut effectuée par Saliha Zouaoui avec l'aide de Stéphane Daigle. La rédaction du chapitre a été effectuée par Saliha Zouaoui avec des commentaires et suggestions des coauteurs.

Chapitre 3 : Saliha Zouaoui, Yves Bergeron et Pierre Drapeau

L'initiative scientifique est le fruit de la réflexion d'Yves Bergeron, la conception du design expérimental fut entreprise par Susan Stevenson et Saliha Zouaoui. La collecte de données et des espèces a été faite par Saliha Zouaoui et Hervé Bescond. Les pesées ont été effectuées par Saliha Zouaoui avec l'aide indispensable de Bernhard Denner. Les analyses des données et la rédaction du chapitre ont été effectuées par

Saliha Zouaoui avec des commentaires et suggestions des coauteurs. La rédaction du chapitre a été effectuée par Saliha Zouaoui avec des commentaires et suggestions des coauteurs.

Chapitre 4 : Saliha Zouaoui, Yves Bergeron et Pierre Drapeau

L'initiative scientifique est le fruit de la réflexion de Saliha Zouaoui, l'analyse des données (provenant des trois premiers chapitres) ainsi que la conception et l'organisation ont été effectuées par Saliha Zouaoui. Les étapes d'analyses statistiques, la rédaction du chapitre ont été effectuées par Saliha Zouaoui avec des commentaires et suggestions des coauteurs.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	iii
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
0.1 La forêt boréale.....	1
0.2 Les lichens terricoles.....	1
0.3 Impacts des feux sur lichens terricoles.....	3
0.4 Impacts des coupes forestières sur lichens terricoles.....	5
0.5 Objectifs.....	7
CHAPITRE 1- FACTEURS CONTRÔLANT L'ABONDANCE ET LA COMPOSITION DES LICHENS TERRICOLES DANS UNE CHRONOSÉQUENCE POST-INCENDIE EN PESSIÈRE À MOUSSES DU NORD-OUEST DU QUÉBEC.....	9
1.1 Résumé.....	10
1.2 Introduction.....	11
1.3 Matériel et méthodes.....	14
1.3.1 Site d'étude.....	14
1.3.2 Méthodes.....	15
1.3.3 Analyses statistiques.....	16
1.4 Résultats.....	19
1.4.1 Caractéristiques des peuplements.....	19
1.4.2 Taux de recouvrement des espèces et biomasse des <i>Cladina</i>	20
1.4.3 Diversité et composition des assemblages d'espèces.....	21
1.4.4 Le rôle du temps et de l'habitat dans l'abondance et la composition des lichens terricoles.....	23
1.5 Discussion.....	24
1.5.1 Le rôle de l'habitat.....	24
1.6.2 Rôle du temps écoulé depuis la perturbation.....	27

1.6 Conclusion.....	29
1.8 Bibliographie.....	31
1.9 Tableaux.....	39
1.10 Figures.....	43
1.11 Annexe.....	50
CHAPITRE 2 - ÉTABLISSEMENT DES LICHENS TERRICOLES APRÈS COUPE ET APRÈS FEU EN FORÊT BORÉALE DE L'EST DU CANADA.....	52
2.1 Résumé.....	53
2.2 Introduction.....	54
2.3 Matériel et méthodes.....	56
2.3.1 Sites d'études.....	56
2.3.2.1 Secteur d'étude 1.....	57
2.3.2.1 Secteur d'étude 2.....	57
2.3.2.1 Secteur d'étude 3.....	57
2.3.3 Échantillonnage.....	58
2.3.4 Analyses statistiques.....	59
2.4 Résultats.....	60
2.4.1 Diversité et richesse en espèces.....	60
2.4.2 Effet des caractéristiques des sites sur le taux de rétablissement des espèces terricoles.....	62
2.4.3 Biomasse des lichens et dimension du tapis lichénique.....	64
2.5 Discussion.....	65
2.5.1 Facteurs contrôlant l'abondance des lichens terricoles.....	65
2.5.2 Comparaison entre les coupes et les feux.....	68
2.6 Conclusion.....	72
2.7 Références.....	73
2.8 Tableaux.....	79
2.9 Figures.....	82
2.10 Annexe.....	88

CHAPITRE 3 - EFFETS DES COUPES FORESTIÈRES SUR L'ABONDANCE ET LA CROISSANCE DE TROIS ESPÈCES DE <i>CLADINA</i> EN PESSIÈRE À MOUSSES DE L'OUEST DU QUÉBEC.....	89
3.1 Résumé.....	90
3.2 Introduction.....	91
3.3 Matériel et méthodes.....	93
3.3.1 Zone d'étude.....	93
3.3.2 Méthodes.....	94
3.3.3 Analyses statistiques.....	96
3.4 Résultats.....	97
3.4.1 Effet des traitements sur l'abondance et la fréquence des <i>Cladina</i>	97
3.4.2 Effets des traitements sur la croissance.....	98
3.4.2.1 Différences entre les espèces.....	98
3.4.2.2 Effets des traitements.....	98
3.4.2.3 Effets des sites.....	99
3.4.3 Effets des conditions environnementales.....	100
3.5 Discussion.....	100
3.5.1 Réaction des espèces.....	100
3.5.2 Effets des traitements.....	101
3.6. Conclusion.....	103
3.8 Bibliographie.....	105
3.9 Tableaux.....	110
3.10 Figures.....	114
CHAPITRE 4 - LES <i>CLADINA</i>, DES ESPÈCES INDICATRICES DE LA QUALITÉ DE L'HABITAT DU CARIBOU FORESTIER DANS LES FORÊTS D'ÉPINETTES NOIRES DE L'EST DU CANADA.....	118
4.1 Résumé.....	119
4.2 Importance des <i>Cladina</i> pour le caribou forestier en pessière à mousses.....	120
4.3 Les perturbations anthropiques: effets sur les <i>Cladina</i> et le caribou forestier.....	123
4.4 La scarification: peut-elle éviter un retour vers la paludification?.....	127
4.5 Le brûlage dirigé, outil de gestion de l'habitat des <i>Cladina</i> et du caribou.....	128

4.6 Effets des coupes partielles et sélectives sur les <i>Cladina</i>	130
4.7 Maintien des forêts âgées: un enjeu majeur pour caribou forestier.....	132
4.8 Conclusion.....	134
4.9 Bibliographie.....	135
4.10 Figures.....	146
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	151
Perspectives futures de recherche.....	156
RÉFÉRENCES CITÉES DANS L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION	
GÉNÉRALE.....	158

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Analyse canonique de redondance du pourcentage de recouvrement du sol par les plantes vasculaires et de la biomasse des lichens selon le temps depuis le feu, l'âge des sites et les conditions forestières (sols et couvert forestier).....	43
Figure 1.2 Biomasse des <i>Cladina</i> en fonction des classes d'âges.	44
Figure 1.2. Analyse canonique des correspondances du pourcentage de recouvrement du sol par les espèces de lichens terricoles dans les microplacettes de 1 m ² en fonction du temps depuis le feu, l'âge des sites et les conditions forestières (sols et couvert forestier).....	45
Figure 1.4. Richesse en espèces et indice d'équitabilité des espèces de lichens terricoles en fonction des classes d'âges.....	46
Figure 1.5. Indice de Simpson des lichens terricoles dans la pessière noire à mousses du Québec.	47
Figure 1.6. Indice de diversité des lichens terricoles dans la pessière à mousses du Québec mesurée au moyen de l'indice de Shannon-Wiener.	48
Figure 1.7. Proportion de la variance relative expliquée par chacune des variables environnementales dans la composition des espèces. (A) Avec toutes les variables environnementales. (B) toutes les variables lorsque l'âge est exclu. (C) âge seul.....	49
Figure 2.1. Localisation des sites de l'étude.....	82
Figure 2.2. Richesse en espèces et diversité (Indice de Shannon-Weaver) des lichens Terricole.....	83
Figure 2.3. Analyse canonique de redondance du pourcentage de recouvrement du sol par les plantes vasculaires selon la nature de la perturbation coupe et feu, le temps depuis la perturbation et les conditions forestières (sols et couvert forestier).....	84

Figure 2.4. Pourcentage de recouvrement des espèces dans chaque microplacette par site et en fonction du temps depuis la perturbation dans les sites.....	85
Figure 2.5. Biomasse des <i>Cladonia</i> et <i>Cladina</i> en kg /ha dans les sites étudiés.....	86
Figure 2.6. Facteurs contrôlant l'établissement des lichens terricoles et l'abondance des <i>Cladina</i> dans la pessière noire à mousses du Québec.....	87
Figure 3.1. Taux de croissance relatif des <i>Cladina</i> par traitement et par site.....	114
Figure 3.1. Taux de croissance relatif des <i>Cladina</i> par espèce et par site.....	115
Figure 2.3. Effet des sites sur le taux de croissance relatif des <i>Cladina</i> par traitement.....	116
Figure 3.4. Effet de la température, humidité, lumière sur le taux de croissance relatif des <i>Cladina</i>	117
Figure 4.1. Biomasse des <i>Cladina</i> en fonction de l'épaisseur de l'humus dans les vieux peuplements d'épinettes noires de la ceinture d'argile.....	146
Figure 4.2. Taux de recouvrement et biomasse des <i>Cladina</i> et des <i>Cladonia</i> selon l'intensité des coupes dans la pessière noire à mousse du Québec.....	147
Figure 4.3. Épaisseur de la matière organique selon la nature de la perturbation dans des peuplements d'épinette noire du Québec.	148
Figure 4.4. Photo d'un site scarifié après une coupe totale dans la région de Lebel-sur-Quévillon.....	149
Figure 4.5. Taux de croissance relative de <i>Cladina stellaris</i> selon l'épaisseur de la matière des sites dans le réseau des coupes partielles.....	150

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1. Valeurs moyennes et écart type des caractéristiques des sites d'étude pour chaque classe d'âge.....	39
Tableau 1.2. Moyenne (écart type) des taux de recouvrement des plantes herbacées, muscinales et lichéniques pour chaque classe d'âge.....	40
Tableau 1.3. Fréquence d'observations et moyenne de recouvrement des lichens terricoles par classes d'âges successionale.....	41
Tableau 1.4. Régressions multiples des variables taux de recouvrement et de la richesse en espèces des lichens terricoles ainsi que de la biomasse des <i>Cladina</i> par rapport aux variables de l'habitat par quadrat de 1 m ²	42
Tableau 2.1. Caractéristiques des sites avant perturbation par la coupe ou le feu selon les cartes forestières ou écoforestières (MRNF).....	79
Tableau 2.2. Valeurs moyennes et écart type des caractéristiques des sites des jeunes forêts de seconde venue issus de la perturbation naturelle (feu) et de la perturbation anthropique (coupe totale ou CPRS) dans différents secteurs de la forêt boréale.....	80
Tableau 2.3. Dimension du tapis lichénique et fréquence d'occurrence des <i>Cladina</i> et <i>Cladonia</i> dans les sites d'études.....	81
Annexe 2.1. Fréquence (%) des espèces lichéniques terricoles relevées dans les sites et indiquant une préférence (indice de prédominance supérieur ou égal à 0,50) pour un traitement.....	88
Tableau 3.1. Caractéristiques des trois sites choisis dans le réseau des coupes partielles où la croissance des trois espèces de <i>Cladina</i> avait été expérimenté.....	110
Tableau 3.2. Surface terrière avant et après la récolte des sites d'étude.....	111

Tableau 3.3. Fréquence et abondance des <i>Cladina</i> dans les trois traitements du réseau des coupes partielles.....	112
Tableau 3.4. Analyse de variance du taux de croissance relative des <i>Cladina</i> par traitement dans les différents sites.....	113

RÉSUMÉ

Les lichens terricoles constituent une composante importante de l'écosystème forestier boréal. Cependant, cet écosystème est dynamisé par différentes perturbations qui créent des changements environnementaux qui ont une répercussion directe sur la dynamique des populations des lichens terricoles, en particulier sur les espèces du genre *Cladina*. À leur tour, ces changements peuvent affecter le caribou forestier, les *Cladina* étant l'une de ses principales ressources alimentaires durant la saison hivernale. Les perturbations naturelles sont, dans une large part, responsables de la dynamique des *Cladina* en forêt boréale québécoise. Or, au cours des dernières décennies, la forêt boréale a subi de profondes transformations. La coupe totale sur de grandes superficies est devenue la principale pratique forestière. Ainsi, les régimes naturels de perturbations occupent des superficies moindres par rapport aux perturbations créées par l'aménagement forestier. Malgré l'importance de plus en plus grande de l'aménagement forestier, très peu de travaux ont documenté la réponse des lichens, entre autres les *Cladina*, aux effets de la coupe en forêt boréale. L'objectif général de cette thèse est de comprendre la dynamique d'installation et la croissance des lichens terricoles en particulier des *Cladina* après les perturbations naturelles et anthropiques dans les forêts d'épinettes noires de la ceinture d'argile du Québec.

Dans cette étude, nous nous sommes fixés comme premier objectif de déterminer les principales différences structurales caractérisant les stades de développement des forêts d'épinettes noires et de comparer la biomasse des *Cladina* ainsi que la diversité et la composition des communautés de lichens terricoles. Les jeunes peuplements avaient montré un plus grand taux de recouvrement, une plus grande diversité et une plus grande biomasse des *Cladina*. Avec la fermeture de la canopée, dans les sites âgés de plus de 50 ans, on observe que la biomasse des *Cladina* et la composition en espèces des lichens terricoles diminuent considérablement pour ensuite augmenter dans les sites âgés de plus de 200 ans. La répartition des différentes espèces, telle que révélée par l'analyse canonique des correspondances, montre une distribution en fonction des caractéristiques des sites. Les lichens terricoles sont plus abondants dans les sites où l'épaisseur de la matière organique est faible. D'autre part, les résultats des analyses de régression multiple des variables environnementales montrent que l'ouverture de la canopée et l'épaisseur de la matière organique avaient un effet significatif sur le taux de recouvrement et la diversité des lichens terricoles, alors que l'âge et l'ouverture de la canopée montrent un effet significatif sur la biomasse des *Cladina*. L'arbre de régression multivariable avait montré que le temps et l'habitat sont des facteurs importants, puisqu'ils jouent

des rôles différents dans la détermination de la composition des communautés lichéniques terricoles.

Dans le chapitre deux, nous avons effectué une étude comparative de l'impact des feux et des coupes sur la composition, la diversité, l'abondance et la biomasse des communautés lichéniques dans la pessière noire à mousses du Québec. Les feux sont caractérisés par une plus grande abondance de mousses pionnières et ont affiché une dynamique d'établissement précoce de lichens terricoles avec une certaine abondance des *Cladina* dans le tapis lichénique. À l'opposé, davantage de lichens résiduels caractérisaient les communautés après coupe, la recolonisation des sites de CPRS (coupe avec protection de la régénération et des sols) indique que les lichens terricoles s'établissent plus tard avec l'établissement des *Cladonia* en premier suivies des *Cladina*. Cinq ans après perturbation, la richesse en espèces des lichens terricoles ainsi que la biomasse des *Cladina* étaient plus élevées dans les coupes que dans les feux. Toutefois, quelle que soit la nature de la perturbation (coupe ou feu), avec le temps (28 ans après perturbation), l'abondance, la biomasse et la richesse, des lichens terricoles sont comparables, en raison de l'ouverture de la canopée qui offre un microclimat idéal à la recolonisation des sites par les *Cladina* et les *Cladonia* dans les sites brûlés, et à leur persistance et leur développement dans les sites issus de CPRS.

Comme les *Cladina* sont directement touchées par les coupes forestières qui perturbent leur habitat et qu'ils sont intimement associés aux stades post-incendies, nous nous sommes fixés comme troisième objectif de voir si l'aménagement par coupe partielle pourrait recréer l'hétérogénéité structurale nécessaire au maintien de l'abondance et de la croissance des *Cladina*. Nous avons quantifié la croissance de trois espèces de *Cladina* dans trois traitements de trois sites d'un réseau des coupes partielles, soient: (1) un témoin (non coupé); (2) une coupe partielle (niveaux d'extraction 45 à 86 %); (3) une coupe totale (CPRS), afin de tester l'hypothèse selon laquelle l'aménagement par coupe partielle pourrait recréer l'hétérogénéité structurale nécessaire au maintien de l'abondance et à la croissance des *Cladina*. Les taux de croissance des trois espèces dans les trois sites variaient entre les espèces et entre les sites. Cependant, la variation la plus significative a été observée entre les traitements. La croissance des lichens était similaire dans les blocs de coupes partielles et des CPRS, tandis qu'une perte de biomasse a été observée chez un grand nombre de thalles dans les blocs témoins de forêts matures non récoltées. Les résultats de cette étude ont aussi montré que les coupes partielles seraient davantage susceptibles d'assurer le maintien des *Cladina* que les CPRS. De plus, en offrant de meilleures conditions de croissance aux lichens terricoles, les coupes partielles pourraient contribuer à conserver une ressource alimentaire importante pour le caribou forestier (*Rangifer tarandus*) tout en préservant des conditions forestières qui se rapprochent des forêts âgées, dont un couvert de protection, important pour cette espèce.

Les résultats de cette thèse permettent de faire quelques recommandations quant au maintien des lichens dans les paysages aménagés. Nous suggérons des traitements sylvicoles par coupes partielles, car ils ont le potentiel de mieux préserver l'abondance des *Cladina* et de créer des conditions idéales à leur croissance, ce qu'une sylviculture conventionnelle par CPRS ne peut faire. Il y a cependant certaines limitations qui ne permettent pas à ce système de sylviculture expérimentale d'être adopté dans des peuplements démontrant un degré élevé de paludification. Pour ces forêts, une coupe totale suivie d'un feu dirigé serait la meilleure option afin de diminuer l'épaisseur de la matière organique et d'empêcher le retour rapide à la paludification ainsi que la préservation de l'habitat des lichens à long terme. Néanmoins, il est important de maintenir des vieilles forêts non perturbées pour la préservation de la biodiversité.

En conclusion, un suivi périodique de l'abondance des *Cladina* dans le réseau des coupes partielles ainsi que des expérimentations de scénarios de brûlage dirigé après coupes totales sont recommandés.

Mots clés: Épinettes noires, CPRS, coupes partielles, feu, *Cladina*, *Cladonia*.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 La forêt boréale

La forêt boréale est le plus vaste écosystème forestier au monde, avec une superficie de 6,7 millions de km², elle constitue le tiers des forêts mondiales (Scott 1995). La forêt boréale de l'est du continent nord-américain est largement dominée par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), dont l'espérance de vie peut dépasser 200 ans et 20 mètres de hauteur (Viereck et Johnston 1990). Cette espèce, largement distribuée, constitue ainsi, l'une des espèces de conifères les plus abondantes du continent (Heinselman 1965). Au Canada, la forêt boréale fermée couvre à elle seule près de 2,5 millions de km² (Bickerstaff et al. 1981). Au Québec, la forêt boréale occupe la majorité du territoire forestier et elle est composée à 78 % de pessières (Parent 1994). Ce vaste domaine bioclimatique couvre une superficie totale de 433 600 km², qui représente 28 % de la superficie du Québec (Bergeron 1996). Le sol de ces peuplements est souvent couvert par un tapis continu de mousses et/ou de sphaignes (Larsen 1980; Fenton et al. 2005; Lecomte et al. 2006). Dans les peuplements ouverts, c'est plutôt les lichens terricoles qui tapissent le parterre forestier, formant ainsi, des pessières à lichens disséminées dans le domaine de la pessière à mousses (Thibault 1985).

0.2 Les lichens terricoles

Les lichens sont la forme de vie dominante sur approximativement 8 % de la surface terrestre (Ahmadjian 1995). Ainsi, les lichens terricoles du genre *Cladina* (lichens à caribou) couvrent de grandes étendues à l'intérieur des forêts boréales d'Amérique du Nord, d'Europe et de Russie, sans parler des toundras, ces vastes étendues au sol éternellement gelé, qui sont, elles aussi, habitées en quantité par ces mêmes communautés lichéniques. Ces espèces ont développé des particularités

biologiques et physiologiques qui leur ont permis de s'adapter au gel (traits biologiques). Ces espèces très plastiques, qui affectionnent des endroits incultes où les plantes vasculaires sont absentes, ont aussi leurs exigences propres et leur répartition est tributaire des facteurs écologiques, regroupés en trois ensembles : les facteurs du substrat, climatiques et biologiques (Van Haluwyn et Lerond 1993). Toutefois, ces facteurs écologiques ne sont pas indépendants les uns des autres, et leur influence est telle que le moindre changement modifie la communauté de lichens (Van Haluwyn et Lerond 1993). En effet, les changements dans l'indice de surface foliaire (« leaf area index ») associés à la charge foliaire semblent précipiter le remplacement des tapis de lichens terrestres par des tapis de mousses hypnacées dans les forêts « surannées » (Coxson et Marsh 2001). Selon ces auteurs, les facteurs structuraux des peuplements les mieux corrélés avec le développement du tapis de lichens sont : la densité des arbres, la surface basale et la couverture de la canopée. Les lichens terricoles jouent un rôle important dans les processus écologiques et sont de bons indicateurs de la santé de la forêt. Puisque nous disposons d'une bonne connaissance de leurs traits biologiques (Brodo et al. 2001), ils sont utilisés pour interpréter les changements dans une forêt suivant des perturbations liées à la gestion et aux feux (Arseneault et Payette 1992; McCune 2000).

La strate lichénique qu'on retrouve dans le biome boréal d'Amérique du Nord montre une succession typique, où les espèces de début de succession sont remplacées par d'autres espèces, particulièrement par les *Cladina* formant un tapis continu, donnant une couleur caractéristique aux parterres forestiers des forêts ouvertes d'épinettes noires. Le couvert de lichens est composé principalement de *Cladina rangiferina* (L.) Nyl, de *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, de *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich. Ces pessières à lichens se développent sur un sol acide et sont particulièrement abondantes dans les milieux xériques (Lechowicz et Adams 1974; Carroll et Bliss 1982; Van Haluwyn et Lerond 1993; Sulyma et Coxson 2001).

Les *Cladina* constituent la base du régime alimentaire hivernal du caribou forestier (Kelsall 1984). La disponibilité à long terme de cette ressource alimentaire nécessite une mosaïque de paysages contenant une gamme de classes d'âge, en particulier dans les zones où les *Cladina* spp. sont remplacées par les mousses dans les forêts matures et surmatures d'épinette noire. Dans un paysage où le feu était l'agent principal pour l'initiation des peuplements, en éliminant le couvert forestier, il contribue à l'installation ou au renouvellement du tapis de lichens terricoles ainsi qu'au maintien de cette ressource (Klein 1982; Schaefer et Pruitt 1991; Coxson et Marsh 2001). Or, les pratiques de gestion forestière actuelles ont profondément modifié la distribution des peuplements forestiers à l'échelle du paysage et donc, l'habitat des *Cladina*, ainsi que celui du caribou forestier. Dans les forêts d'épinette noire de la ceinture d'argile (Nord-ouest du Québec) où le paysage aménagé est morcelé et où les vieux peuplements sont paludifiés, il est probable que l'abondance et la qualité des *Cladina* à l'échelle du paysage décroissent ce qui entraînera une diminution de l'aire habitable pour le caribou forestier.

0.3 Impacts des feux sur les lichens terricoles

Les pessières à mousses, tout comme les pessières à lichens, sont des peuplements établis après feu et qui, de façon générale, se régénèrent tels quels après chaque incendie (Rowe 1984; Payette et al. 2000; Jasinski et Payette 2005). Le feu est l'une des principales perturbations à l'origine de la dynamique naturelle des écosystèmes boréaux (Payette 1992). En effet, depuis le retrait des glaciers à la fin de la dernière ère glaciaire, le feu a contribué à créer et à maintenir la diversité et l'équilibre des écosystèmes forestiers (Ritchie 1987), et il joue un rôle prépondérant dans le lancement de la succession dans les forêts boréales (Payette 1992). Dans la pessière à mousse du Québec, la strate arborescente est dominée par l'épinette noire et des espèces comme le pin gris et le sapin baumier peuvent également s'y trouver en faible proportion. Dans cet écosystème, on peut considérer le feu comme un facteur

de renouvellement cyclique des peuplements de cette espèce (Methven et al. 1975), comme il est aussi l'agent initiant ou terminant la succession écologique (Johnson 1992).

La répartition des communautés végétales après un feu dépend principalement du type et de la sévérité du feu, de la superficie affectée, de la fréquence de la perturbation et de l'épaisseur de la matière organique résiduelle après le passage du feu (Johnson 1992; Johnstone et Kasischke 2005; Lecomte et al. 2006; Jayen 2006; Lavoie et al. 2007). Le feu exerce ainsi un contrôle sur la composition floristique, la structure de la végétation et la répartition de la mosaïque végétale (Van Wagner 1978; Heinselman 1981; Johnson 1992). Les feux de couronne très intenses qui couvrent de grandes surfaces dans cet écosystème (Johnson 1992), entraînent souvent l'élimination de la canopée et de toutes les strates de végétation arbustive, herbacée, muscinale et lichénique, ainsi que la diminution de l'épaisseur de l'humus. Néanmoins, ces incendies augmentent la disponibilité des éléments nutritifs contenus dans cette biomasse (Van Cleve et Viereck 1981; MacLean et al. 1983), en plus d'engendrer plusieurs changements en termes de luminosité et de régimes thermiques, hydriques et nutritionnels du sol, qui favorisent l'établissement et la croissance de la végétation ainsi que l'activité biologique du sol (Ahlgren et Ahlgren 1960; Viereck 1983; Bonan 1992). Également, les feux intenses jouent un rôle important en réduisant l'épaisseur de la matière organique, favorisant ainsi la formation de lits propices à la germination des graines (Viereck 1973; Ahlgren 1974; Heinselman 1981; Gagnon 1989).

L'exposition du sol minéral après feu fournit le substrat idéal pour la recolonisation du site par les espèces telles que *Cladonia spp* (Kershaw 1977). L'impact du feu sur la biomasse des lichens peut être analysé à deux échelles temporelles. À court terme, la biomasse diminuera considérablement. C'est pour cette raison que certains scientifiques l'ont considéré préjudiciable à l'habitat du caribou

(Edwards 1954; Cringan 1957). À long terme toutefois, le feu conduit à l'ouverture des forêts fermées et contribue à l'installation ou au renouvellement du tapis de lichens terricoles ainsi qu'au maintien de cette ressource (Klein 1982; Schaefer et Pruitt 1991; Coxson et Marsh 2001). Comme les grands peuplements de lichens terricoles tirent leur origine d'un incendie, plusieurs auteurs ont suggéré que le feu était bénéfique à l'habitat du caribou (Euler et al. 1976; Morneau et Payette 1988; Riverin et Gagnon 1996; Payette et al. 2000; Coxson et Marsh 2001). Le résultat est que des pessières à lichens s'observent souvent dans le domaine de la pessière à mousses (Thibault 1985). Selon Payette (1992), les feux récurrents sont nécessaires au maintien des pessières ouvertes de la zone de la pessière noire à mousses. Actuellement, la plupart des études convergent vers l'hypothèse que le feu réduit la biomasse de lichens et, par conséquent, le potentiel du territoire à alimenter le caribou pendant une période pouvant aller jusqu'à 50 ans, mais qu'il est souvent essentiel à long terme pour le renouvellement du couvert de lichens en particulier les *Cladina* (Klein 1982; Schaefer et Pruitt 1991).

0.4 Impacts des coupes forestières sur lichens terricoles

La coupe forestière réduit la quantité de lichens terrestres (Nguyen-Xuan et al. 2000). Dans la forêt boréale, la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) sur de larges superficies est la principale pratique forestière. Ce mode de récolte du bois a longtemps été justifié par l'idée que son impact est similaire à ceux des grands feux de forêt (Bergeron et al. 2002). Or, les pratiques forestières actuelles tendent à uniformiser le paysage, car elles ne permettent pas de maintenir l'ensemble de la composition et de la structure des peuplements dans le paysage forestier (Bergeron et al. 2001; Harper et al. 2002). Ces pratiques sylvicoles sont de plus en plus remises en question (Bergeron et al. 2002; Gauthier et al. 2008). En effet, à l'échelle des paysages, l'aménagement forestier rajeunit les territoires en éliminant les forêts surannées et anciennes qui sont naturellement abondantes dans

l'écosystème forestier de cette région (Bergeron et al. 1999; Bergeron et al. 2001, 2002). Par ailleurs, telle que présentement pratiquée, la coupe favorise le morcellement de la mosaïque forestière en place, contribuant ainsi à accroître la proportion des territoires de forêts jeunes où l'abondance des lichens est faible par rapport aux peuplements plus vieux qui sont plus importants sous un régime de perturbations naturelles et dont l'abondance en lichens est plus élevée. Les communautés lichéniques terricoles comptent parmi les organismes susceptibles d'être les plus dépendants des forêts anciennes (Esseen et al. 1997; Selva 1996; Tibell 1992). Dotées d'un pouvoir de dispersion limité, pour se maintenir dans l'écosystème, elles ont besoin de recrutement permanent, dans le temps et l'espace, ainsi que d'un substrat approprié pour leur établissement (Ohlson et al. 1997).

Dans les forêts aménagées, les débris ligneux constituent un substrat limitant, pour plusieurs espèces lichéniques terricoles (Andersson et Hytteborn 1991; Frisvoll et Presto 1997; Krusys et al. 1999; Siittonen 2001). En effet, au Québec, des études de Boudreault et al. (2002) et Despons et al. (2004) réalisées dans ce contexte, montrent que les espèces rares inféodées aux forêts anciennes seraient pour la plupart associées aux débris ligneux qui s'y retrouvent en plus grande abondance. Dans les pessières à mousses, les lichens terricoles dépendent de la présence de bois mort au sol pour s'établir, en raison des mousses hypnacées qui tapissent le sol forestier, avec lesquelles ils ne peuvent entrer en compétition, ou encore parce qu'ils sont directement dépendants de conditions que présentent les débris ligneux bien décomposés.

Toutefois, avec le temps, les modifications observées dans la structure des peuplements forestiers suite à des activités de coupes font en sorte que celles-ci initient également la régénération des écosystèmes forestiers, car elles perturbent et modifient à divers degrés les caractéristiques physiques et chimiques du sol forestier (Plamondon et al. 1980; Keenan et Kimmins 1993; Brais et al. 1995; Harvey et al. 1995; Reich et al. 2001). Ainsi, suite aux coupes, le remaniement de l'humus et du

sol minéral, ainsi que la hausse des températures au sol entraînent une augmentation de l'activité biologique du sol et, par conséquent, une hausse des taux de décomposition de la matière organique et du recyclage des éléments nutritifs (Keenan et Kimmins 1993), ce qui engendrera un substrat susceptible d'être colonisé par les lichens. Selon Cumming (1992), il faut au moins 40 à 50 ans au tapis de lichens pour bien se régénérer après coupe totale. Ainsi, les coupes récentes ont une valeur limitée pour l'alimentation du caribou. Il faut quelques décennies avant qu'une aire de coupe ne devienne un habitat adéquat pour le caribou (Racey et al. 1996) et dans certaines régions, les peuplements ne deviennent de bons habitats d'hiver qu'après avoir dépassé l'âge de révolution forestière (Stevenson 1994; Cichowski 1996).

Des études ont émis l'hypothèse que l'assèchement du microclimat au sol, engendré par la coupe, pourrait favoriser la croissance des lichens sur les sites normalement dominés par les mousses (Harris 1992; Racey et al. 1996; Webb 1998). Or la réponse vigoureuse des plantes d'essences feuillues, souvent remarquée après coupe, peut nuire à la croissance des lichens (Darby et al. 1989; Desponts et al. 2002; Newmaster et Bell 2002; Coxson et al. 2001). Même si les lichens terrestres persistent dans les coupes forestières, il est possible que le caribou y ait difficilement accès puisque la neige est plus épaisse et durcit plus facilement dans les aires ouvertes que sous un couvert forestier dense (Fuller et Keith 1981; Darby et al. 1989; Pruitt 1997).

0.5 Objectifs

Dans cette thèse, le premier chapitre visera à déterminer les facteurs contrôlant l'abondance et la composition des lichens terricoles, ainsi que la biomasse et la répartition des *Cladina* en fonction d'un gradient d'ouverture de la canopée, et à identifier les attributs structuraux importants au maintien des lichens terricoles dans une chronoséquence post-incendie dans les forêts de la pessière noire à mousses. Dans le deuxième chapitre, nous traiterons de l'impact des coupes et des feux sur

l'établissement des lichens terricoles du genre *Cladina* dans des peuplements d'épinette noire. Dans le troisième chapitre, nous allons évaluer si les peuplements aménagés par les coupes partielles possèdent les attributs de structure propres aux peuplements surmatures qui sont importants pour la préservation de la biomasse et la croissance des *Cladina*. Finalement, un dernier chapitre sera consacré aux stratégies d'aménagement qui peuvent être mises en œuvre pour assurer le maintien des *Cladina*, dans le contexte de maintenir des ressources alimentaires adéquates pour le caribou forestier, une espèce désignée menacée au Canada et vulnérable au Québec.

CHAPITRE 1

FACTEURS CONTRÔLANT L'ABONDANCE ET LA COMPOSITION DES
LICHENS TERRICOLES DANS UNE CHRONOSÉQUENCE POST-INCENDIE EN
PESSIÈRE À MOUSSES DU NORD-OUEST DU QUÉBEC

1.1 Résumé

Cette étude a examiné les rôles respectifs des variables de l'habitat, et du temps (l'âge du peuplement) dans la détermination de l'abondance et la diversité des lichens terricoles des forêts de *Picea mariana* (Mill. (BSP)) du Québec. L'échantillonnage de 13 sites appartenant à cinq stades de développement (0 à > 200 ans) montre que les jeunes peuplements ont un plus grand taux de recouvrement, une plus grande diversité des lichens terricoles, ainsi qu'une biomasse plus élevée des *Cladina*. La fermeture du couvert forestier dans les sites âgés entre 50-150 ans, et les changements des conditions microclimatiques (baisse de lumière, de température et augmentation du taux d'humidité) ont entraîné une diminution de la biomasse des *Cladina* ainsi que la diminution de l'abondance et de la richesse des espèces lichéniques terricoles. En l'absence de perturbations comme le feu, les mousses envahissent le parterre forestier et éliminent ainsi le tapis de lichens terrestres. Toutefois, l'ouverture du couvert forestier dans les vieux peuplements (> 150 ans) crée des conditions propices à la recolonisation des sites par les *Cladina*, augmentant leur abondance et leur biomasse. Les modèles indiquent que le temps et l'habitat ont joué des rôles différents dans la composition des espèces des lichens terricoles. L'abondance et la biomasse des *Cladina* des forêts d'épinettes noires sont principalement influencées par les variables de l'habitat, tandis que la diversité des lichens terricoles est influencée à la fois par le temps et les variables de l'habitat. Ces résultats indiquent que des stratégies de conservation qui préservent les conditions d'habitat ainsi que la continuité des forêts sont nécessaires pour maintenir les communautés lichéniques.

Mots-clés: forêt boréale, pessière à mousse, chronoséquence, lichens terricoles, *Cladina*.

1.2 Introduction

Les lichens terricoles du genre *Cladina* sont parmi les espèces les plus largement distribuées en forêt boréale d'Amérique du Nord (Kershaw 1978). Ces espèces contribuent en grande partie à la biomasse, à la diversité et au maintien de l'habitat du caribou forestier en forêt boréale (Joly et al. 2003). Cependant, peu de connaissances existent sur les communautés de *Cladina* et les facteurs qui les contrôlent dans les forêts d'épinettes noires. Selon Berg et al. (1994) et Selva (1994), la répartition des lichens terricoles est en grande partie contrôlée par le microclimat, le substrat et, particulièrement, par le temps en raison des taux de croissance et de colonisation qui sont relativement lents (plusieurs décennies) pour que les *Cladina* développent un tapis lichénique et une richesse en espèces élevée (Larsen 1980).

De nombreuses études ont établi que l'âge des peuplements est un élément essentiel et un facteur déterminant de la diversité et de la biomasse des lichens dans les forêts (Söderström 1988a; Lesica et al. 1991; Gustafsson et al. 1992; Hyvärinen et al. 1992; Selva 1994; Coxson et al. 2001). Dans le cas des lichens terricoles, ce sont les attributs structuraux de certains stades de succession qui créent des conditions microclimatiques idéales à l'établissement et à la croissance des *Cladina* (Coxson et al. 2001). Ainsi, leur diversité et leur biomasse sont beaucoup plus liées aux nombreuses covariables dépendantes de l'âge des peuplements qui offrent un habitat approprié aux *Cladina*. Selon Coxson et al. (2001), les facteurs structuraux des peuplements les mieux corrélés avec le développement du tapis de lichens sont la densité des arbres, la surface terrière et l'ouverture de la canopée. Dans les vieux peuplements de la forêt boréale d'épinette noire (*Picea mariana* (Miller) BSP) de la ceinture d'argile, les *Cladina* constituent les espèces dominantes du tapis de lichens. Ces lichens sont généralement présents dans des sites ouverts caractérisés par une faible densité d'épinettes noires qui ont généralement une distribution limitée et inégale (Payette 1992; Bergeron 1997).

La dynamique de ces pessières noires est principalement associée à des feux de fréquence, d'intensité et d'étendue variables (Bergeron 2001). Or, ces forêts sont soupçonnées d'avoir connu des changements dans la fréquence des incendies dans le temps (Bergeron et al. 2001; Flannigan et al. 2001; Arseneault et Sirois 2004). Une superficie importante du couvert forestier boréal serait historiquement constituée de forêts qui dépassent l'âge d'exploitation commerciale (> 100 ans) en pessière à mousses (Bergeron et al. 2001, 2004). Cette dominance des forêts âgées de plus de 100 ans se caractérise principalement par des changements structurels dans les divers types de peuplements au fur et à mesure de leur vieillissement (Harper et al. 2003). Ce développement structurel agit indirectement sur l'abondance et la distribution des lichens terricoles, dans la mesure où l'ouverture de la canopée crée les conditions favorables à l'établissement et à la croissance des *Cladina*. Plusieurs études ont montré que les communautés lichéniques changent le long d'un gradient de succession (Morneau et Payette 1989; Coxson et Marsh 2001; Boudreault et al. 2002; Harper et al. 2003). En effet, le développement dans le temps du tapis lichénique implique des changements à la fois dans la composition et l'abondance des espèces (Boudreault et al. 2002). Ces changements sont généralement liés aux changements structurels du peuplement forestier (Harper et al 2003), mais aussi au processus de décomposition des débris ligneux qui produit un substrat instable pour les lichens ce qui limite leur croissance potentielle (Söderström 1988a). Par conséquent, certaines espèces telles que *Cladina stellaris* sont restreintes au pourtour des arbres des peuplements forestiers les plus anciens (Ahti 1959; Bergerud 1971; Morneau et Payette 1989; Coxson et Marsh 2001).

Dans la pessière à mousses de l'ouest du Québec, le climat froid associé à la présence de sols argileux et à une topographie plane, crée des conditions qui favorisent une accumulation dans le temps de la matière organique (processus de paludification) (Fenton et al. 2005; Simard et al. 2007). À la suite de ce processus, les vieilles forêts (> 200 ans) sont souvent paludifiées ce qui peut limiter l'établissement

et la croissance des *Cladina*, en raison de l'épaisse couche de matière organique qui cause une diminution importante de la température du sol et des conditions d'humidité élevées. Toutefois, la relation apparente entre les caractéristiques des sites telles que la présence de débris ligneux au sol est connue pour créer un substrat favorable à l'établissement des lichens (Jonsson et Esseen 1990), en raison des différents pourcentages de dégradation des débris offrant une variété d'habitats et ayant été signalés comme étant plus abondants dans les vieilles forêts (Esseen et al. 1997; Gustafsson et Hallingbäck 1988; Soderstrom 1988b; Rambo et Muir 1998; Kruys et Jonsson 1999). Dans cet écosystème, la compréhension des relations entre les stades de succession, le taux de dégradation des débris ligneux et leur degré de paludification s'avère importante pour une meilleure connaissance de la dynamique des *Cladina*.

Bien que certains chercheurs aient étudié la composition des communautés lichéniques en forêt boréale (La Roi et Stringer 1976; Maikawa et Kershaw 1976; Johnson 1981; Foster 1985; Morneau et Payette 1989; Boudreault et al. 2002; Harper et al. 2003), nous connaissons peu la contribution de chaque stade de succession au maintien de l'abondance et à l'évolution de la biomasse des *Cladina*. L'objectif principal de cette étude était d'acquérir une meilleure compréhension de l'évolution de la biomasse des *Cladina*, de l'importance des différents stades de succession dans le maintien de la biomasse des *Cladina*, et de comprendre dans quelle mesure ces stades peuvent préserver les processus écologiques (facteurs substratiques et climatiques) associés aux lichens terricoles dans les pessières à mousses des forêts boréales du Nord-ouest du Québec.

Dans cette étude, nous avons comparé la biomasse, et la diversité des lichens le long d'un gradient de peuplements jeunes, matures, âgés et très âgés dominés par l'épinette noire, afin de comprendre les relations entre l'âge du peuplement, la structure des peuplements, le taux de dégradation des débris ligneux et la biomasse des *Cladina*, ainsi que la diversité des lichens terricoles dans les forêts de pessière à

mousses au Québec. Nous documentons les communautés lichéniques (terricoles) en fonction du temps depuis le feu (le long d'une chronoséquence post-incendie) en fonction des caractéristiques des peuplements et évaluons les changements dans la richesse des lichens terricoles (particulièrement des *Cladina*) et dans l'abondance et la biomasse des *Cladina*.

L'objectif principal de cette étude est de déterminer le rapport entre le rôle du temps et la disponibilité de l'habitat dans l'établissement et le maintien de la diversité des lichens terricoles et dans l'abondance des *Cladina* en la forêt boréale d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill. (BSP)). Plus précisément, nous avons abordé deux questions: (1) la diversité en espèces des lichens terricoles et l'abondance des *Cladina* sont-elles supérieures dans les vieilles forêts par rapport aux jeunes forêts? (2) L'abondance et la composition des lichens terricoles sont-elles fonction de l'âge (temps de colonisation) ou des microhabitats? Quel est l'effet d'interaction entre ces deux facteurs? Nous émettons l'hypothèse que l'abondance et la composition des lichens s'expliquent à la fois par les microhabitats (dont la lumière) et par le temps de colonisation.

1.3 Matériel et méthodes

1.3.1 Site d'étude

Les secteurs d'étude étaient situés dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses de l'ouest dont l'espèce de mousse dominante est *Pleurozium schreberi* (Brid. Mitt) (Saucier et al. 1998), dans la partie nord-ouest de la région de l'Abitibi du Québec (49 ° 03'- 49 ° 05' N, 75 ° 50'- 79 ° 09' O). Cette région fait partie de l'unité physiographique de la ceinture d'argile (Clay Belt) du Québec. La topographie est relativement plane et caractérisée par des dépôts lacustres (Vincent et Hardy 1977). Les sols sont essentiellement caractérisés par une couche organique recouvrant des dépôts d'argile et de till argileux (Gauthier et al. 2000). Les précipitations annuelles sont de 890 / 906 mm et la température annuelle moyenne

varie de 0,7 à - 0,7 ° C (Environnement Canada 2003). Les sites sont situés dans des peuplements dominés par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.). Sur les sites plus xériques, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) s'observe sporadiquement dans les peuplements (Grondin 1996).

1.3.2 Méthodes

Nous avons échantillonné des peuplements forestiers le long d'une chronoséquence post-incendie en 2005 pour étudier les changements dans l'abondance, la diversité des lichens terricoles et la biomasse des *Cladina* dans les pessières à mousses de l'ouest du Québec. Nous avons regroupé les peuplements en différentes classes d'âges afin que l'on puisse documenter l'évolution de l'abondance et de la biomasse des *Cladina* dans le temps, sachant que les différences de lichens terricoles entre les classes d'âges pourraient être dues aux caractéristiques des sites plutôt qu'à l'âge du peuplement (Johnson 1992; Linder 1998; Bergeron 2000). Sur la base d'une reconstruction précédente de l'historique des feux par Lecomte et al. (2005), ainsi que sur la carte d'initiation des peuplements de la région (Bergeron et al. 2004), 13 sites répartis dans cinq classes d'âges (0-50, 50-100, 100-150, 150-200 et > 200 ans) ont été sélectionnés pour cette étude.

Les sites sélectionnés avaient des conditions abiotiques homogènes (dépôt, pente, conditions édaphiques et sévérité du feu), étaient accessibles, et n'avaient jamais été récoltés commercialement. Au sein de chaque site, cinq parcelles de 100 m² ont été installées. Dans chaque parcelle, nous avons mis en place dix microplacettes de 1 m². La première parcelle de 100 m² a été établie à plus de 30 m de la route, et les parcelles suivantes ont été localisées à au moins 50 m de distance l'une de l'autre selon un protocole de distribution au hasard. Dans les microplacettes de chaque parcelle, nous avons estimé le pourcentage de recouvrement des lichens (*Cladonia* et *Cladina*), l'importance des strates herbacées et muscinales (estimée par leur recouvrement au sol), microtopographie des microplacettes (emplacement du

point par rapport au sol dans un rayon de 1,7 m (posh, posm, posb)), l'épaisseur de l'humus, le degré d'ouverture de la canopée au moyen d'une lecture au densiomètre. Afin d'effectuer une description plus détaillée de l'habitat des lichens terricoles, nous avons noté la densité et le diamètre à hauteur de poitrine (dhp) des arbres de plus de 5 cm (mesurées par un décompte des individus dans un rayon de 3 m autour du point central de l'échantillonnage (microplacette de 1m²). Dans ce même rayon, nous avons mesuré le dhp des arbres morts sur pied (chicots), ainsi que leur degré de dégradation. La dégradation des chicots a été notée selon trois classes : (1) arbre mort récemment avec l'écorce intacte ; (2) chicot ayant conservé au moins 50 % de son écorce et (3) chicot dépourvu d'écorce. Les débris ligneux au sol ont été mesurés et catégorisés selon quatre classes de dégradation : (1) arbre récemment tombé avec l'écorce intacte; (2) débris partiellement dépourvu de son écorce; (3) débris avec un couvert muscinal sur plus de 50 % de sa surface et (4) débris entièrement couvert de bryophytes et bois pourri. Tous les spécimens de lichens trouvés au sol ont été notés pour chaque microplacette et récoltés pour l'identification et pour la quantification de la biomasse après avoir noté sa position par rapport au sol toujours dans le même rayon. Au laboratoire, les lichens terricoles ont été séparés, les *Cladina* ont été séchées au four pendant 24 heures à 105 °C, puis pesés pour obtenir la biomasse (matière sèche), les *Cladonia* ont été identifiés en se basant sur la flore « Lichens of North America » de Brodo (2001) et sur la flore illustrée de Clausade et Roux (1985).

1.3.3 Analyses statistiques

La surface terrière des arbres et des chicots (m²/ha) a été calculée dans un rayon de 3 m autour du point central de la microplacette de 1m², puis la moyenne des surfaces terrières de tous les arbres mesurés a été établie pour chaque classe d'âge. Afin d'évaluer les différences entre chaque classe d'âge, les valeurs moyennes de chaque variable environnementale ainsi que les pourcentages de recouvrement des lichens, des mousses et des plantes herbacées mesurés dans les quadrats de 1m² ont

été comparés au moyen d'une analyse de variance non paramétrique de comparaison des rangs (Kruskal-Wallis). Un test non paramétrique a été utilisé, car aucune transformation ne permettait d'obtenir la normalité des résidus. Les tests ont été réalisés à un seuil de probabilité de $p < 0,05$.

Pour examiner le rapport entre le recouvrement des plantes herbacées, des mousses et des lichens, la dimension du thalle lichénique, ainsi que la biomasse des *Cladina* dans les microplacettes de 1 m^2 avec les variables environnementales, nous avons utilisé l'ACR (analyse canonique de redondance) (Makarenkov et Legendre, 1999). Afin de déterminer les changements dans la composition des communautés d'espèces de lichens terricoles dans les quadrats de 1 m^2 en fonction des variables environnementales, nous avons effectué une analyse canonique des correspondances. Pour cette analyse, nous avons utilisé CANOCO version 4.5 (Ter Braak 1998). Pour ces deux analyses, nous avons réparti les données en deux tableaux, le premier tableau (X) contient les variables explicatives (épaisseur de l'humus, densiométrie, DHP des arbres, densité des arbres, surface terrière, % de dégradation des chicots, dimension des débris et % des débris), alors que le second (Y) contient les variables-réponses, pour l'ACR (biomasse des *Cladina* et dimension du thalle, recouvrement des lichens, recouvrement des mousses et recouvrement des plantes herbacées) par microplacette. Pour l'ACC, les variables réponses sont le recouvrement de chacune des espèces de lichens terricoles dans les microplacettes de 1 m^2 .

Pour déterminer quelles variables environnementales (âge des forêts, épaisseur de l'humus, ouverture de la canopée, dhp des arbres, densité des arbres, microtopographie (posh, posm, posb), % de dégradation des débris ligneux et surface terrière), ont le plus d'influence sur l'abondance et la diversité des lichens terricoles, ainsi que sur la biomasse des *Cladina*, nous avons effectué des régressions multiples. Afin d'évaluer les rôles respectifs de l'âge et de l'habitat dans la composition des espèces, nous avons utilisé l'analyse d'arbre de régression multivariable (ARM) au

moyen du logiciel R pour Windows version 2.10.1 (R Development Core Team 2010). Le rôle de l'âge et de l'habitat dans les modèles ont été évalué de trois façons. Initialement, la tolérance et la sensibilité de la variable indépendante âge ont été évaluées dans le meilleur modèle avec toutes les variables de l'habitat. Par la suite, pour faire en sorte que l'âge, qui était corrélé avec la plupart des facteurs de l'habitat, ne masque pas l'influence des variables de l'habitat, les analyses ont été refaites en excluant l'âge. Enfin, pour voir le véritable effet de l'âge sur la composition des espèces, le modèle a été ré-exécuté avec l'âge seul. Les proportions expliquées par les nœuds des arbres de régression donnent les proportions de variances expliquées, ce qui nous a permis de calculer la contribution de chaque variable.

La richesse (nombre d'espèces différentes) a été calculée pour chaque parcelle de 100 m², puis une moyenne a été établie par classe d'âge. Les fréquences spécifiques de présence des espèces lichéniques ont été déterminées dans chaque quadrat. Ces fréquences permettent de calculer, pour chaque classe d'âge, des indices de diversité biologique de Shannon-Weaver (H') et de Simpson. Les valeurs obtenues par le calcul de l'indice de diversité H' permettent de calculer l'indice d'équitabilité ou de régularité (E ou R) qui permet de comparer la diversité mesurée à la diversité théorique maximale. L'indice d'équitabilité exprime, dans un échantillon donné, le rapport de la diversité atteinte (H') et la diversité maximale (Hmax) pouvant être obtenue avec le même nombre de taxons. Les valeurs moyennes du % de recouvrement, de biomasse, de richesse, de fréquence d'occurrence et l'abondance des *Cladina* pour chaque stade de succession végétale ont été comparées au moyen d'une analyse de variance multiple (test de Tukey Kramer, HSD). Ces comparaisons ont été effectuées en calculant la plus petite différence significative permettant de déterminer directement où se situent les différences entre les stades. Les tests ont été menés de manière indépendante pour chaque classe d'âge à un seuil de probabilité $p < 0,05$.

1.4 Résultats

1.4.1 Caractéristiques des peuplements

Les mesures réalisées dans les microplacettes de 1 m² par classe d'âge mettent surtout en évidence une différence significative dans le pourcentage d'ouverture de la canopée entre les jeunes peuplements 0 à 50 ans et les peuplements sénescents de plus de 151 ans d'une part, et les peuplements dont les classes d'âges se situent entre 51 à 150 ans dans lesquels la canopée est beaucoup plus fermée (Tableau 1.1). Les peuplements dans les classes d'âges de 0 à 50 ans et de 51 à 100 ans montrent que l'épaisseur de la matière organique était significativement plus faible comparativement aux autres classes d'âges (Tableau 1.1). L'épaisseur de la matière organique y est nettement plus développée particulièrement dans la classe d'âge > 200 ans. Inversement, les valeurs moyennes de la surface terrière d'épinettes noires sont plus faibles dans les peuplements âgés 0 à 50 ans et de > 200 ans (Tableau 1.1). Les peuplements de classe d'âge de 51 à 100 ans se caractérisent par une densité élevée des arbres et une faible abondance de chicots et débris ligneux, comparativement aux peuplements des autres stades de développement.

La densité des chicots atteint son maximum dans la classe d'âge 151 à 200 ans et diminue dans les classes d'âge > 200 ans. Il en est de même pour la dimension des débris ligneux. Cependant, une plus faible proportion des débris ligneux dégradés (classe de dégradation < 2) a été retrouvée dans les forêts de 51 à 100 ans par rapport aux autres stades successionnels. La valeur moyenne du DHP des arbres était plus faible dans la classe d'âge 0 à 50 ans et dans les peuplements > 200 ans, une différence significative avec les classes d'âge intermédiaire. Il en était de même pour le dhp des chicots (Tableau 1.1).

1.4.2 Taux de recouvrement des espèces de lichens et biomasse des *Cladina*

L'ordination de la matrice des pourcentages de recouvrement et de la biomasse des *Cladina* est présentée à la figure 1.1. Les deux premiers axes expliquent 54 % de la variation du taux de recouvrement des communautés des espèces terricoles. L'axe 1 ($R^2 = 0,280$) était principalement lié à un gradient de paludification comme le montre l'existence de corrélations positives de cet axe avec l'épaisseur de la couche organique, le temps écoulé depuis le feu, le DHP des arbres, la surface terrière, la densité des arbres, le pourcentage de recouvrement des mousses, le pourcentage de recouvrement des plantes herbacées, la biomasse des *Cladina*, les dimensions des débris ligneux et le pourcentage de dégradation de ces débris. Le pourcentage de recouvrement des lichens et la dimension des thalles des lichens étaient inversement corrélés au second axe. Par conséquent, le premier axe pourrait être interprété comme un microhabitat dont la microtopographie est peu variable, qui était probablement plus ou moins élevé dans des sites situés dans la partie supérieure de l'ordination, fournissant aux lichens, des sites plus secs pour leur développement. Le second axe ($R^2 = 0,158$) était principalement lié à l'ouverture du couvert forestier comme en témoigne l'ouverture de la canopée, comme une des variables expliquant l'axe, ainsi que la corrélation positive de cet axe avec le nombre et le taux de dégradation des chicots, la dimension des thalles des lichens et le pourcentage de recouvrement des *Cladina*.

Le pourcentage de recouvrement des plantes herbacées (Tableau 1.2) a montré une différence significative entre les peuplements de classes d'âges qui se situent entre 0 à 200 ans et la classe d'âge > 200 ans. Le couvert des plantes herbacées de ces peuplements y est significativement plus élevé, et est en lien direct avec l'ouverture de la canopée. Le taux de recouvrement des mousses atteint ses plus faibles valeurs dans les peuplements de classe d'âge 0 à 50 ans et montre une différence significative avec les autres classes d'âges. Dans les premières années (0-50 ans) suivant le feu, les mousses colonisent le sol, ces mousses persistent dans les différentes classes d'âges,

elles sont présentes dans toutes les classes d'âges et restent dominantes dans le parterre forestier, mais avec une variation significative, entre chaque classe d'âge (Tableau 1.2). Le pourcentage de recouvrement des mousses a été significativement plus élevé dans les classes d'âge 101 à 150 ans et de 151 à 200 ans.

En ce qui concerne les lichens terricoles du genre *Cladonia* et *Cladina*, c'est la classe d'âges de 0 à 50 ans qui avait le taux de recouvrement le plus élevé, taux de recouvrement qui n'est pas significativement différent des peuplements de > 200 ans, mais la différence est significative avec les autres classes d'âges dont le plus faible taux se situe dans la classe d'âge 51 à 100 ans. La biomasse des *Cladina* était la plus élevée entre 0 à 50 ans avec une valeur moyenne de 1067 kg/ha, suivit de la classe d'âge > 200ans avec 844,4 kg/ha (Figure 1.2), une différence significative entre ces deux classes d'âges. La biomasse la plus faible a été mesurée dans la classe d'âge entre 51 à 100 ans avec 101,4 kg/ha, suivie de la classe d'âge 101 à 150 ans avec une biomasse de 158,3 kg/ha pour ensuite remonter à 499 kg/ha dans la classe d'âge 151 à 200 ans, montrant ainsi une différence significative entre cette dernière et la classe d'âge de 101 à 150 ans (Figure 1.2).

1.4.3 Diversité et composition des assemblages d'espèces

Quarante-sept espèces de lichens terricoles ont été identifiées dont cinq espèces de *Cladina*, 36 espèces de *Cladonia*, trois espèces de *Cetraria* et trois espèces de *Peltigera* (Tableau 1.3). Les plus jeunes peuplements de classe d'âge de 0 à 50 ans comportent un nombre plus élevé d'espèces comparativement aux autres classes d'âges pour les deux groupes taxonomiques *Cladina* et *Cladonia*. Trente-cinq espèces (72 %) ont été trouvées dans les jeunes forêts et seulement, 18 espèces (38 %) dans les forêts de classe d'âge de 51 à 100 ans. Le nombre d'espèces était respectivement de 21 espèces (44 %) dans la classe de 101 à 150, et 16 espèces (34 %) dans la classe d'âge de 151 à 200 et 20 espèces (42 %) dans les forêts de plus de 200 ans (Tableau 1.3).

Douze espèces de *Cladonia* (25 %) sont des espèces exclusives, c'est-à-dire qu'elles ont été rencontrées uniquement dans la classe d'âge de 0 à 50 ans (Tableau 1.3). Pour les espèces de *Petigera* et *Cetraria*, elles ont été rencontrées uniquement dans les stades intermédiaires, c'est-à-dire dans les classes d'âge se situant entre 50 ans et 200 ans. Dans cette étude, uniquement 7 espèces (14 %) ont été rencontrées dans au moins quatre classes d'âges, ces espèces s'avérant être aussi des espèces rares.

La répartition des différentes espèces par l'analyse canonique des correspondances indique, de prime abord, un patron de dispersion en fonction des caractéristiques des sites (Figure 1.3). Les deux premiers axes expliquent 69 % de la variation des communautés lichéniques terricoles. L'axe 1 ($R^2 = 0,463$) représente les sites où l'épaisseur de la matière organique est faible, et dont lesquels les lichens sont plus abondants, et peuvent être observés vers la gauche du graphique, espèces avec une préférence pour les sites avec un grand nombre de débris ligneux avec un taux de dégradation élevé et dans les situations de microtopographie basse telles que *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, *Cladonia gracilis*. Les espèces, dans la partie supérieure du graphique sont beaucoup plus corrélées à une microtopographie plus ou moins élevée comme *Cladonia carneola*, *C. coniocraea* *C. bellidiflora* et les communautés de *Cetraria* et *Peltigera*. Le deuxième axe ($R^2 = 0,227$) est principalement lié à un gradient de paludification comme en témoignent les corrélations positives de cet axe avec l'épaisseur de la matière organique, le temps écoulé depuis le feu, la surface terrière. La présence et l'abondance de *Cladina stellaris* ainsi que certaines espèces de *Cladonia*, telles que *C. pleurota*, *C. fimbriata*, *C. squamosa*, *C. ramulosa* sont associées aux plus vieux peuplements et se positionnent dans les microplacettes où la microtopographie est élevée.

La richesse moyenne en espèces des jeunes peuplements âgés de 0-5 ans est semblable à celle des peuplements de plus de 200 ans. Cependant l'indice d'équitabilité montre qu'il y a une différence significative entre la classe d'âge de 0-

50 ans et les forêts les plus âgées (Figure 1.4). La même tendance est relevée pour les indices de diversité (indice de Shannon et indice de Simpson) qui sont aussi significativement plus élevés que ceux des quatre autres classes d'âges (Figure 1.5 et 1.6).

1.4.4 Le rôle du temps et de l'habitat dans l'abondance et la composition des lichens terricoles

Les résultats des analyses de régression multiple des variables environnementales sur le pourcentage de recouvrement, et la richesse des lichens terricoles indiquent que l'ouverture de la canopée et l'épaisseur de la matière organique ont un effet significatif sur le taux de recouvrement et la richesse des lichens terricoles avec respectivement $p < 0,0001$, et $p < 0,0008$ pour le taux de recouvrement, $p < 0,0001$ et $p = 0,0037$ pour la diversité alors que pour la biomasse c'est l'épaisseur de la matière organique et l'âge qui avaient un effet significatif avec respectivement $p = 0,0023$ et $p < 0,0001$ (Tableau 1.4). L'âge des peuplements n'a montré aucun effet sur l'abondance des lichens terricoles ($p = 0,6718$) ainsi que sur la diversité ($p = 0,8194$) (Tableau 1.4).

L'arbre de régression multivariable a montré que lorsque le modèle prend en compte toutes les variables environnementales, l'âge est un facteur important dans la détermination de la composition des communautés lichéniques terricoles, avec une variance expliquée de 34,65 %, suivi de l'ouverture de la canopée avec une variance expliquée de 31,24 %. Les autres variables ont un faible effet sur la richesse des lichens terricoles (Figure 1.7A). Lorsque l'âge est exclu du modèle, c'est l'ouverture de la canopée qui était le facteur important dans la diversité des lichens terricoles avec une variance expliquée de 31,24 % (Figure 1.7 B). Une quantité considérable de la variabilité a été inexplicée dans les modèles où l'âge a été exclu comme facteur potentiel (Figure 1.7 C). Lorsque le modèle est ré-exécuté avec l'âge seul, la variable expliquée par l'âge n'a cependant pas montré de différence avec le premier modèle.

1.5 Discussion

Les résultats de cette étude montrent que l'abondance et la biomasse des lichens terricoles sont largement dominées par les *Cladina* dans les jeunes forêts d'épinettes noires de la ceinture d'argile de 0 à 50 ans ainsi que dans les forêts de plus de 200 ans. *C. mitis* et *C. rangiferina* occupent le gradient d'habitat de façon similaire (même si leur niche peut être distincte dans ces habitats), en raison de leur biomasse et de leur abondance qui sont élevées dans les jeunes forêts de 0 à 50 ans. Par ailleurs, *C. stellaris* ne se rencontre que dans les sites de plus de 151 ans, et est plus abondante dans les sites de plus de 200 ans. Dans les sites de classes d'âges intermédiaires (51 à 200 ans), ce sont plutôt les espèces du genre *Cetraria* et *Peltigera* qui sont plus abondantes. La biomasse des *Cladina* était plus élevée dans les forêts très ouvertes, où l'épaisseur de la matière organique est faible.

1.5.1 Le rôle de l'habitat

Manifestement, nos résultats montrent que l'âge n'a pas joué un rôle prépondérant dans l'abondance et la richesse des lichens terricoles, et ce, en particulier pour les espèces du genre *Cladina*. Les analyses de régression multiple ont montré que l'âge des peuplements a été un facteur mineur, dans l'explication de l'abondance et la richesse des lichens terricoles. Ces résultats sont similaires à ceux trouvés pour plusieurs communautés végétales où la diversité et la disponibilité de microhabitats conduisent à la diversité des communautés (Ohlson et al. 1997; Pharo et Beattie 2002; Økland et al. 2003; Rolstad et al. 2004; Löhmus et al. 2007; Fenton et Bergeron 2008). L'importance des sites où des conditions variables de lumière, d'humidité et de température créées par l'ouverture du couvert forestier, conditions propices aux lichens terricoles, pourraient expliquer les variations de richesse en espèces et d'abondance de ce groupe de plantes vasculaires. L'arbre de régression multivariable montre que l'habitat (ouverture de la canopée et faible épaisseur de la

matière organique) est aussi un facteur important dans la composition des espèces lichéniques.

Des études récentes ont aussi souligné l'importance de l'ouverture de la canopée dans la diversité, la composition et l'abondance des lichens épiphytes (Neitlich 1993; Sillett et McCune 1998; Lehmkuhl 2004; Boudreault et al. 2009). Contrairement aux peuplements denses et équiennes, les jeunes forêts très ouvertes ainsi que les forêts anciennes à structure plus ouverte et diversifiée permettent une plus grande pénétration de la lumière et en corollaire à une augmentation de la température au sol, ce qui favorise la colonisation et l'accumulation de la biomasse des lichens terricoles (Coxson et Marsh 2001).

La présence de débris ligneux sur les sites est connue pour être importante dans l'établissement de nombreux lichens terricoles (lignicoles), car ils fournissent une variété de micro-habitats (Esseen et al. 1997; Gustafsson et Hallingbäck 1988; Soderstrom 1988b; Crites et Dale 1998; Rambo et Muir 1998; Kruys et Jonsson 1999). Dans nos sites âgés entre 0 et 50 ans, la présence de débris ligneux avec des pourcentages de dégradation élevés procure une plus grande variété de substrats, de plus, la faible épaisseur de la matière organique, engendrant ainsi un substrat idéal pour ces espèces. En plus, des conditions sèches des sites créées par une grande ouverture de la canopée ce qui a pour effet une augmentation de la biomasse des *Cladina* et la richesse en espèces les lichens terricoles. En effet, plusieurs auteurs (Lechowicz et Adams 1974; Carroll et Bliss 1982; Van Haluwyn et Lerond 1993; Sulyma et Coxson 2001) ont souligné que les lichens sont des espèces photophiles, et ont en plus des préférences marquées pour les biotopes secs. Ces conditions sont souvent soulignées comme idéales à l'abondance et à la diversité des lichens terricoles (Coxson et Marsh 2001; Despots et al. 2002; Boudreault et al. 2002; Botting et Fredeen 2006; Löhmus et al. 2007). Le faible couvert muscinal dans ces jeunes peuplements a sans doute aussi permis le développement d'un plus grand nombre d'espèces de lichens terricoles (Despots et al. 2002). Or, dans les jeunes

peuplements fermés et dans les forêts matures, la faible luminosité compromet l'établissement des lichens par la limitation de microsites. Dans ces sites la proportion des espèces photophiles avait diminué en faveur des espèces scotophiles dominées par les groupes fonctionnels *Peltigera* spp. et *Cetraria* spp., ainsi que l'augmentation de l'abondance des mousses. Les études de Sulyma et Coxson (2001) ont montré que la structure du peuplement est une variable importante dans le changement de la composition du parterre forestier. En effet, les changements des conditions climatiques liées à la fermeture de la canopée jouent un rôle important dans la modification de l'équilibre entre des espèces concurrentielles de proximité (Rydin 1997).

Dans certains sites des forêts paludifiées de plus de 150 ans, même si les ouvertures du couvert forestier sont très abondantes, l'abondance et la diversité des lichens peuvent être considérablement réduites. Cela peut être attribué à deux facteurs. Premièrement, la paludification, qui inhibe le recrutement des lichens terricoles en raison du taux d'humidité élevé et la compétition des mousses. Deuxièmement, la faible quantité de gros débris ligneux au sol, dans ces sites, donc, moins de substrats disponibles à être colonisés par les lichens terricoles. De plus cette faible quantité de débris ligneux n'a pas permis aux lichens de prendre le contrôle, en raison de leur rapidité à s'intégrer dans le tapis de mousse (Boudreault et al 2002), ou en raison des facteurs limitants comme l'humidité élevée et la température basse de ce substrat. En effet, certaines études récentes ont montré que l'augmentation de la matière organique avait pour conséquence une remontée de la nappe phréatique (Fenton et al. 2005), et que la température et l'humidité du sol des peuplements étaient négativement corrélées, en fonction de l'épaisseur de la matière organique (Bond-Lamberty et al. 2006). Cela se caractérisait par une baisse de la température du sol de 0.5-0.9 ° C pour chaque augmentation de 1 % de l'humidité du sol (Bond-Lamberty et al. 2006). Par conséquent, les débris ligneux dans les forêts âgées n'ont pas conduit à un accroissement de la richesse en espèces de lichens.

1.5.2 Rôle du temps écoulé depuis la perturbation

De nombreuses études ont montré l'existence d'une relation entre l'âge des peuplements et l'abondance, la biomasse, et la richesse des lichens terricoles (Coxson et Marsh 2001; Despots et al. 2002; Dunford et al. 2006). Les vieilles forêts sont généralement l'hôte d'une plus grande diversité de la flore lichénique terricole, et d'une biomasse élevée de *Cladina*, pour au moins trois raisons. Tout d'abord, ces forêts sont exposées à la colonisation pour des périodes plus longues, augmentant ainsi leur chance d'être colonisé avec succès par les lichens terricoles (Larson 1984). Deuxièmement, les vieilles forêts offrent une variété d'habitats à ces espèces en raison de la présence de gros débris ligneux à différents stades de dégradation (Berg et al. 1994; Freedman et al. 1996; Hunter 1999; Imbeau 2000; Despots et al. 2002). Troisièmement, les perturbations à petite échelle, qui génèrent de nombreuses trouées (Harper et al. 2003), créent des microsites avec un microclimat idéal à l'établissement et à la croissance des lichens terricoles. Les résultats de notre étude montrent que la relation entre l'âge des peuplements et la richesse des lichens terricoles n'est pas linéaire: au-delà de 50 ans, la richesse des lichens terricoles tend à diminuer. La composition des espèces est influencée par l'âge, la relation a été plus forte dans l'ensemble des données mis en modèle. Cette relation indique tout simplement que le passage du temps crée des changements dans le couvert forestier ce qui engendre un changement dans la composition des espèces lichéniques.

La fermeture du couvert forestier dans les sites âgés entre 50-150 ans a pour conséquence la disparition d'habitats essentiels aux lichens. En effet, ces modifications dans le couvert forestier ont entraîné une diminution de la biomasse des *Cladina*. Après 50 ans, l'espace occupé par les lichens terricoles est conquis par les mousses, ces espèces pionnières (lichens) voient leur taux de recouvrement et leur biomasse être plus faibles. Au même moment, le taux de recouvrement des mousses est plus élevé et domine après plus de 100 ans. La fermeture de la canopée est le facteur important qui contrôle ce changement de la composition des espèces du

parterre forestier (Kershaw 1978; Sulyma et Coxson 2001). Les mousses très largement dominées par *Pleurozium schreberi* se propagent davantage dans ces forêts en raison des conditions (Humidité élevée, température basse et faible luminosité) beaucoup plus favorables à leur développement (Heinselman 1981; Johnson 1981; Foster 1985; Esseen et al. 1997; Fenton et al. 2005). Dans la classe d'âge 101-150 ans, le tapis de mousse prend encore plus d'extension, il laisse moins de substrats à être colonisé par les lichens, le taux de recouvrement par les mousses atteint 90 % du sol forestier, le 10 % restant est colonisé par les plantes herbacées et les lichens. Ainsi, les interactions compétitives sont finalement liées aux gradients environnementaux impliquant à la fois l'âge du peuplement, le taux d'humidité et la luminosité dans les microsites spécifiques. Un autre facteur qui favorise le développement du tapis de mousse renvoie aux taux élevés de la matière organique qui augmentent avec le temps (Coxson et Marsh 2002; Fenton et al 2005).

Avec l'ouverture de la canopée dans les peuplements supérieurs à 150 ans, dès que la lumière commence à atteindre le sol forestier, les lichens terricoles particulièrement les *Cladina* spp bénéficient d'un nouveau départ. Cette reprise de colonisation des lichens terricoles est toutefois très timide en raison de la paludification de certains sites, et de l'épaisse couche de matière organique associée à l'augmentation de la dominance de *Sphagnum* spp (Taylor et al. 1987; Fenton et Bergeron 2006). Les sphaignes héliophiles sont généralement classées comme des concurrents (Slack 1990), ce qui a pour conséquence de réduire le taux de recouvrement et la biomasse des *Cladina*. Les sphaignes agissent comme une barrière à la colonisation des lichens terricoles (espèces plus petites et moins concurrentes) en raison de leur supériorité de croissance. Elles agissent aussi indirectement, dans le changement microclimatiques du substrat des lichens. Deuxièmement, la diminution de la surface terrière des arbres qui caractérise ces forêts anciennes (Harper et al. 2003), entraîne une diminution de la surface du pourtour des arbres qui constitue un

substrat idéal et un habitat de choix dans le développement du tapis lichénique et dans l'augmentation de la biomasse des *Cladina* (Coxson et Marsh 2001).

Pour les *Cladonia*, la continuité forestière à long terme dans la pessière à mousses a pour conséquence la dégradation de la qualité de leur habitat, en raison : 1- de la rareté des microhabitats susceptibles d'être colonisés par ces espèces, en particulier, les débris ligneux qui sont rapidement couverts par les mousses (Boudreault et al. 2002); 2- de la présence de substrats trop humides (observation personnelle), qui ne convient pas aux lichens qui sont des espèces de milieux xériques (Lechowicz et Adams 1974; Carroll et Bliss 1982; Van Haluwyn et Lerond 1993; Sulyma et Coxson 2001). Nos résultats confirment les résultats de Boudreault et al. (2002) qui avaient souligné que les populations de lichens diminuent fortement dans les peuplements naturels très âgés dominés par les sphaignes. Ainsi, la paludification de certains sites de plus de 150 ans pourrait expliquer pourquoi les stades de succession des lichens terricoles de la pessière à mousses de la ceinture d'argile ne suivent pas les mêmes tendances des autres peuplements de différentes zones géographiques (Maikawa et Kershaw 1976; Kershaw 1977, 1978; Johnson 1981; Foster 1985; Brülisauer et al. 1996; Arseneault et Payette 1997; Coxson et al. 2002).

1.6 Conclusion

Les résultats de cette étude montrent que dans les forêts d'épinettes noires de la ceinture d'argile du Québec que la biomasse des *Cladina* et la richesse des lichens terricoles sont élevées dans la classe d'âge à haute disponibilité de l'habitat (jeunes peuplements ouverts). L'abondance de ces espèces est aussi plus élevée dans ces jeunes peuplements, mais montre une similarité avec les peuplements de plus de 200 ans. En outre, l'indice d'équitabilité (E) est plus faible dans ces deux classes d'âges, en raison de l'abondance des espèces de *Cladina* dans ces peuplements ouverts. Pour sa part, la composition des communautés lichéniques terricoles a été différente pour toutes les classes d'âges, la structure forestière et le temps écoulé depuis le feu ont

donc soutenu des communautés distinctes, avec certaines espèces qui se retrouvent à être spécifiques à certaines classes d'âges. Ainsi, nous supposons que le maintien d'une mosaïque d'âges de la forêt à travers le paysage est peut-être la seule façon d'assurer un habitat convenable à la diversité des lichens terricoles.

1.8 Références

- Ahti, T. 1959. Studies on the caribou lichen stands of Newfoundland. *Annals of the Botanical Society Vanamo* 30: 1- 44.
- Arseneault, D. and Payette, S., 1997. Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in a subarctic tree line peatland. *Ecology*, 78: 1873-1883.
- Arseneault, D., and Sirois, L. 2004. The millennial dynamics of a boreal forest stand from buried trees. *Journal of Ecology* 92: 490-504.
- Berg, A., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M., and Weslien, J. 1994. Threatened plant, animal and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Conservation Biology* 8: 718-731
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Québec's southern boreal forest. *Ecology* 81: 1500-1516.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., and 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., and Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., and Harvey, B. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: An approach applied to the southern boreal mixed wood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management* 92: 235-242.
- Bergerud, A.T. 1971. Abundance of forage on the winter range of Newfoundland caribou. *Canadian Field-Naturalist* 85: 39-52.
- Bond-Lamberty, B., Brown, K. M., Goranson, C., and Gower, S.T. 2006. Spatial dynamics of Soil moisture and temperature in a black spruce boreal chronosequence. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2794-2802
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S., and Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1080-1093.

- Boudreault, C., Bergeron, Y., and Coxson, D. 2009. Factors controlling epiphytic Lichen biomass during postfire succession in black spruce boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 2168–2179.
- Botting, R., and Fredeen, A.L. 2006. Contrasting terrestrial moss, lichen and liverwort diversity and abundance between old-growth and young second-growth sub-boreal spruce forest in Central British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 84: 120-132.
- Brodo, I.M., Sharnoff, S.D., and Sharnoff, S. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press, New Haven, Conn.
- Brulisauer, A.R., Bradfield, G.E., and Maze, J. 1996. Quantifying organizational change after fire in lodgepole pine forest understory. *Canadian Journal of Botany* 74: 1773–1782.
- Carroll, S. B., and Bliss, L.C. 1982. Jack pine-lichen woodland on sandy soils in northern Saskatchewan and northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany* 60: 2270-2282.
- Clausade, G., et Roux, C. 1985. *Likenoj de Okcidenta Europo Ilustrita determinlibro*. Royan : Bulletin de la Société Botanique du Centre Ouest. 893 p.
- Coxson, D.S., and Marsh, J. 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) *In* lodgepole pine (*Pinus contorta*) forest of northern interior British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 79: 1449-1464.
- Crites, S., and Dale, M.T. 1998. Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Botany* 76: 641–651.
- Despots, M., Desrochers, A., Bélanger, L., and Huot, J. 2002. Structure des sapinières aménagées et anciennes du massif des Laurentides (Québec) et diversité des plantes vasculaires. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 2077-2093.
- Dunford, J.S., McLoughlin, P.D., Dalerum F., and Boutin, S. 2006. Lichen abundance in the peatlands of northern Alberta: Implications for boreal caribou. *Ecoscience* 13: 469-474
- Esseen, P. A., Ehnström, B., Ericson, L., and Sjöberg, K. 1997. Boreal forests. *Ecological Bulletins* 46: 16-47.

- Environment Canada. 2003. (1) Canadian climate normals 1971–2000. Temperature and precipitations. (2) Degree days, Québec. Environment Canada, Atmospheric Environment Service, Ottawa, Ontario, Canada.
- Fenton, N.J., and Bergeron, Y. 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological Conservation* 141: 1389-1399.
- Fenton, N.J., and Bergeron, Y. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of vegetation science* 17: 65-76.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., and Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213: 151-159.
- Flannigan, M.D., and Wotton, B.M. 2001. Climate, weather and area burned. pp 335-357 *In* E.A. Johnson and K. Miyanishi, (Eds.) *Forest Fires: Behavior and Ecological Effects*. Academic Press, New York.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce) - *Pleurozium* forests of south-eastern Labrador. *Journal of Ecology* 73: 517-534.
- Freedman, B., Zelazny, V., Beaudette, D., Fleming, T., Flemming, S., Forbes, G., Gerrow, J.S., Johnson, G., and Woodley, S. 1996. Biodiversity implications of changes in the quantity of dead organic matter in managed forests. *Environmental Reviews* 4: 238–265.
- Gauthier, S., De Grandpré, L., and Bergeron, Y. 2000. Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *Journal of Vegetation Science* 11: 781-790.
- Grondin, P. 1996. Écologie forestière. In: Bérard, J.A., Côté M., (Eds.), *Manuel de foresterie*, La Presse de l'Université Laval, Québec. Pp. 133-279.
- Gustafsson, L., and Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden. *Biological Conservation* 44: 283-300.
- Gustafsson, L., Fiskesjö, A., Ingelög, T., Pettersson, B., and Thor, G. 1992. Factors of importance to some lichen species of deciduous broad-leaved woods in southern Sweden. *Lichenologist (London)* 24: 255-266.

- Harper, K., Boudreault, C., De Grandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews* 11: S79-S98.
- Heinselman, M.K. 1981. Fire and succession in the conifer forests of North America. in *Forest succession: concepts and application*. (Eds.) D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York. Pp. 374-405.
- Hunter, M.L. 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, R. U.
- Hyvärinen, M., Halonen, P., and Kauppi, M. 1992. Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the middle-boreal forests of Finland. *Lichenologist* 24: 165-180.
- Imbeau, L. 2000. Effets à long terme de l'aménagement forestier sur l'avifaune de la forêt boréale et une de ses espèces-clé : Le pic tridactyle. Thèse de doctorat, Faculté de foresterie et de géomatique, Département des sciences du bois et de la forêt, Université Laval, Sainte-Foy, Québec.
- Johnson, E.A. 1981. Vegetation organization and dynamics of lichen woodland communities in the Northwest Territories, Canada. *Ecology* 62: 200-215.
- Johnson, E.A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 129 p.
- Jonsson, B.G., and Esseen, P.A. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology* 78: 924-936.
- Joly, K., Dale, B. W., Collins, W.B., and Adams, L. G. 2003. Winter habitat use by female caribou in relation to wildland fires in interior Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1192-1201.
- Kershaw, K.A. 1978. The role of lichens in boreal tundra transition areas. *Bryologist*, 81: 294-306.
- Kershaw, K. A. 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Canadian Journal of Botany* 55: 393-410.

- Kruys, N., and Jonsson, B.G. 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1295-1299.
- Lehmkuhl, J.F. 2004. Epiphytic lichen diversity and biomass in low-elevation forests of the eastern Washington Cascade range, USA. *Forest Ecology and Management* 187: 381-392.
- La Roi, G.H., and Stringer, M.H.L. 1976. Ecological studies in the boreal spruce-fir forests of the North American taiga. II. Analysis of the bryophyte flora. *Canadian Journal of Botany* 54: 619-643.
- Larsen, J.A. 1980. *The boreal ecosystem*. Academic Press, New York.
- Larson, D.W. 1984. Habitat overlap/niche segregation in two *umblicaria* lichens: a possible mechanism. *Oecologia* 62: 118-125.
- Lechowicz, M. J., and Adams, M. S. 1974. Ecology of *Cladonia* lichens. I. Preliminary assessment of ecology of terricolous lichen-moss communities in Ontario and Wisconsin, *Canadian Journal of Botany* 52: 55-64.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H., and Richard, P. J. H. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal Vegetation Science* 16: 665-674
- Linder, P. 1998. Structural changes in two virgin boreal forest stands in central Sweden over 72 years. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 451-461.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V., and Hong, W.S. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- Lõhmus, A., Lõhmus, P., and Vellak, k. 2007. Substratum diversity explains landscape-scale co-variation in the species-richness of bryophytes and lichens. *Biological Conservation* 135: 405-414
- Maikawa, E., and Kershaw, K.A. 1976. Studies on lichen dominated systems. XIX. The post-fire recovery sequence of black spruce – lichen woodland in the Abitau Lake Region, N.W.T. *Canadian Journal of Botany* 54: 2679–2687.

- Makarenkov, V., and Legendre, P. 1999. Une méthode d'analyse canonique non-linéaire et son application a des données biologiques, *Mathématique, Informatique et Sciences Humaines* 147: 135-147.
- Morneau, C., and S. Payette. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Canadian Journal of Botany* 60: 2770-2782.
- Neitlich, P.N. 1993. Lichen abundance and biodiversity along a chronosequence from young managed stands to ancient forest. M.Sc. thesis, University of Vermont, Vt.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O., and Hermansson, J. 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old growth swamp forests. *Biological Conservation* 81: 221-231.
- Økland, R.H., Rydgren, K., and Økland, T. 2003. Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology* 84: 1909-1919.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *In* a systems analysis of the global boreal forest. (Eds.) H. H Shugart, R. Leemans, et G. B. Bonan. Cambridge University Press, Cambridge. U. K. Pp. 144-165
- Pharo, E., and Beattie, A. J. 2002. The association between substrate variability and bryophyte and lichen diversity in eastern Australia forests. *The Bryologist* 105: 11- 26.
- Rambo, T. R., and Muir, P. S. 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist* 101: 366-376.
- Rolstad, J., Saetersdal, M., Gjerde, I., and Storaunet, K. 2004. Wood decaying fungi in boreal forests: are species richness and abundances influenced by small-scale spatiotemporal distribution of deadwood? *Biological Conservation* 117: 539-555.
- Rydin, H. 1997. Competition among bryophytes. *Advances in Bryology* 6: 135-168.
- Saucier, J.P., Bergeron, J. F., Grondin, P., et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3ième version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des ressources naturelles du Québec. *L'Aubelle* 124: 1-12.

- Selva, S.B. 1994. Lichen diversity and stand continuity in the northern hardwoods and spruce-fir forests of northern New England and western New Brunswick. *Bryologist* 97: 424-429.
- Sillett, S.C., and McCune, B. 1998. Survival and growth of cyano-lichen transplants in Douglas-fir forest canopies. *Bryologist* 101: 20-31.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Paré, D., and P.Y. Bernier. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal forests. *Ecological Applications* 17:1619-1637.
- Slack, N., 1990. Bryophytes and ecological niche theory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104: 187-213.
- Söderström, L. 1988a. The occurrence of epixylic bryophytes and lichen species in an old natural and managed forest stand in northeast Sweden. *Biological Conservation* 45: 169-178.
- Söderström, L. 1988b. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8: 89-97.
- Sulyma, R. and D. S. Coxson. 2001. Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral Pine-lichen woodlands of north-central British Columbia. *The Bryologist* 104: 505-516.
- Taylor, S.J., Carleton, T.J., and Adams, P. 1987. Understory vegetation change in a chronosequence. *Vegetatio* 73: 63-72.
- Ter Braak, C.J.F. 1998. CANOCO a FORTRAN program for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, N.Y.
- Van Cleve, K., Dyrness, C.T., Viereck, L.A., Fox, J., Chapin, F.S. III., and Oechel, W. 1983. Taiga ecosystems in interior Alaska. *BioScience* 33: 39-44.
- Van Haluwyn, C. et M. Lerond. 1993. Guide des lichens. Édition Lechevalier. Pp 113-123.
- Viereck, L. A. 1983. The effects of fire on black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. *In* Wein, R. W. and D.A. Mac Lean (eds), *The role of fire in Northern circumpolar ecosystems*. John Wiley and sons Ltd, New-York. Pp. 201-220.

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

1.9 Tableaux

Tableau 1.1: Valeurs moyennes et écart type des caractéristiques des sites de l'étude pour chaque classe d'âge.

	Classes d'âges					F
	0-50 ans (n=90)	51-100 ans (n=90)	101-150 ans (n=60)	151-200 ans (n=90)	> 200ans (n=60)	
Épaisseur de la matière organique	23.0 (6.2)c	25.3 (10.5)c	34.6 (10.4)b	35.7 (7.2)b	41.3 (8.8)a	< 0.0001
Fermeture de la canopée (%)	41.5 (19.3)c	71.9 (21.6)a	60.0 (26.7)ab	51.9 (37.0)bc	43.3 (19.3)c	0.025
DHP des arbres > 5 cm	8.8 (8.1)b	15.3 (4.8)a	13.6 (2.8)a	13.9 (5.8)a	10.2 (4.9)b	< 0.0001
Densité de arbres > 5 cm (tige / ha)	1444.3 (980)c	2742.5 (865)a	2432.5 (670)ab	1632 (522)bc	1350 (420)c	0.003
Surface terrière (m ² /ha)	24.6 (12.7)c	35.7 (9.8)a	32.8(1.9)ab	28.2 (15.5)b	22.2 (3.6)c	0.001
Dimension du thalle m ²	1.7 (2.3)a	0.05 (0.8)c	0.86 (1.7)bc	0.97 (1.2)bc	1.1 (1.8)b	0.017
Densité des chicots	7.9 (5.4)b	7.21 (5.8)b	5.3 (3.3)b	10.5 (5.4)a	8.0 (5.3)ab	0.046
DHP des chicots > 5 cm	8.1 (4.1)b	13.7 (3.6)a	13.1 (3.4)a	12.9 (5.1)a	10.7 (3.6)ab	0.002
Dimension des débris (m)	2,44(2.35)c	4.41 (3.21)b	3.03(2.73)bc	7.24(5.32)a	4.04 (4.02)b	0,028
Classe des débris	2.9 (1.4)a	1.9 (1.4)b	2.2 (1.1)ab	2.6 (1.2)a	2.8 (1.3)a	0.035

Note : Les lettres différentes indiquent une différence significative entre les classes d'âges (P < 0,05)

Tableau 1.2: Moyenne (écart type) des pourcentages de recouvrement des plantes herbacées, muscinales et lichéniques pour chaque classe d'âge.

	Classes d'âges					F
	0-50 ans (n=90)	51-100 ans (n=90)	101-150 ans (n=60)	151-200 ans (n=90)	> 200ans (n=60)	
Moyenne d'âge (années)	40.3 (9.2)	90 (2.4)	128 (2.0)	178.3 (3.1)	317.5 (37.8)	
Plantes herbacées (%)	6.9 (2.3)b	9.3 (8.8)ab	7.7 (8.0)ab	9.4 (7.7)ab	11.2 (11.1)a	0.05
Mousses (%)	64.4 (39.1)c	80.8 (20)ab	90.4 (9.3)a	82.1 (13.2)ab	74.36 (20.8)bc	< 0.0001
Lichens (%)	15.7 (22.0)a	1.2 (4.1)b	3 (6.7)b	1.7 (5.0)b	12.6 (21.9)a	< 0.0001

Note : Les lettres différentes indiquent une différence significative entre les classes d'âges (P < 0,05)

Tableau 1. 3: Fréquence d'observation et moyenne de recouvrement des lichens terricoles par classes d'âges de la succession forestière en pessière à mousses de l'ouest du Québec.

Classes d'âges	0-50 ans		51-100 ans		101-150 ans		151-200 ans		>200ans	
	f	% r	f	% r	f	% r	f	% r	f	% r
Espèces	-	-	2	0.043	1	0.071	-	-	-	-
<i>Cetraria cucullata</i>	-	-	3	0.065	1	0.071	-	-	-	-
<i>Cetraria islandica</i>	-	-	1	0.021	1	0.071	-	-	1	0.106
<i>Cetraria nivalis</i>	6	0.319	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladina arbuscula</i>	58	3.087	3	0.065	2	0.143	-	-	2	0.212
<i>Cladina mitis</i>	62	3.300	2	0.043	2	0.143	4	0.166	25	2.647
<i>Cladina rangiferina</i>	-	-	-	-	-	-	5	0.207	43	4.553
<i>Cladina stellaris</i>	25	1.331	-	-	1	0.071	-	-	-	-
<i>Cladina stygia</i>	-	-	2	0.043	1	0.071	-	-	-	-
<i>Cladonia acuminata</i>	2	0.106	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia bellidiflora</i>	2	0.106	-	-	2	0.143	-	-	-	-
<i>Cladonia bacilliformis</i>	1	0.053	-	-	1	0.071	1	0.041	-	-
<i>Cladonia bacillaris</i>	1	0.053	-	-	1	0.071	3	0.124	7	0.741
<i>Cladonia borealis</i>	4	0.213	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia bostrytes</i>	1	0.053	-	-	-	-	2	0.083	1	0.106
<i>Cladonia caespiticia</i>	3	0.160	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia cariosa</i>	5	0.266	2	0.043	1	0.071	-	-	-	-
<i>Cladonia carneola</i>	10	0.532	-	-	2	0.143	1	0.041	8	0.847
<i>Cladonia cenotea</i>	2	0.106	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia cervicornis ssp. verticillata</i>	12	0.639	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia chlorophaea</i>	1	0.053	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia coccifera</i>	1	0.053	2	0.043	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia coniocraea</i>	15	0.798	-	-	2	0.143	3	0.124	1	0.106
<i>Cladonia cornuta ssp. cornuta</i>	19	1.011	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia crispata var. crispata</i>	1	0.053	-	-	-	-	-	-	2	0.212
<i>Cladonia cristatella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.106
<i>Cladonia cyanipes</i>	1	0.053	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia deformis</i>	-	-	-	-	-	-	1	0.041	1	0.106
<i>Cladonia digitata</i>	1	0.053	-	-	1	0.071	-	-	-	-
<i>Cladonia ecmocyna</i>	8	0.426	-	-	-	-	-	-	3	0.318
<i>Cladonia fimbriata</i>	13	0.692	-	-	-	-	2	0.083	1	0.106
<i>Cladonia foliacea</i>	14	0.745	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia gracilis ssp. turbinata</i>	2	0.106	3	0.065	-	-	1	0.041	1	0.106
<i>Cladonia multiformis</i>	4	0.213	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia ochrochlora</i>	2	0.106	1	0.021	-	-	-	-	4	0.424
<i>Cladonia phyllophora</i>	2	0.106	-	-	-	-	3	0.124	2	0.212
<i>Cladonia pleurota</i>	4	0.213	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia pyxidata</i>	-	-	-	-	-	-	4	0.166	2	0.212
<i>Cladonia ramulosa</i>	2	0.106	1	0.021	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia rei</i>	3	0.160	2	0.043	5	0.357	-	-	-	-
<i>Cladonia scabriuscula</i>	2	0.106	-	-	3	0.214	-	-	7	0.741
<i>Cladonia squamosa</i>	2	0.106	1	0.021	-	-	3	0.124	6	0.635
<i>Cladonia sulphurina</i>	2	0.106	1	0.021	2	0.143	3	0.124	1	0.106
<i>Cladonia uncialis</i>	-	-	3	0.065	5	0.357	4	0.166	-	-
<i>Cladonia umbricola</i>	-	-	14	0.305	4	0.286	-	-	-	-
<i>Peltigera aphosa</i>	-	-	3	0.065	3	0.214	1	0.041	-	-
<i>Peltigera rufescence</i>	-	-	9	0.196	1	0.071	-	-	-	-
<i>Peltigera scabrassa</i>	35		18		21		16		20	
Nombre d'espèces										

Note : Fréquence(*f*) indique le nombre de fois dans lequel l'espèce a été observée dans les microplacettes dans chaque classe d'âge. Le taux de recouvrement (% *r*) est la moyenne de recouvrement des lichens par classe d'âge.

Tableau 1.4: Régressions multiples des taux de recouvrement et de la richesse en espèces des lichens terricoles et de la biomasse des *Cladina* par rapport aux variables de l'habitat par microplacettes de 1m².

Variables	% Recouvrement		Biomasse		Richesse	
R ²	0,22		0,17		0,20	
F(P)	13,2 (<0.001)		9,67 (<0.001)		12,23 (<0.001)	
	Valeur t	p	Valeur t	p	Valeur t	p
humus	2,66	0,0008*	-0,13	0,0023*	2,19	0,0037*
ouvcan	-3,36	<,0001*	-3,07	0,2859	-2,92	<,0001*
dhp	-6,36	0,0004*	-1,07	0,0271*	-5,98	0,0012*
d arbre	-3,57	0,1653	-2,22	0,2219	-3,27	0,2863
posh	1,39	0,0994	1,22	0,152	1,07	0,0586
posm	1,65	0,1923	1,44	0,3175	1,90	0,1266
posb	1,31	0,3322	1,00	0,2804	1,53	0,2457
âge	0,97	0,6718	1,08	<,0001*	1,16	0,8194

Variables incluses dans chaque régression sont répertoriés avec estimation de leurs coefficients.

1.10 Figures

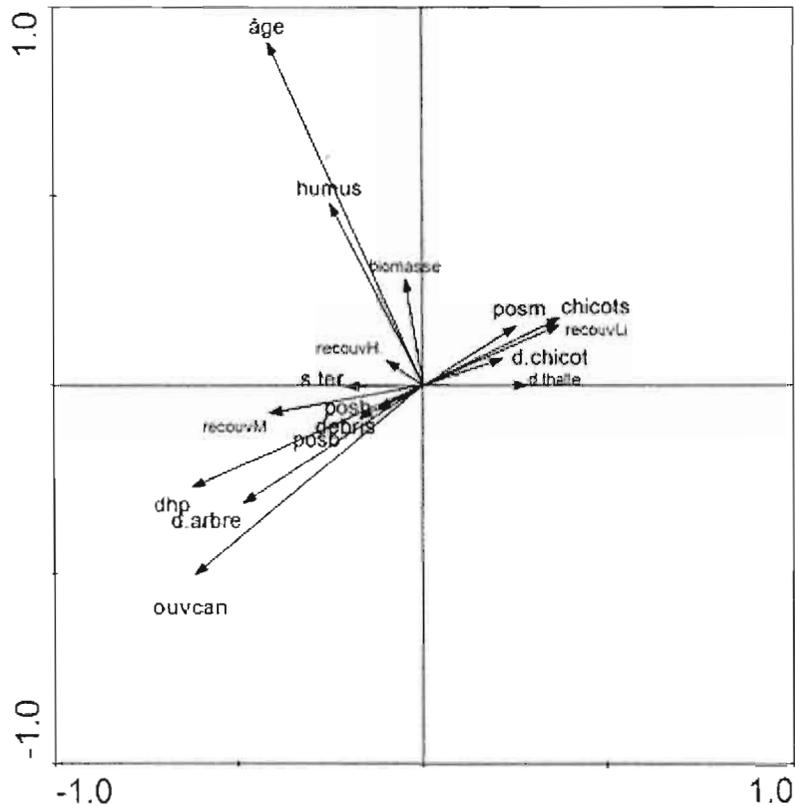


Figure 1.1: Analyse canonique de redondance du pourcentage de recouvrement du sol par les plantes vasculaires et de la biomasse des lichens selon le temps depuis le feu, l'âge des sites et les conditions forestières (sols et couvert forestier). Les variables catégoriques sont indiquées en caractères fins, le pourcentage de recouvrement des espèces: recouvLi. = pourcentage de recouvrement des lichens ; recouvM. = pourcentage de recouvrement des mousses ; recouvH.= pourcentage de recouvrement des plantes herbacées ainsi que les variables explicatives indiquées en caractères gras, âge = classe d'âge, s ter = surface terrière, microtopographie des lieux posm., posb., posh. (L'emplacement du point par rapport au sol dans un rayon de 1,7 m) m= moyen, b= bas, h= haut), présentés comme des variables continues avec Vecteurs. Humus = épaisseur de la matière organique; Ouvcan= pourcentage d'ouverture de la canopée; d.arbre = densité des arbres du point de prélèvement; dhp = diamètre des arbres à hauteur de poitrine (dhp >5 cm); hauteur = hauteur des arbres.

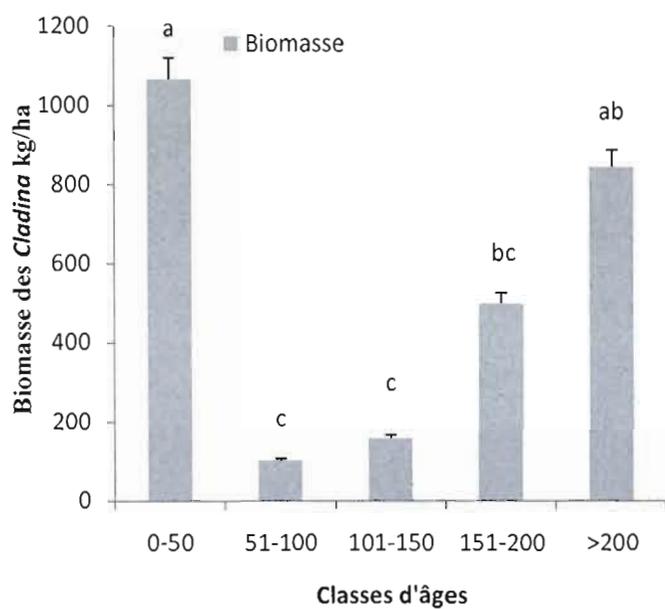


Figure 1. 2: Biomasse des *Cladina* (valeur moyenne + erreur standard) en fonction des classes d'âges. Les niveaux non connectés par la même lettre sont significativement différents $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

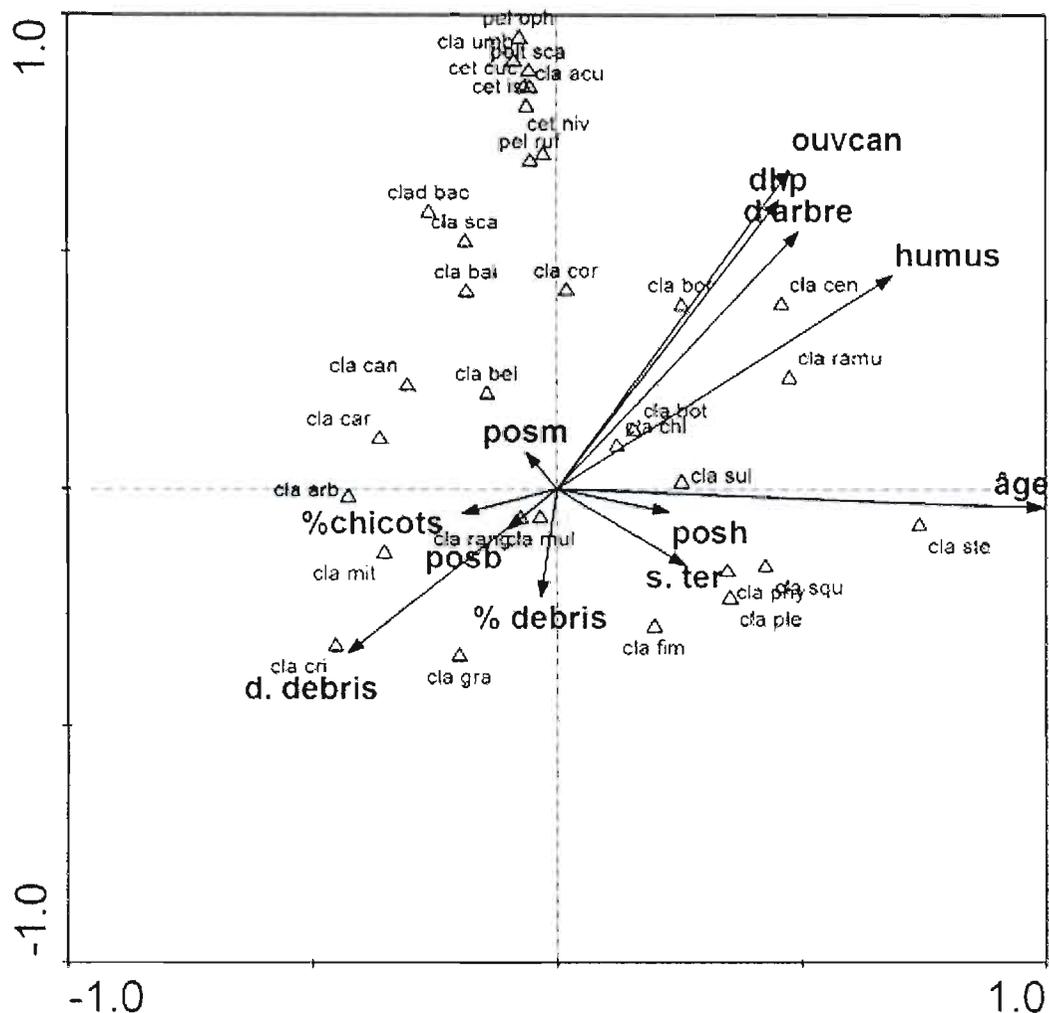


Figure 1.3: Analyse canonique des correspondances du pourcentage de recouvrement du sol par les lichens terricoles dans les microplacettes de 1 m² en fonction du temps depuis le feu, l'âge des sites et les conditions forestières (sols et couvert forestier). Les variables réponses avec un triangle = espèces, variables continues avec vecteurs. s ter = surface terrière, microtopographie des lieux posm., posb., posh. (L'emplacement du point par rapport au sol dans un rayon de 1,7 m) m = moyen, b= bas, h = haut), humus = épaisseur de l'humus; Ouvcan = pourcentage d'ouverture de la canopée; d.arbre = densité des arbres du point de prélèvement; dhp = diamètre des arbres à hauteur de poitrine (dhp > 5 cm); % chicots = taux de dégradation des chicots, % debris = pourcentage de dégradation des débris ligneux, d. debris dimension des débris ligneux. Ne sont représentées que les espèces inventoriées à au moins cinq reprises dans un peuplement, et démontrant une préférence à certains caractéristiques des sites.

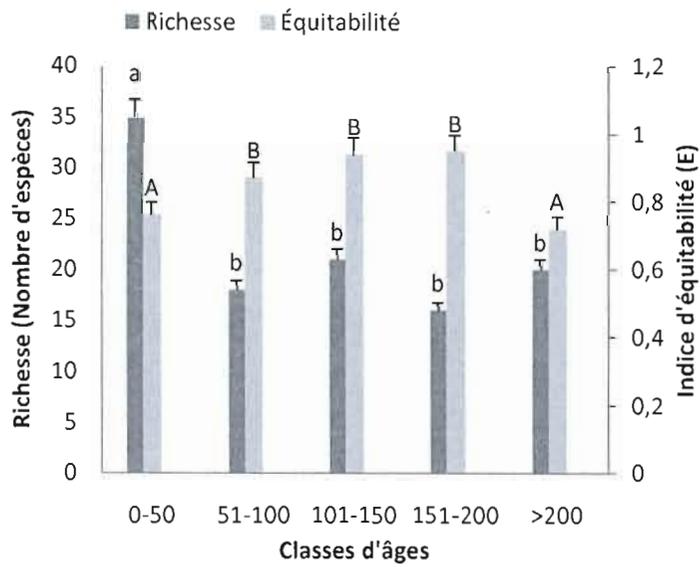


Figure 1.4: Richesse en espèces et indice d'équitabilité (valeur moyenne + erreur standard) des espèces de lichens terricoles en fonction des classes d'âges. Les niveaux non connectés par la même lettre sont significativement différents. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

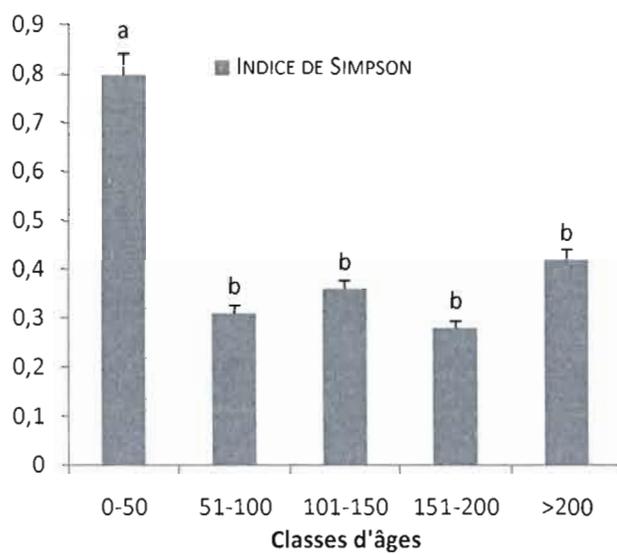


Figure 1.5. Indice de Simpson des lichens (valeur moyenne + erreur standard) terricoles dans la pessière à mousses du Québec. Les niveaux non connectés par la même lettre sont significativement différents. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

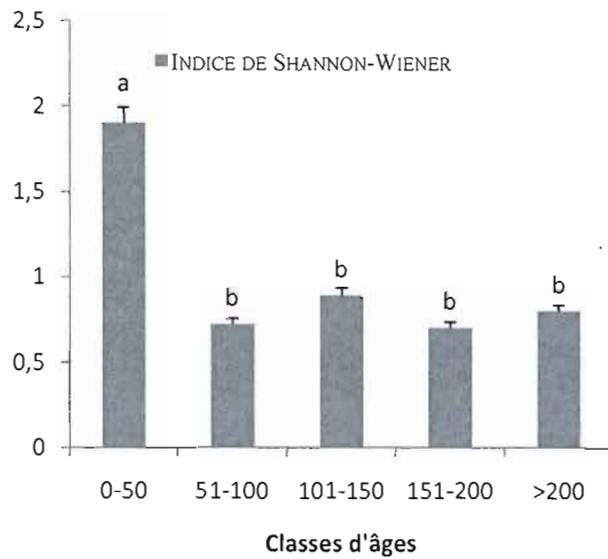


Figure 1.6: Indice de diversité (valeur moyenne + erreur standard) des lichens terricoles dans la pessière à mousses du Québec mesurée au moyen de l'indice de Shannon-Wiener. Les niveaux non connectés par la même lettre sont significativement différents $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer. HSD).

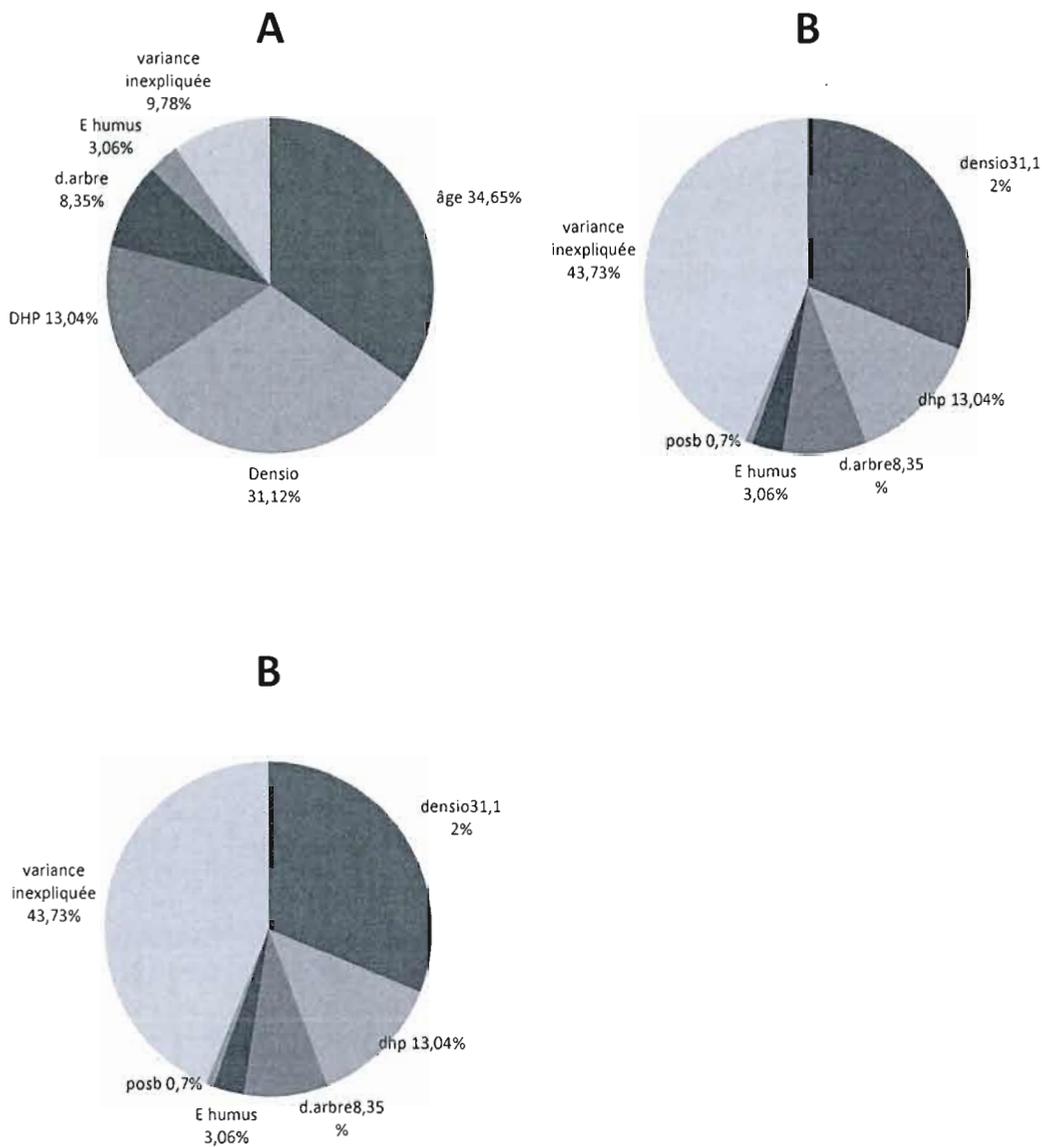


Figure 1.7: Proportion de la variance relative expliquée par les variables environnementales dans la composition des espèces. (A) Avec toutes les variables environnementales (âge des forêts + épaisseur de l'humus + densiométrie + dhp des arbres + densité des arbres + microtopographique (posh + posm + posb) + % de dégradation des débris ligneux et surface terrière. (B) toutes les variables lorsque l'âge est exclu. (C) âge seul.

1.11. ANNEXE

LISTE DES LICHENS AVEC CODES D'IDENTIFICATION

Cet cuc	<i>Cetraria cucullata</i>	(Bellardi) Ach.
Cet isl	<i>Cetraria islandica</i>	(L.) Acharius
Cet niv	<i>Cetraria nivalis</i>	(L.) Ach.
Cla arb	<i>Cladina arbuscula</i>	(Wallr.) Flot.
Cla mit	<i>Cladina mitis</i>	(Sandst.) Hustish
Cla rang	<i>Cladina rangiferina</i>	(L.) Nyl.
Cla ste	<i>Cladina stellaris</i>	(Opiz) Brodo
Cla sty	<i>Cladina stygia</i>	(Fr.) Ahti
Cla acu	<i>Cladonia acuminata</i>	Ach.) Norrl.
Cla bel	<i>Cladonia bellidiflora</i>	(Ach) Schaer
Cal bac	<i>Cladonia bacilliformis</i>	(Nyl.) Glück
Cla bacr	<i>Cladonia bacillaris</i>	Nyl.
Cla bor	<i>Cladonia borealis</i>	S. Stenroos
Cla bot	<i>Cladonia botrytes</i>	(Hagen) Willd.
Cla cea	<i>Cladonia caespiticia</i>	(Pers.) Flörke
Cla car	<i>Cladonia cariosa</i>	(Ach.) Sprengel
Cla car	<i>Cladonia carneola</i>	(Fr.) Fr.
Cla cen	<i>Cladonia cenotea</i>	(Ach.) Schaerer
Cla cer	<i>Cladonia cervicornis ssp. verticillata</i>	(Hoffm.) Ahti
Cla chl	<i>Cladonia chlorophaea</i>	(Sommerf.) Sprengel
Cla coc	<i>Cladonia coccifera</i>	(L.) Willd.
Cla con	<i>Cladonia coniocraea</i>	(Flörke) Spreng.
Cla cor	<i>Cladonia cornuta ssp. cornuta</i>	(L.) Hoffm.
Cla crisp	<i>Cladonia crispata var. Crispata</i>	(Ach.) Flowtow
Cla crist	<i>Cladonia cristatella</i>	Tuck.
Cla cya	<i>Cladonia cyanipes</i>	(Sommerf.) Nyl.
Cla def	<i>Cladonia deformis</i>	(L.) Hoffm.
Cla dig	<i>Cladonia digitata</i>	(L.) Hoffm.
Cla ecm	<i>Cladonia ecmocyna</i>	Leight.
Cla fim	<i>Cladonia fimbriata</i>	(L.) Fr.
Cla fol	<i>Cladonia foliacea</i>	(Willd.) Schaer.
Cla gra	<i>Cladonia gracilis ssp. turbinata</i>	(Ach.) Ahti

Cla mul	<i>Cladonia multiformis</i>	G. Merr.
Cla och	<i>Cladonia ochrochlora</i>	Flörke
Cla phy	<i>Cladonia phyllophora</i>	Hoffm.
Cla ple	<i>Cladonia pleurota</i>	(Flörke) Schaerer
Cla pyx	<i>Cladonia pyxidata</i>	(L.) Hoffm.
Cla ram	<i>Cladonia ramulosa</i>	(With.) Laundon
Cla rei	<i>Cladonia rei</i>	Schaerer
Cla sca	<i>Cladonia scabriuscula</i>	(Delise) Nyl.
Cla squ	<i>Cladonia squamosa</i>	(Scop) Hoffm
Cla sul	<i>Cladonia sulphurina</i>	(Michaux) Fr.
Cla unc	<i>Cladonia uncialis</i>	(L.) F. H. Wigg.
Cla umb	<i>Cladonia umbricola</i>	Tønsberg & Ahti
Pel aph	<i>Peltigera aphotosa</i>	(L.) Willd.
Pel ruf	<i>Peltigera rufescens</i>	(Weis.)Humb.
Pel sca	<i>Peltigera scabrasa</i>	Th. Fr.

CHAPITRE 2

ÉTABLISSEMENT DES LICHENS TERRICOLES APRÈS COUPE ET APRÈS FEU EN FORÊT BORÉALE DE L'EST DU CANADA

2.1 Résumé

Nous avons examiné et comparé l'établissement des lichens terricoles dans de jeunes forêts d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) BSP) issues des perturbations d'origine naturelle (feu) ou anthropique (coupe). Les sites ont été sélectionnés afin d'apparier des coupes et des feux ayant eu lieu dans des conditions écologiques et depuis des temps comparables (5 feux, 5 coupes). Cette étude a montré que l'abondance et la biomasse des lichens terricoles dans les sites perturbés sont influencées par plusieurs facteurs à savoir, la sévérité de la perturbation au sol forestier, les facteurs microclimatiques, la compétitivité des espèces et en fonction du temps depuis la perturbation. Malgré la quantité importante de lichens résiduels observés après coupe, des différences significatives ont été observées dans la dynamique d'établissement des *Cladina* entre les sites issus de coupes et ceux issus de feux. Les sites brûlés affichent une dynamique d'établissement précoce de lichens terricoles avec une certaine abondance des *Cladina* dans le tapis lichénique. À l'opposé, des sites coupés (CPRS) montrent que les lichens terricoles s'établissent plus tard avec l'établissement des *Cladonia* en premier suivis des *Cladina*. Nos résultats suggèrent que l'épaisseur et la nature de la matière organique suite à un feu sont les facteurs primordiaux gouvernant l'établissement des *Cladina* en pessière noire à mousses. Toutefois, quelle que soit la nature de la perturbation (coupe ou feu) avec le temps (28 ans après perturbation), l'abondance, la biomasse et la richesse des lichens terricoles ont été comparables, en raison de l'ouverture de la canopée qui offre un microclimat idéal à la recolonisation des sites par les *Cladina* et les *Cladonia* dans les sites brûlés et à leur persistance et leur développement dans les sites issus de CPRS.

Mots-clés : perturbation, feu, coupe, *Cladina*, *Cladonia*.

2.2 Introduction

En forêt boréale, le feu est considéré comme la principale perturbation (Payette 1992; Bergeron et al. 2001). Les feux sont des phénomènes naturels et récurrents (Heinselman 1981; Morneau et Payette 1989; St-Pierre et al. 1992), qui initient la régénération forestière (Heinselman 1981; Payette 1992) et jouent un rôle majeur dans la répartition et la composition des communautés végétales de la forêt boréale (Robitaille et Saucier 1998). La dynamique des pessières noires est principalement associée à des feux de fréquence, d'intensité et d'étendue variables (Bergeron 2001). Les feux sévères jouent un rôle important en détruisant la végétation et en réduisant l'épaisseur de la matière organique, favorisant ainsi la formation de lits propices à la germination (Viereck 1983; Heinselman 1981), en plus de stimuler les structures de reproduction de la végétation résidente (Viereck 1983). L'exposition du sol minéral après feu fournit un substrat idéal pour la recolonisation du site par les lichens terricoles (Kershaw 1977). Ainsi, le feu conduit à l'ouverture des forêts fermées et contribue à l'installation ou au renouvellement du tapis lichénique ainsi qu'au maintien de cette ressource (Schaefer et Pruitt 1991; Coxson et Marsh 2001; Dunford et al. 2006). En effet, le feu a longtemps joué un rôle crucial dans l'écologie de l'écosystème boréal nord-américain, et de nombreuses espèces de plantes ont évolué pour dépendre de cette perturbation pour leur survie (Shafi et Yarranton 1973). C'est le cas des lichens terricoles.

Au cours des dernières décennies, la forêt boréale a subi de profondes transformations, dont la coupe sur de grandes superficies qui est devenue la principale perturbation forestière (Drapeau et al. 2009). Ainsi, les régimes naturels de perturbations affectent des superficies moindres par rapport aux perturbations créées par l'aménagement forestier (Bergeron et al. 2006). En plus, les coupes forestières ont été identifiées comme menace potentielle pour les communautés lichéniques (Goward 1994; Botting et Fredeen 2006), en raison de l'altération du microclimat (Fenton et

al. 2003). Les coupes affectent le substrat (la qualité et la quantité de substrats terrestres), en particulier la quantité et le type de débris ligneux, la quantité de sol minéral exposé (Lesica et al. 1991; Frisvoll et Presto 1997). Toutefois, l'exploitation forestière est rarement aussi sévère comparativement à une perturbation par un feu, car elle supprime simplement l'étage supérieur, avec relativement moins de perturbation au parterre forestier, et consomme très peu de la matière organique (Nguyen-Xuan et al. 2000; Rees et Juday 2002). Ainsi, les coupes forestières représentent une perturbation relativement mineure pour les communautés du parterre forestier, mais peuvent entraîner une modification de la composition, de la diversité et de l'abondance des lichens (Whittle et al. 1997; Nguyen-Xuan et al. 2000; Rees et Juday 2002; Økland et al. 2003). Ces changements ont un impact direct sur l'activité métabolique et la croissance des lichens.

Très peu de travaux ont documenté la réponse des lichens, entre autres les *Cladina*, aux effets de coupes en forêt boréale, et ce, malgré l'importance de plus en plus grande de l'aménagement forestier. Les quelques études qui se sont penchées sur l'effet de cette perturbation sur les lichens terrestres obtiennent des résultats qui sont parfois divergents. Certains travaux ont émis l'hypothèse que l'assèchement du sol engendré par la coupe puisse favoriser la croissance des lichens sur les sites normalement dominés par les mousses (Harris 1992; Racey et al. 1996; Webb 1998). D'autres estiment que la réponse vigoureuse des essences feuillues, souvent remarquée après coupe, peut nuire à la croissance des lichens (Desponts *et al.* 2002; Newmaster and Bell 2002; Coxson et al. 2001). L'effet du mode actuel d'aménagement sur la recolonisation des *Cladina* à partir des thalles résiduels demeure donc peu connu.

La présente étude a pour objectif principal d'examiner et de comparer la recolonisation après coupe et après feu des mousses et des lichens terricoles, en insistant plus particulièrement sur les *Cladina*. Elle documente la réponse de ces espèces dans la portion boréale du territoire forestier du Québec, une région où le

couvert forestier d'origine a été fortement modifié par l'aménagement forestier (Drapeau et al. 2009). Plus spécifiquement, nous comparons l'établissement de trois espèces de *Cladina* (*Cladina mitis*, *C. rangiferina* et *C. stellaris*) ainsi que la composition et la richesse des lichens terricoles dans de jeunes forêts issues de ces deux perturbations en pessière à mousses. Nous nous concentrons sur les paramètres abiotiques critiques associés aux lichens terricoles et nous évaluons comment la biomasse et le recouvrement lichéniques varient entre les coupes et les feux.

2.3 Matériel et méthodes

2.3.1 Sites d'études

Les secteurs d'étude se situent dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses (*Pleurozium schreberi* (Brid. Mitt) Saucier *et al.* 1998), qui fait partie de la forêt boréale québécoise. Les sites d'échantillonnage sont localisés dans trois secteurs différents (Figure 2.1), constitués avant perturbation uniquement de peuplements dominés par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.). Sur les sites plus xériques, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) s'observe sporadiquement dans les peuplements (Grondin, 1996). Les sites ont été sélectionnés afin d'apparier des coupes et des feux ayant eu lieu dans des conditions écologiques et depuis des temps comparables et dont les conditions édaphiques sont homogènes. La région est caractérisée par les grands feux de couronne qui tuent la majeure partie des arbres et la végétation en surface (Bergeron et al. 2002). Depuis quelques décennies toutefois, ce secteur est soumis à un aménagement forestier extensif des forêts matures et surmatures. Les coupes forestières pratiquées sont des coupes totales pour les coupes de 1977 et de 1991, et des coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) pour les coupes après 1997. Dans les CPRS, les sols sont protégés en utilisant des équipements forestiers dont les sentiers parallèles ne couvrent pas plus de 30 % du domaine récolté (Harvey et Brais 2002).

2.3.1.1 Secteur d'étude 1

Ce secteur comporte des sites qui ont été localisés au nord de Villebois (48°58' - 49°76'N et 79°01'-79°59' W) dans la région de l'Abitibi qui fait partie de l'unité physiographique de la ceinture d'argile (Clay Belt) du Québec. La topographie est relativement plane, les sites sont caractérisés par les dépôts de Till de Cochrane et le drainage est imparfait à mauvais (Tableau 2.1) (voir cartes écoforestières, MRNF 1990). La température moyenne annuelle est de 0,8 °C, les précipitations totales moyennes annuelles sont de 856 millimètres, avec une moyenne annuelle de 64 jours sans gel selon Environnement Canada (2003) (station météo de La Sarre). Les sites sélectionnés sont issus de feux et de coupes qui sont âgés de 7 ans et de 28 ans.

2.3.1.2 Secteur d'étude 2

Ce site est localisé à 50 kilomètres au nord de Lebel-sur-Quévillon (48°97' - 49°-1' N. et 76°20 -76°79' W). La température moyenne annuelle à la station météo la plus proche (station de Matagami) est 0,6 °C, les précipitations totales annuelles moyennes sont de 822 millimètres, et le nombre annuel moyen de jours sans gel est de 64 jours (Environnement Canada 2003). Le secteur appartient à la région nordique de la forêt boréale et est caractérisé par des dépôts juxta-glaciaires ou glaciaires et le drainage est modérément bon à bon (Tableau 2.1). Une portion importante de ce secteur (47709 ha) a été perturbée par un feu de couronne en août 1995. L'âge des sites issus de feux et des coupes se situe entre 7 et 9 ans.

2.3.1.3 Secteur d'étude 3

Ce secteur d'étude est situé sur le Bouclier canadien dans la région de Charlevoix à 120 km au nord-est de Québec (47°66' - 47°83'N et 70 °70' -71 ° 78'W) près de la transition vers la forêt mélangée (Bergeron 1996). Les sites se trouvent entre 600 - 800 m d'altitude à proximité du parc des Grands Jardins. Selon la station météo de Charlevoix, les précipitations totales moyennes annuelles sont de

1000 mm/année, la température moyenne annuelle est d'environ 0 °C, le mois le plus chaud (juillet) avec des températures moyennes entre 14-15°C (Boisclair 1990). Les sites sont caractérisés par des dépôts glaciaires et le drainage est modérément bon (Tableau 2.1). L'âge des sites issus de feux et de coupes est de 5 ans et 14 ans.

2.3.2 Échantillonnage

Nous avons échantillonné 10 sites, soit cinq après feu et cinq après coupe. Dans chaque site, nous avons mis en place 10 transects. Au total, 100 transects ont été mis en place soit 50 transects dans des peuplements régénérés après feu et 50 autres dans des peuplements régénérés après coupes. Les transects de 100 m de longueur étaient distancés de 100 m et débutaient à partir d'un point aléatoire à 30 m du bord de la route vers l'intérieur du peuplement afin d'éviter les effets de bordure. Des points aléatoires ont été distribués à raison de 10 points par transect. À ces 10 points aléatoirement sélectionnés, nous avons noté la présence ou l'absence des *Cladina*, la hauteur des arbres, la distance et le diamètre (dhp >5 cm) des trois arbres vivants les plus près du point et l'épaisseur de la matière organique au centre du point. De plus, nous avons pris une lecture au densiomètre de l'ouverture du couvert forestier.

Afin de voir si la microtopographie est un paramètre important dans l'établissement des lichens terricoles, nous avons observé dans un rayon de 1,7 m l'emplacement du point d'échantillonnage par rapport au sol (en haut, en bas ou en position intermédiaire). À chaque point, une microplacette de 25 cm de côté (surface de 625cm²) a été établie afin d'échantillonner le pourcentage de recouvrement des mousses et des lichens. Les lichens ont été prélevés dans 3 microplacettes sélectionnées aléatoirement parmi les 10 microplacettes de chaque transect, pour être analysés ultérieurement.

Au laboratoire, les lichens terricoles ont été séparés, les *Cladina* d'un côté, les *Cladonia* de l'autre pour ensuite mesurer leur biomasse. Les échantillons ont été séchés au four pendant 24 heures à 105 °C et la biomasse (matière sèche) a été

calculée. La nomenclature des lichens est basée principalement sur la flore « Lichens of North America » de Brodo (2001) et sur la flore illustrée de Clausade et Roux (1985).

2.3.3 Analyses statistiques

Afin d'évaluer pour chaque secteur d'étude les différences entre les feux et les coupes, les valeurs moyennes de chaque variable environnementale des sites mesurés dans les 100 microplacettes ont été comparées au moyen d'une analyse de variance non paramétrique de comparaison des rangs de Kruskal-Wallis. Un test non paramétrique a été utilisé, car aucune des transformations utilisées ne permettait d'obtenir la normalité des résidus. Les tests ont été réalisés à un seuil de probabilité de $p < 0,05$.

Pour identifier les facteurs responsables de la variation dans l'abondance et la dynamique d'établissement des communautés lichéniques, ainsi que pour examiner le rapport entre le recouvrement des mousses et des lichens dans les microplacettes avec les variables environnementales, nous avons employé l'analyse de redondance (version 4 du programme CANOCO, Ter Braak et Smilauer (1998)), en utilisant d'une part le pourcentage de recouvrement des bryophytes les plus abondantes (*Sphagnum* spp, *Polytrichum* spp, *Pleurozium schreberi*), des *Cladina* et des *Cladonia*. La diversité (indice de Shannon-Weaver) et la richesse (nombre total d'espèces trouvées sur un site) des lichens terricoles ont également été évaluées et comparées au moyen d'une analyse de variance multiple (Test de Tukey Kramer, HSD).

Les fréquences d'occurrences des *Cladina* et des *Cladonia* ont été déterminées en fonction de leur présence ou absence dans les microplacettes de 625 cm² ainsi que la dimension du thalle lichénique, les valeurs moyennes ont été comparées à l'aide d'un test de Tukey Kramer, HSD. Afin de comprendre comment le type de perturbation (coupe et feu), le temps depuis la perturbation et les conditions

abiotiques des sites affectent leur établissement, nous avons comparé les valeurs moyennes de recouvrement, ainsi que la biomasse des lichens entre les traitements, à l'aide de tests de Kruskal-Wallis. Les valeurs moyennes de recouvrement et de la biomasse pour chaque stade de succession végétale ont été comparées au moyen d'une analyse de variance multiple (Test de Tukey Kramer HSD). Ces comparaisons ont été effectuées en calculant la plus petite différence significative permettant de déterminer directement où se situent les différences entre les stades. Les tests ont été menés de manière indépendante pour les sites brûlés et les sites coupés à un seuil de probabilité $p < 0,05$.

Afin de voir si les patrons de recolonisation sont différents entre les coupes et les feux, nous avons calculé l'indice de prédominance (IP; Söderström 1988). Cet indice correspond à la différence entre les fréquences moyennes d'occurrence des espèces entre deux traitements divisées par la fréquence moyenne totale relevée dans les deux traitements :

$$IP = \frac{A1 - A2}{A1 + A2}$$

où A1 et A2 correspondent aux fréquences moyennes d'une espèce dans deux traitements. Les fréquences des espèces démontrant une préférence pour un traitement ($IP \geq 0,50$) ont ensuite été soumises à un test non paramétrique de comparaison des fréquences de Kruskal-Wallis.

2.4. Résultats

2.4.1 Diversité et richesse en espèces

Au total, 34 espèces de lichens terricoles se sont établies entre 0-28 ans dans les sites issus de feux. De ce nombre, on compte deux espèces de *Cladina* (*Cladina rangiferina* et *Cladina mitis*) et 32 espèces de *Cladonia*. Pour les sites issus de coupes, nous avons inventorié 35 espèces (30 *Cladonia* et 5 *Cladina*) (annexe et figure 2.2). Les indices de diversité des lichens terricoles évoluent en fonction du

temps depuis la perturbation (Figure 2.2). Cependant, on ne remarque aucune différence significative entre les deux perturbations pour chaque âge. La même tendance est relevée pour la diversité des espèces qui évoluent avec le temps depuis la perturbation. Ainsi, le nombre d'espèces passe de 14 espèces à 34 espèces 28 ans après feu. Alors que dans les coupes, le nombre d'espèces passe de 17 à 35 espèces. Les peuplements les plus âgés dans les coupes et dans les feux présentent une plus forte richesse. Toutefois, la richesse a montré une différence significative entre ces deux perturbations dans certaines classes d'âge (5ans, 7ans et 13ans).

Les changements dans la fréquence d'occurrence des différentes espèces sont présentés en annexe. Durant les premières années, la surface brûlée est colonisée par plusieurs espèces pionnières telles que *Polytrichum* spp. et certaines espèces de *Cladonia*; *C. botrytes*, *C. cervicornis* ssp. *verticillata*, *C. gracilis*, *C. sulphurina*, ainsi que *Cladina mitis* et *C. rangiferina*. Des différences dans la composition floristique des lichens sont observées en fonction du temps depuis la perturbation. En effet, 14 ans après feu, nous avons observé l'établissement de plusieurs autres espèces du genre *Cladonia*: *C. bellidiflora*, *C. bacilliformis*, *C. bacillaris*, *C. borealis*, *C. caespiticia*, *C. cornuta*, *C. crispata* var. *crispata*, *C. deformis*, *C. multiformes*, *C. phyllophora*, *C. pleurota*, *C. squamosa*, *C. unialis*. A ce stade de développement, *Cladina mitis* et *Cladina rangiferina* sont très fréquents, bien que les espèces du genre *Cladina* soit plus fréquentes entre 14 et 28 ans, d'autres espèces de *Cladonia* deviennent plus présentes : *C. cenotea*, *C. cariosa*, *C. chlorophaea*, *C. coccifera*, *C. ecmocyna*, et *C. scabriuscula* (Annexe). Après coupe, nous avons répertorié plusieurs espèces de *Cladina* tels que *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. arbuscula* et *C. stygia*, des espèces qui ont vraisemblablement survécu à la perturbation, et on remarque plus particulièrement l'absence de *Cladina mitis* du parterre forestier dans les premières années après coupe. Pour les *Cladonia*, on remarque surtout la dominance de l'espèce généraliste *C. sulphurina* et la présence de plusieurs espèces telles que *C. cenotea*, *C. cornuta*, *C. digitata* et *C. fimbriata* connues pour être des espèces spécialistes du bois

pourri (annexe). Avec le temps, soit 13 ans après la perturbation, plusieurs autres espèces s'installent, mais les plus fréquemment observées, sont *C. pleurota* et *C. squamosa*. Ainsi la richesse en espèces des lichens terricoles augmente, pour atteindre, 28 ans après la coupe, 35 espèces (annexe), une augmentation de plus de 100 %.

2.4.2 Effet des caractéristiques des sites sur le taux de rétablissement des espèces terricoles

L'analyse canonique de redondance basée sur le recouvrement des *Sphagnum spp*, *Polytrichum spp*, *Pleurozium schreberi* et des lichens terricoles (Figure 2.3) montre un patron de dispersion en fonction du temps depuis la perturbation sur l'axe 1 et des caractéristiques des sites et de la nature de la perturbation (feu ou coupe) sur l'axe 2. Les deux premiers axes expliquent 87 % de la variation du pourcentage de recouvrement des communautés des espèces terricoles. L'axe 1 ($R^2 = 0,500$) est principalement lié à l'abondance et au développement des *Cladina* et des *Cladonia* en fonction du temps écoulé comme le démontre leur corrélation positive avec l'âge des sites et l'épaisseur de la couche organique. La microtopographie du sol ne semble pas montrer de liens significatifs avec l'établissement des lichens terricoles. La dimension du thalle lichénique, le pourcentage de recouvrement de *Cladina spp* et de *Sphagnum spp* sont négativement corrélés avec le deuxième axe comme l'indique leur présence dans la partie gauche de l'axe 2. Le pourcentage de variabilité exprimé par l'axe 2 ($R^2 = 0.326$) correspond à l'abondance des grands arbres comme en témoigne l'existence de corrélations positives de cet axe avec le DHP des arbres et la densité des arbres dans les sites issus de feu, le taux de recouvrement des *Cladonia*, la densiométrie, le pourcentage de couvrement de *Polytrichum spp*, la coupe et le taux de recouvrement de *Pleurozium schreberi*.

L'augmentation de la dimension du tapis de lichens et du pourcentage de recouvrement des *Cladina* montrent que l'établissement des *Cladina* des sites après

les feux est fortement lié à une faible épaisseur de la matière organique par rapport à l'épaisseur plus grande dans les coupes. L'analyse de variance (Tableau 2.2) permet de visualiser plus en détail les différences pour chacune des variables en fonction de l'âge et de l'origine des sites. Ainsi, les peuplements issus de coupes se caractérisent par une densité significativement plus élevée d'arbres vivants comparativement aux peuplements issus du feu. Les différences obtenues pour le DHP se sont cependant avérées non significatives pour les peuplements âgés de 7 ans et de 28 ans et significatives dans les autres sites. La hauteur des arbres montre une différence significative dans chaque classe d'âge pour les deux perturbations. Cette différence de la hauteur des arbres entre les coupes et les feux s'explique par la présence ponctuelle de nombreux arbres qui ont survécu au feu. L'ouverture du couvert forestier a montré un changement peu significatif au cours des 28 années après perturbation. Cependant, on constate une différence significative entre les coupes et feux pour chaque classe d'âge. Dans l'ensemble, les peuplements de jeunes forêts issus de feux et coupes sont très ouverts avec un maximum de recouvrement de 2,67 % dans les feux et de 7,31 % dans les coupes. Les peuplements issus de coupes se démarquent surtout par une plus grande épaisseur de la matière organique et cela, peu importe l'âge des sites (Tableau 2.2).

Le feu a surtout un effet sur le pourcentage de recouvrement de *Polytrichum* alors que les coupes ont un effet sur le pourcentage de recouvrement de *Pleurozium schreberi* et de *Sphagnum* (Figure 2.4). Le temps depuis la perturbation a un effet significatif sur le pourcentage de recouvrement des *Cladonia* et particulièrement sur le pourcentage de recouvrement des *Cladina* qui passe de 0,13 % 5 ans après feu à 32 % dans les sites brûlés de 28 ans (Figure 2.4). Dans les peuplements issus de coupes, le pourcentage de recouvrement de *Cladina spp.* est de 7,66 % 5 ans après coupe puis évolue progressivement pour atteindre un pourcentage de recouvrement de 31,59 % 28 ans après coupe. Un pourcentage qui n'est pas significativement différent au même stade de développement après feu. Pour les espèces pionnières (*Cladonia*

spp) du développement du tapis des lichens terricoles, le pourcentage de recouvrement n'excède pas 0,7 % dans le feu 5 ans après perturbation, une différence significative avec les coupes dont le pourcentage de recouvrement, n'est que de 0,42 %. 28 ans après feu, le pourcentage de recouvrement des *Cladonia* était de 6,89 % alors qu'il avait atteint sa valeur maximale dans les sites âgés de 14 ans avec un pourcentage de recouvrement de 16,09 % (Figure 2.4). Dans les sites issus de coupes, le pourcentage de recouvrement maximal atteint de 12,8 % 28 ans après perturbation (Figure 2.4). Enfin, l'effet du temps depuis la perturbation a montré une différence significative sur le pourcentage de recouvrement de ces cinq groupes d'espèces : *Cladina*, *Cladonia*, *Sphagnum*, *Polytrichum* et *Pleurozium* ($P < 0,0001$).

2.4.3 Biomasse des lichens et dimension du tapis lichénique

La biomasse moyenne des *Cladina* atteint 1004 kg/ha 28 ans après coupe, quoique, dans les sites 13 ans après coupe elle n'est que de 39,92 kg/ha. Dans les sites issus de feux, la biomasse des *Cladina* montre une augmentation progressive passant de 1 kg/ha 5 ans après feu à 1389,9 kg/ha 28 ans après feu (Figure 2.5). L'effet du type de perturbation a pour sa part montré une différence significative dans les trois premiers âges depuis la perturbation. Cependant, 28 ans après la perturbation, la différence n'est pas significative. Comme pour les *Cladina*, l'effet du temps depuis la perturbation sur les *Cladonia* spp. est significatif pour les deux traitements ($P < 0,0001$). En effet, la biomasse de ces espèces est plus élevée dans les vieilles coupes de 28 ans (191,9 kg/ha) par rapport aux coupes récentes de 5 ans (38,48 kg/ha). Il en va de même dans les feux (Figure 2.5).

L'effet des traitements n'a pas montré de différence significative sur la biomasse des *Cladonia* dans les premiers stades de développement. Néanmoins, avec le temps, on observe l'augmentation de cette biomasse qui présente une différence significative dans les deux derniers stades de développement entre ces deux perturbations. La comparaison entre les sites quant au temps depuis la perturbation

montre surtout une différence significative entre les plus vieux sites (28 ans) et les sites perturbés il y a 5 et 13 ans tant pour les *Cladina* que pour les *Cladonia*, et ce, pour les deux types de perturbations. La dimension du tapis de lichens augmenterait avec le temps depuis la perturbation. Ainsi, cinq ans après feu, la dimension moyenne des tapis était 0,003 m² pour atteindre une moyenne de 3,9 m² après 28 ans alors que dans les coupes, le tapis de lichens passait de 0,02 m² à 3,1 m². Ces tapis étaient surtout dominés par *Cladina mitis* et *C. rangiferina* avec un pourcentage de recouvrement de 82,44 % pour les *Cladina* et de 17,52 % pour les *Cladonia* dans les sites brûlés. Dans les coupes, 71,16 % du tapis lichénique était constitué d'espèces du genre *Cladina* dominé particulièrement par *Cladina stellaris* et *C. rangiferina* (annexe).

2.5 Discussion

2.5.1 Facteurs contrôlant l'abondance des lichens terricoles

Les résultats de notre étude montrent que quelle que soit la nature de la perturbation, coupe ou feu, celle-ci crée des changements environnementaux qui ont une répercussion directe sur la dynamique des populations des lichens terricoles. Les résultats de l'analyse canonique de redondance avaient montré que le facteur temps est le facteur principal associé à l'augmentation de l'abondance des lichens terricoles et en particulier des *Cladina* (Figure 2.3). En effet, nous avons observé une évolution progressive du pourcentage de recouvrement des *Cladonia* et des *Cladina* (Figure 2.4). Même si on remarque une augmentation rapide des espèces de mousses composées en plus grande proportion de *Polytrichum* spp dans les sites brûlés, et de *Pleurozium schreberi* dans les sites coupés. Ces espèces, à dispersion forte dans les sites perturbés (Nguyen-Xuan et al. 2000), n'ont cependant pas limité le développement des lichens terricoles, et ce, contrairement aux mousses hypnacées ou aux sphaignes qui limitent en général le développement d'espèces de plus petite taille et moins compétitives telles que les espèces de lichens terricoles (Jonsson et Essen

1990). Pour Heinselman (1981) l'abondance des lichens terricoles est un phénomène qui est probablement lié à une diminution de la compétition après perturbation comme le passage d'un feu. Nous supposons que c'est aussi le cas après une coupe. Si le temps a permis une augmentation considérable de l'abondance des lichens terricoles, cette augmentation rapide est surtout liée à l'ouverture de la canopée qui crée des conditions microclimatiques idéales à leur développement (taux d'humidité très faibles, températures accrues à la surface du sol et par terre plus exposé à l'ensoleillement). En effet, plusieurs auteurs avaient souligné que ces deux perturbations majeures causent des modifications qui engendrent plusieurs changements en termes de luminosité et de régimes thermiques, hydriques et nutritionnels du sol, qui favorisent l'établissement et la croissance de la végétation ainsi que l'activité biologique du sol (Ahlgren et Ahlgren 1960; Viereck 1983; Bonan 1992).

Les lichens terricoles, et en particulier les *Cladina*, sont des espèces qui prospèrent dans les jeunes peuplements dans un environnement ouvert et sec, et qui peuvent croître aussi sur un sol minéral (Soderstrom 1988). Bien que la lumière soit considérée comme le facteur le plus important influençant sur l'abondance des communautés lichéniques (Palmqvist et Sundberg 2000), leur développement est surtout associé aux milieux xériques créés par l'ouverture de la canopée comme l'avaient souligné plusieurs auteurs (Lechowicz et Adams 1974; Carroll et Bliss 1982; Van Haluwyn et Lerond 1993; Sulyma et Coxson 2001). Selon Nguyen et al. (2000), la sévérité fortement variable du feu dans la canopée ainsi qu'au sol forestier a une importance sur l'abondance des lichens terricoles. Dans nos sites d'étude, l'abondance des *Cladina* et des *Cladonia* 28 ans après perturbation a été modélisée dans les parcelles brûlées et dans les parcelles coupées par les conditions microclimatiques au niveau du sol particulièrement favorable aux *Cladina*.

D'autre part, les lichens terricoles sont, comme les lichens épiphytes, non seulement sensibles au climat, mais ils montrent en plus une forte dépendance vis-à-

vis de leur substrat (Despôts et Payette 1992), le sol. En effet, la figure 3 montre que l'épaisseur de matière organique a un effet sur l'abondance des *Cladina*, l'exposition du sol minéral, après feu ou du moins, la réduction de l'épaisseur de la couche organique au sol après feu et après coupe, pourrait être considérée comme un facteur favorisant l'installation et l'augmentation de l'abondance des *Cladina*. La réduction de l'épaisseur de la matière organique c'est surtout l'effet selon Zoltai (1975), d'une élimination de la couche organique isolante, ce qui favorise une augmentation de la température du sol, ce qui a certainement créé un substrat de qualité au développement des lichens terricoles dans nos parcelles de terrain brûlées. Ainsi, l'augmentation de l'abondance des lichens terricoles dans les sites issus de feux est surtout le résultat des conditions microclimatiques combinées à un substrat offrant des conditions à l'établissement et au développement de ces espèces. En effet, dans les sites issus de feux le substrat noirâtre et poreux, créé par la consommation incomplète de la matière organique provoquent de fortes fluctuations dans les régimes de température et d'humidité (Kershaw 1977). Des facteurs qui créent des conditions environnementales qui sont fortement inhospitalières pour l'établissement de la plupart des espèces vasculaires (Rees et Juday 2002), mais qui, à l'opposé, contribuent à l'établissement des lichens terricoles (Ahti 1977; Kershaw 1985; Viereck 1983), en stimulant les structures reproductrices existantes de la végétation résidente (Johnson et Wowchuck 1993; Rydgren et Hestmark 1997). Une stratégie de recolonisation adoptée par les lichens terricoles des substrats carbonisés dont la combustion de la matière organique du sol forestier est incomplète pendant un feu de forêt peu sévère, soulignée par Nguyen-Xuan et al. (2000).

L'augmentation de l'abondance dans les coupes est beaucoup plus liée au remaniement de l'humus et du sol minéral associé à la hausse des températures au sol ce qui entraîne une augmentation de l'activité biologique du sol, par conséquent une hausse des taux de décomposition de la matière organique et du recyclage des éléments nutritifs (Keenan et Kimmins 1993), ce qui stimule le développement de

l'établissement de certaines espèces lichéniques particulièrement les *Cladonia* (Figure 2.4). En plus, l'abondance des lichens terricoles dans ces sites perturbés est aussi le résultat de la reconstitution de la végétation lichénique s'effectuant à partir du potentiel issu, en partie, de la végétation initiale que ce soit dans les coupes ou dans les feux (observation personnelle).

En outre, quelle que soit la nature de la perturbation (coupe ou feu), un changement compositionnel subséquent de la flore lichénique est observé avec une plus grande abondance des espèces du genre *Cladina*. Cette tendance est due à la fois aux caractéristiques des sites, aux conditions microclimatiques et à la compétitivité supérieure des *Cladina* sur les autres espèces de lichens terricoles. Nos résultats corroborent l'hypothèse d'Oksanen (1986) qui avait souligné que l'expansion spatiale de *Cladina* réduit considérablement le développement des autres cryptogames, attribuant ainsi la diminution de la diversité et de la régularité des autres espèces dans les forêts de pins en Finlande au cours de la succession à l'expansion spatiale des espèces de *Cladina*. Cette succession précoce des *Cladina* dans le parterre forestier issu de feux, leur persistance et leur développement dans les sites issus de CPRS est attribuable à l'habitat approprié (microclimat et substrat stable et à leur agressivité) causé par des perturbations peu sévères. En plus, ces résultats révèlent que l'abondance des espèces de *Cladina* et de *Cladonia* est la conséquence d'une augmentation des espèces présentant une tolérance étroite avec le facteur perturbation dans la pessière noire à mousses de la forêt boréale (Figure 2.6).

2.5.2 Comparaison entre les coupes et les feux

Les résultats obtenus dans les sites perturbés montrent que dans les sites brûlés, l'abondance des *Cladina* était très faible 5 ans après perturbation, à l'opposé des CPRS où les lichens terricoles plus particulièrement les *Cladina* ont été moins affectés (Figure 2.4). Avec un taux de recouvrement de 7,6 %, ce résultat corrobore les observations antérieures de Coxson et Marsh (2001) qui ont souligné que les

dommages des coupes sur la communauté des lichens terricoles sont minimes. L'abondance et la biomasse des *Cladina* étaient plus faibles dans les sites brûlés, en raison de l'élimination de toutes les communautés préexistantes par le feu retournant l'emplacement à des conditions de début de succession, contrairement aux CPRS qui éliminent partiellement les communautés lichéniques (Tableau 2.2 et Figure 2.4) et, par conséquent, davantage de lichens résiduels sont présents dans les CPRS. D'ailleurs, plusieurs auteurs ont noté la même tendance, affirmant même que la coupe favorise davantage l'assèchement du microclimat au sol ce qui favorise la croissance des lichens sur les sites normalement dominés par les mousses (Ahti et Oksanen 1990; Harris 1992; Racey et al. 1996; Webb 1998). Contrairement aux *Cladina*, les espèces de *Cladonia* montrent un taux de recouvrement des espèces supérieur dans les feux par rapport aux CPRS, avec une différence significative (Figure 4). Ce constat souligne la dynamique d'établissement hâtif des *Cladonia* dans les sites issus de feu. Desponts et al. (2002); Newmaster and Bell (2002) ont constaté le même phénomène, attribuant cette dynamique à l'horizon organique de surface qui est relativement faible, stable et continu, ce qui constitue un facteur très important influençant l'établissement et même, l'abondance des lichens terricoles.

Dans les sites issus de coupes, l'abondance des lichens terricoles est principalement imputable aux *Cladonia* déjà présentes (en forêt) avant la coupe (Figure 2.4). Une réponse similaire a également été soulignée par Hart et Chen (2008) qui avaient constaté que les parcelles récoltées présentent une plus grande proportion d'espèces dominantes de fin de succession au début du stade de développement. Nous avons également constaté que les grands absents de la plupart des parcelles coupées sont les espèces pionnières, dont beaucoup sont adaptées aux conditions post-incendie, exposition du sol minéral et substrat de charbon de bois, corroborant ainsi les résultats des travaux de Rees et Juday (2002) qui avaient constaté qu'après une coupe les communautés du parterre forestier se rapprochent davantage de la composition des communautés avant la perturbation par rapport à celles résultant de

feux de forêt. Le manque de régénération et d'établissement de nouvelles espèces de lichens terricoles dans le parterre forestier était probablement dû à la couche persistante de *Sphagnum* (Boudreault et al. 2004), qui gêne ou ralentit l'établissement de nouvelles espèces, ou en raison du volume important de gros débris peu et/ou pas dégradés qui constituent un substrat inapproprié.

Les différences dans la composition du parterre forestier entre les brûlés et peuplements exploités sont principalement le résultat de l'échec des coupes forestières à fournir des conditions propices à la colonisation et à la germination des espèces pionnières (Hart et Chen 2008), tout en omettant de supprimer ou inhiber des espèces de la fin succession (Nguyen-Xuan et al. 2000; Rees et Juday 2002). Nous croyons que ces facteurs ont contribué au faible taux d'établissement des lichens terricoles à court terme. En effet, des études récentes (Haeussler et Bergeron 2004) ont souligné que les coupes maintiennent une importante couche organique et augmentent la quantité de débris ligneux qui ont un impact direct sur les lichens terricoles.

Toutefois, avec le temps, l'abondance et la biomasse des lichens terricoles ont montré une augmentation progressive dans les sites très ouverts issus de feux. Cette abondance est liée aux conditions microclimatiques qui ont offert potentiellement des habitats précieux pour la flore lichénique terricole particulièrement pour les espèces du genre *Cladina*. Ce phénomène a été rapporté ailleurs dans la littérature (Pharo et Vitt 2000; Botting et Fredeen 2006) soulignant que les lichens terrestres sont plus abondants dans les sites ouverts. Ainsi, sur les sites xériques où la sévérité du feu était plus ou moins intense, l'abondance et la biomasse des *Cladina* augmentent progressivement pour atteindre, 28 ans après perturbation, un pourcentage de recouvrement et une biomasse équivalents à ceux des sites de coupe (Figure 2.4 et Figure 2.5). Cette augmentation de l'abondance des *Cladina* est probablement due à une agressivité particulière de ces espèces à se propager sur ces sites xériques, conditionnée par une ouverture de la canopée. Le maintien et le développement des lichens résiduels après CPRS expliquent les résultats analogues de l'abondance et de

la biomasse des communautés de *Cladina* entre les sites brûlés et les sites issus de CPRS 28 ans après ces deux perturbations dans la pressière noire à mousse.

Les *Cladonia* ont pour leur part montré une analogie entre ces deux perturbations pour la biomasse, et une différence pour l'abondance dans les jeunes sites. Ce résultat est modelé par l'épaisseur et la nature de la matière organique résiduelle qui avaient mis du temps pour offrir un substrat idéal à la colonisation par ces espèces dans les sites issus de CPRS. En effet, les espèces dominantes de début (sites âgés de 5ans) de la succession étaient différentes entre les parcelles exploitées et brûlées, tandis qu'à la fin de la succession (sites âgés de 28 ans) les espèces dominantes et la richesse spécifique totale ont été similaires, une tendance constante à la convergence par le facteur temps. Cependant, il est important de souligner qu'il existe une variabilité de la sévérité à l'intérieur de la même perturbation. En effet, des études ont montré que les *Cladina* s'installent beaucoup plus tard dans des sites issus de feux sévères, en raison de la combustion complète de la couche organique qui élimine les structures reproductrices végétatives et crée un emplacement exigeant la reproduction des espèces par colonisation, des spores, ou des fragments nouvellement arrivés (Viereck 1983; Schimmel et Granstrom 1996).

Dans les coupes, les CPRS ont créé un substrat moins dérangé et laissent un taux de recouvrement résiduel élevé, alors que, les coupes totales avec un substrat plus dérangé laissent un taux de recouvrement résiduel des *Cladina* faible en raison de la réduction considérable de l'habitat approprié et de la grande perturbation du sol forestier (Figure 2.4). D'ailleurs, Roberts (2004) avait noté le même phénomène, mentionnant que des perturbations plus graves au sol entraînent des plus grands changements dans l'abondance des espèces et la composition du parterre forestier. Il est important de souligner qu'en plus des différents types de coupes, les sites avaient positions géographiques différentes très dispersées (donc des climats très différents) qui ont pu influencer les résultats.

2.6 Conclusion

À la lumière des résultats obtenus, on peut conclure que le temps depuis la perturbation ainsi que le type et l'intensité de la perturbation sont des facteurs cruciaux dans la dynamique d'établissement, dans l'abondance et la biomasse des lichens terricoles dans les pessières noires à mousses. Quelle que soit la nature de la perturbation (coupe ou feu), celle-ci crée l'ouverture de la canopée qui offre un microclimat idéal à la recolonisation des sites par les lichens terricoles dans les sites brûlés et à la persistance et au développement dans les sites issus de CPRS. Cette étude corrobore les résultats de Dunford et al. (2006) qui concluent que la récupération des lichens terricoles après feu a été rapide et aurait certainement un effet important sur la distribution des *Cladina*. Cependant, l'environnement du sol des sites issus de CPRS a montré une épaisseur importante de la matière organique résiduelle, offrant aux lichens terricoles et en particulier aux *Cladina*, un substrat instable (peu ou pas dégradé) ce qui retarde leur établissement. Comme la disponibilité d'un substrat idéal est le facteur principal de la recolonisation des sites par les lichens terricoles, cet attribut pourrait être recréé artificiellement par les aménagistes forestiers. Le brûlage dirigé des blocs après coupe pourrait effectivement recréer de meilleurs substrats pour la colonisation plus rapide des sites par les communautés lichéniques terricoles. Le suivi à long terme des pessières issues de coupes suivies d'un brûlage permettra de vérifier l'efficacité de telles pratiques pour les *Cladina*.

2.7 Références

- Ahlgren, I.F., and C.E. Ahlgren. 1960. Ecological effects of forest fires. *Botanical Review* 26: 483-533.
- Ahti, T., and J. Oksanen. 1990. Epigeic lichen communities of Taiga and Tundra Regions. *Vegetatio* 86: 39-70.
- Ahti, T. 1977. Lichen in the boreal coniferous zone. In: Seaward, M.R.D. (Eds.), *Lichen ecology*. Academic Press, pp. 145-181
- Bergeron, J.F. 1996. Domaine de la pessière noire à mousses. *In* Manuel de foresterie. Les Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Que. pp. 223-238.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., and Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B.D., and Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable forest management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, R.C., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., Lauzon, E., Leduc, A., Le Goff, H., Lesieur, D., and Logan, K. 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2737-2744.
- Boisclair, J. 1990. Parc des Grands-Jardins: le plan directeur. Service des études et des politiques, Direction du plein air et des parcs, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, 255.
- Bonan, G.B. 1992. Soil temperature as an ecological factor in boreal forests. *In* Shugart, H.H., Leemans, R. and G.B. Bonan (Eds.), *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 126-143.
- Botting, S., and Fredeen, A. L. 2006. Contrasting terrestrial lichen, liverwort, and moss diversity between old-growth and young second-growth forest on two soil textures in central British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 84: 120-132.

- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S., and Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1080-1093.
- Brodo, I.M., Sharnoff, S.D., and Sharnoff, S. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press, New Haven, Conn. Canuel, B. 1989.
- Carroll, S. B., and L.C. Bliss. 1982. Jack pine-lichen woodland on sandy soils in northern Saskatchewan and northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany* 60: 2270-2282.
- Cartes écoforestières. 1990. 1 : 250 000. Ministère de l'énergie et des ressources du Québec, Québec.
- Clausade, G., et Roux, C. 1985. *Likenoj de Okcidenta Europo Ilustrita determinlibro*. Royan : Bulletin de la Société Botanique du Centre Ouest. 893 p.
- Coxson, D., S and Marsh, J. 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forest of northern interior British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 79: 1449-1464.
- Desponts, M., and Payette, S. 1992. Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in Northern Quebec. *Canadian Journal of Botany* 70: 1157-1167
- Desponts, M., Desrochers, A., Bélanger, L., et Huot, J. 2002. Structure des sapinières aménagées et anciennes du massif des Laurentides (Québec) et diversité des plantes vasculaires. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 2077-2093.
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J. F., Savard, J. P., Bergeron Y., and Vickery, W.L. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed wood forests. *Ecological Monographs* 70: 423-444.
- Dunford, J.S., McLoughlin, P.D., Dalerum F., and Boutin, S. 2006. Lichen abundance in the peatlands of northern Alberta: Implications for boreal caribou. *Ecoscience* 13: 469-474
- Environment Canada. 2003. (1) Canadian climate normals 1971–2000. Temperature and precipitations. (2) Degree days, Quebec. Environment Canada, Atmospheric Environment Service, Ottawa, Ontario, Canada.

- Fenton, N.J., Frego, K.A., and Sims, M., 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany* 81: 714-731.
- Frisvoll, A.A., and Presto, T. 1997. Spruce forest bryophytes in central Norway and Their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20:3-18.
- Guide d'utilisation de la coupe avec protection de la régénération (abattage mécanique). Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec, Service des traitements sylvicoles, Québec.
- Goward, T. 1994. Notes on old growth-dependent epiphytic macrolichens in inland British Columbia, Canada. *Acta Botanica Fennica* 150:31-38.
- Grondin, P. 1996. Écologie forestière. In: Bérard, J.A., Coté M., (Eds.), *Manuel de foresterie*, Le Presse de l'Université Laval, Québec. pp. 133-279.
- Haeussler, S., and Bergeron, Y. 2004. Range of variability in boreal aspen plant Communities after wildfire and clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 274-288
- Harris, A. 1992. Post-logging regeneration of reindeer lichens (*Cladina* spp) as related To woodland caribou winter habitat, Thunder Bay Ontario ministry of natural resources, Northwest region science and technology, technical report 69, 33p.
- Hart, S.A., and Chen, H.Y.H. 2008. Fire, logging, and overstory composition affect Understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs*. 78: 123-140.
- Harvey, B., and Brais, S. 2002. Effects of careful logging on natural regeneration and Vegetation competition in southeastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 653-666
- Heinselman, M.K. 1981. Fire and succession in the conifer forests of North America. In *Forest succession: concepts and application*. (Eds.), D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Johnson, E.A., and Wowchuck, D.R. 1993. Wildfire in the southern Canadian Rocky Mountains and their relationship to midtropospheric anomalies. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1213-1222.

- Jonsson, B.G., and Esseen, P.A. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *J. Ecol.* 78: 924–936.
- Keenan, R. J., and Kimmins, J. P. 1993. The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews* 1: 121-144.
- Kershaw, K.A. 1985. *Physiological ecology of lichens*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Kershaw, K. A. 1977. Studies on lichen dominated systems. XX. An examination of Some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Canadian Journal of Botany* 55: 393-410.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V., and Hong, W.S. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- Lechowicz, M. J., and Adams, M. S. 1974. Ecology of *Cladonia* lichens. I. Preliminary assessment of ecology of terricolous lichen-moss communities in Ontario and Wisconsin, *Canadian Journal of Botany* 52: 55-64.
- Morneau, C., and Payette, S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Canadian Journal of Botany* 60: 2770-2782.
- Newmaster, S. G., and Bell, F.W. 2002. The effects of silvicultural disturbances on cryptogam diversity in boreal-mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 38- 51.
- Nguyen-Xuan, T., Bergeron, Y., Simard, D., Fyles, J.W., and Paré, D. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec : a wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1353-1364.
- Økland, B., Rydgren, K., Okland, R.H., Storaunet, K.O., and Rolstad, J. 2003. Variation In environmental conditions, understorey species number, abundance and Composition among natural and managed *Picea* in boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 2184–2200.
- Oksanen, J. 1986. Succession, dominance and diversity in lichen-rich pine forest vegetation in Finland. *Holarctic Ecology* 9: 261–266.

- Palmqvist, K., and Sundberg, B. 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: relative impact of microclimate conditions and species specific traits. *Plant Cell and Environment* 23: 1-14.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *In* A systems analysis of the global boreal forest. (Eds.) H. H Shugart, R. Leemans, et G. B. Bonan. Cambridge university press, Cambridge. U. k. Pp. 144-165
- Pharo, E. J., and Vitt, D.H. 2000. Local Variation in Bryophyte and Macro-lichen Cover and Diversity in Montane Forests of Western Canada. *Bryologist* 103: 455-466.
- Racey, G.D., Harris, A.G., and Foster, R.F. 1996. Caribou winter habitat in the new forest: Lessons from Lucy Lake, Thunder Bay, Ontario ministry of natural resources, Northwest region. Science and technology report. 103 p.
- Rees, D.C., and Juday, G.P. 2002. Plant species diversity on logged versus burned sites in central Alaska. *Forest Ecology and Management* 155: 291-302.
- Roberts, M. R. 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany* 82: 1273-1283.
- Robitaille, A., and Saucier, J.P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Les Publications du Québec, Ste-Foy, Que. 213 p.
- Rowe, J.S. 1972. Forest region of Canada. Dept. of environment, Canadian Forestry Service. Publication n° 1300.
- Rydgren, K., and Hestmark, G. 1997. The soil propagule bank in a boreal old growth Spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany* 75: 121-128.
- Saucier, J.P., Bergeron, J. F., Grondin, P., et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3ième version) : un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des ressources naturelles du Québec. *L'Aubelle* 124: 1-12.
- Schaefer, J.A., and W.O. Pruitt. 1991. Fire and woodland caribou in southeastern Manitoba. *Wildlife Monographs* 116: 1-39
- Schimmel, J., and Granstrom, A. 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77: 1436-1450.

- Shafi, M. L., and Yarranton, G. A. 1973. Vegetational heterogeneity during a secondary (postfire) succession. *Canadian Journal of Botany* 51: 73-90
- Soderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophytes and lichen species in an old natural and managed forest stand in northeast Sweden. *Biological Conservation* 45: 169-178.
- St-Pierre, H., Gagnon, R., et Bellefleur, P. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 474-481.
- Sulyma, R., and Coxson, D. S. 2001. Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral Pine-lichen woodlands of north-central British Columbia. *The Bryologist* 104: 505-516.
- Ter Braak, C. J. F., and P. Smilauer. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power (Ithaca, NY USA) 352 p.
- Van Haluwyn, C., et M. Lerond. 1993. Guide des lichens. Édition Lechevalier. Pp 113-123.
- Viereck, L. A. 1983. The effects of fire on black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. *In* : Wein, R. W. and D.A. Mac Lean (eds), *The role of fire in Northern circumpolar ecosystems*. John Wiley and Sons Ltd, New-York. Pp 201-220.
- Whittle, C.A., Duchesne, L.C., and Needham, T. 1997. The impact of broadcast Burning and fire severity on species composition and abundance of surface vegetation in a jack pine (*Pinus banksiana*) clear cut. *Forest Ecology Management* 94: 141-148.
- Webb, E. T. 1998. Survival, persistence, and regeneration of the reindeer lichens, *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, and *C. mitis* following clear-cut logging and forest fire in Northwestern Ontario, *Rangifer* 10: 41- 47.
- Zoltai, S. C. 1975. Structure of subarctic forests on hummocky permafrost terrain in northern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 5: 1-9.

2.8 Tableaux

Tableau 2. 1. Caractéristiques des sites avant perturbation par la coupe ou le feu selon les cartes forestières ou écoforestières (MRNF).

Sites	Traitements	Année de la perturbation	Âges	Peuplements	Densité	Drainage	Dépôt
GJ	Feu	1999	70	E(S)	50-75	Bon-Mb	Juxtaglaciaires
GJ	CPRS	2000	70	E(S)	50-75	Bon	Glaciaires
GJ	Feu	1991	90	E(S)	25-50	Bon-Mb	Glaciaires
GJ	Coupe totale	1991	90	E(S)	50-75	Bon-Mb	Glaciaires
LQ	Feu	1995	>120	E(PG)	25-50	Bon	Juxtaglaciaires
LQ	CPRS	1997	>120	E	5-50	Imparfait	Glaciaire
VB	Feu	1997	>120	E	0-25	Imparfait	Till de Cochrane
VB	CPRS	1997	>120	E	0-25	Imparfait	Till de Cochrane
VB	Feu	1976	>120	E	50-75	Imparfait	Till de Cochrane
VB	Coupe totale	1977	>120	E	50-75	Imparfait	Till de Cochrane

GJ = Parc des Grands Jardins ; LQ = Lebel-sur-Quévillon ; VB=Villebois ; E =Épinette ; S = Sapin ; PG= Pin gris ; MB= Modérément bon.

Tableau 2.2. Valeurs moyennes et écart type des caractéristiques des sites des jeunes forêts de seconde venue issus de la perturbation naturelle (feu) et de la perturbation anthropique (coupe totale ou CPRS) dans différents secteurs de la forêt boréale

Sites	Caractéristiques des sites											
	GJ 00-99 5 ans		VB11997 7 ans		LQ 1995-97 7-9ans		GJ 1991 14 ans		VB 1976-77 27-28ans			
Issus des peuplements	Coupes	Feux	Coupes	Feux	Coupes	Feux	Coupes	Feux	Coupes	Feux	Coupes	Feux
DHP des arbres (> 5 cm)	7,8(3,73)	9,7(3,1)**	7,9(2,1)	7,8(1,8)	6,9(3,8)	(-)**	6,7(1,7)	10,2(3,3)**	5,8(1,2)	6,5(1,7)	5,8(1,2)	6,5(1,7)
Hauteur des arbres (m)	5,2(2)	6,8(2,4)**	8,9(3,02)	7,9(2,4)*	7,98(2,3)	(-)**	3,6(0,8)	6,1(1,7)**	4,4(1,3)	3,91(1,3)*	4,4(1,3)	3,91(1,3)*
Distance des arbres/P	4,6(2,2)	5,76(0,8)*	5,83(2,9)	4,65(1,4)	6,15(3,2)	(-)**	2,5(1,1)	3,7(1,6)**	1,7(0,9)	2,2(1,4)	1,7(0,9)	2,2(1,4)
Densité des arbres (> 5 cm)/ha	128(49,7)	63(55)*	296(34,2)	264(42)*	230(35,2)	(-)**	425(203)	355(98)*	800(145)	11,1(92,6)**	800(145)	11,1(92,6)**
T.F. Canopée	2,98(8,8)	16,7(8,03)**	2,06(4,4)	4,3(5,6)**	2,24(5,4)	(-)**	9,5(11,3)	3,71(4,4)**	7,31(10,4)	2,67(4,9)**	7,31(10,4)	2,67(4,9)**
Épaisseur de l'humus (cm)	22,7(17,7)	17,1(11,4)**	27,4(11,2)	16,4(6,7)**	18,2(4,7)	12,9(6,8)**	20,3(19,1)	8,92(6,4)**	35,6(8,2)	23,09(4,06)**	35,6(8,2)	23,09(4,06)**

Nota :*, P < 0,05 ; **, P < 0,01 indique une différence significative entre les traitements (Kruskal-Wallis). Moyenne calculée pour 100 points de mesure pour chaque site.
T.F. = Taux de fermeture de la canopée.

Tableau 2. 3. Dimension du tapis lichénique et fréquence d'occurrence des *Cladonia* et *Cladonia* dans les sites d'étude.

Sites	GJ 00-99		VB 1997		LQ 1995-97		GJ 1991		VB 1996-77	
	Coupes	Feux	Coupe	Feux	Coupes	Feux	Coupes	Feux	Coupes	Feux
Perturbation	0,02(0,1)	0,003(0,01)**	0,4(3,8)	0,014(0,4)**	0,9(0,9)	0,07(0,13)*	0,09(0,6)	0,01(0,002)	3,1(6,7)	3,9(9,1)
D.T.Lichénique (m ²)	19(0,39)	40(0,49)**	14(0,35)	58(0,5)**	16(0,34)	48(0,49)**	50(0,5)	97(0,17)**	41(0,49)	32(0,46)
F.O. <i>Cladonia</i>	42(0,49)	41(0,49)	34(0,47)	62(0,48)**	32(0,46)	62(0,46)**	54(0,5)	99(0,1)**	67(0,47)	58(0,49)

Note : *, P < 0,05 ; **, P < 0,01 indique une différence significative entre les traitements (Kruskal-Wallis). Moyenne calculée pour 100 points de mesure pour chaque site. D. T. = dimension du tapis; F.O. = Fréquence d'occurrence.

2.9 Figures

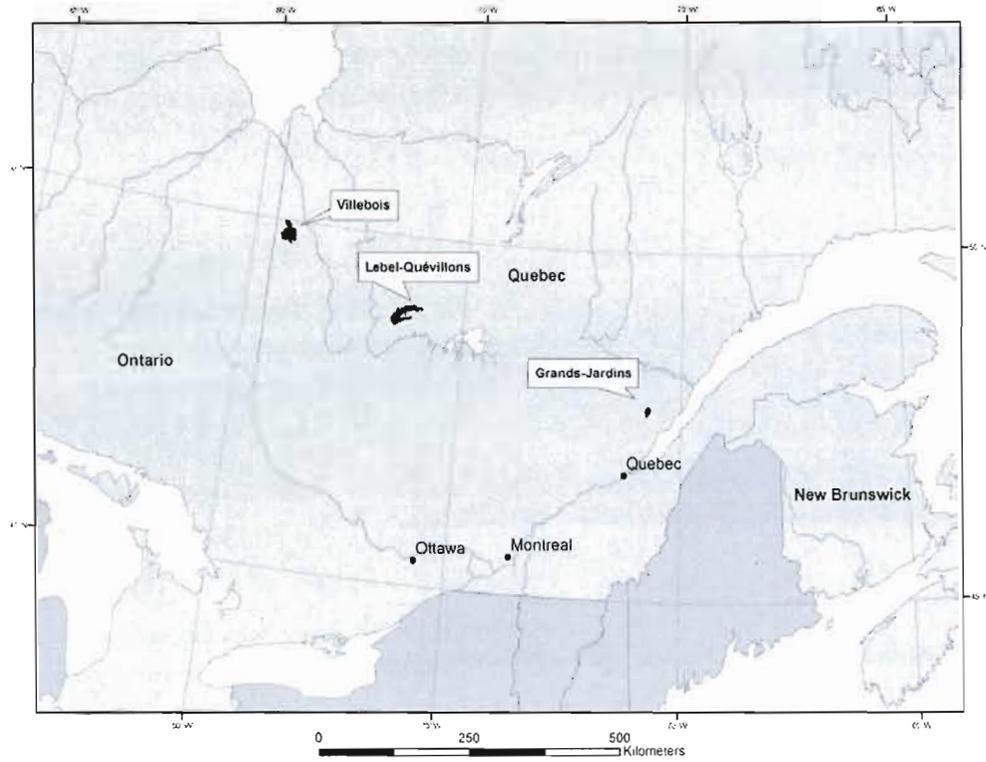


Figure 2.1. Localisation des sites de l'étude

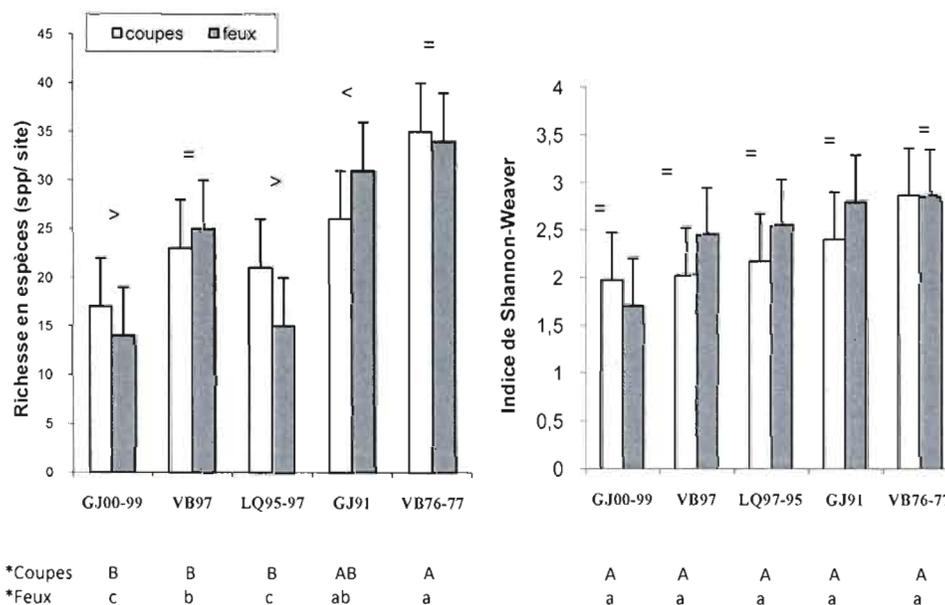


Figure 2.2 Richesse en espèces et diversité (Indice de Shannon-Weaver) des lichens terricoles (Valeur moyenne + erreur standard). Les signes indiquent la tendance et la différence significative entre les deux perturbations de la même classe d'âge. Les lettres différentes indiquent qu'il y a une différence significative entre les classes d'âges. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD). Sur l'axe des abscisses secteur d'étude et années des traitements. GJ= parc des grands jardins, LQ= Lebel-sur-Quévillon; VB= Villebois.

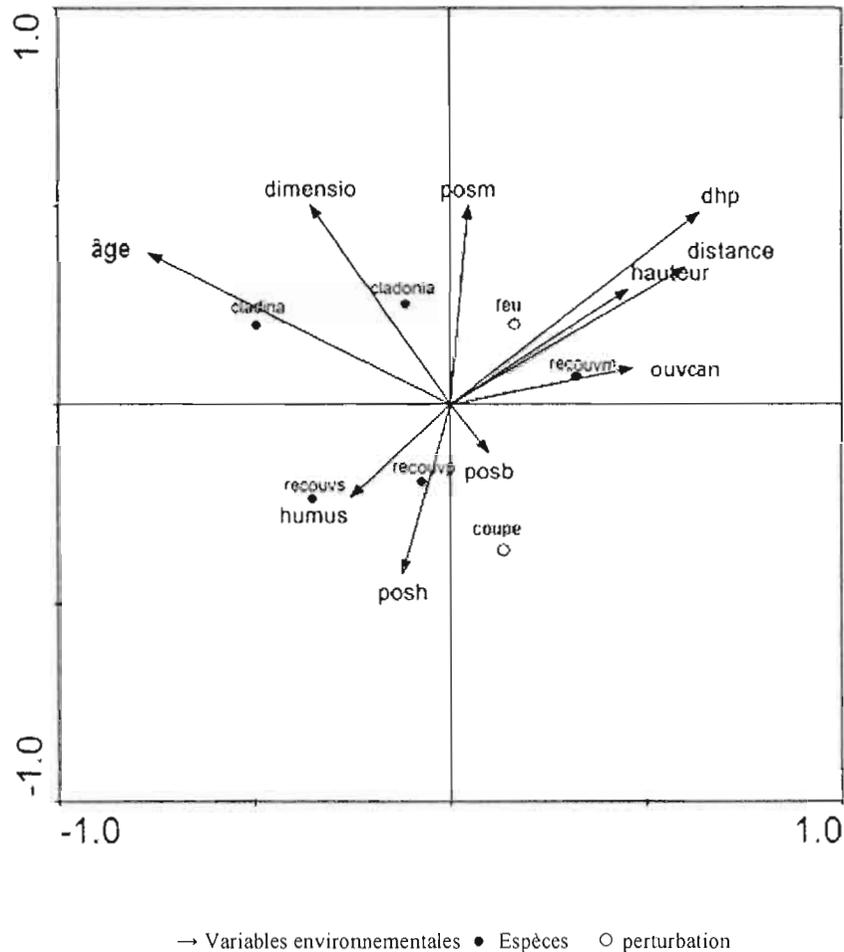


Figure 2.3. Analyse canonique de redondance du pourcentage de recouvrement du sol par les plantes vasculaires selon la nature de la perturbation coupe et feu, le temps depuis la perturbation et les conditions forestières (sols et couvert forestier). Le pourcentage de recouvrement des espèces: *Cladina*; *Cladonia*; recouvs. = pourcentage de recouvrement de *Sphagnum*; recouvp.= pourcentage de recouvrement de *Pleurozium*; recouvm.= pourcentage de recouvrement de *Polytrichum* ainsi que les variables explicatives, la microtopographie des lieux posm., posb., posh. (L'emplacement du point par rapport au sol dans un rayon de 1,7 m) m= moyen, b= bas, h= haut), présentés comme des variables continues avec Vecteurs. Humus = épaisseur de l'humus; densio= taux d'ouverture du toit forestier; distance = distance des arbres du point de prélèvement; dhp= diamètre des arbres à hauteur de poitrine (dhp > 5 cm); hauteur = hauteur des arbres.

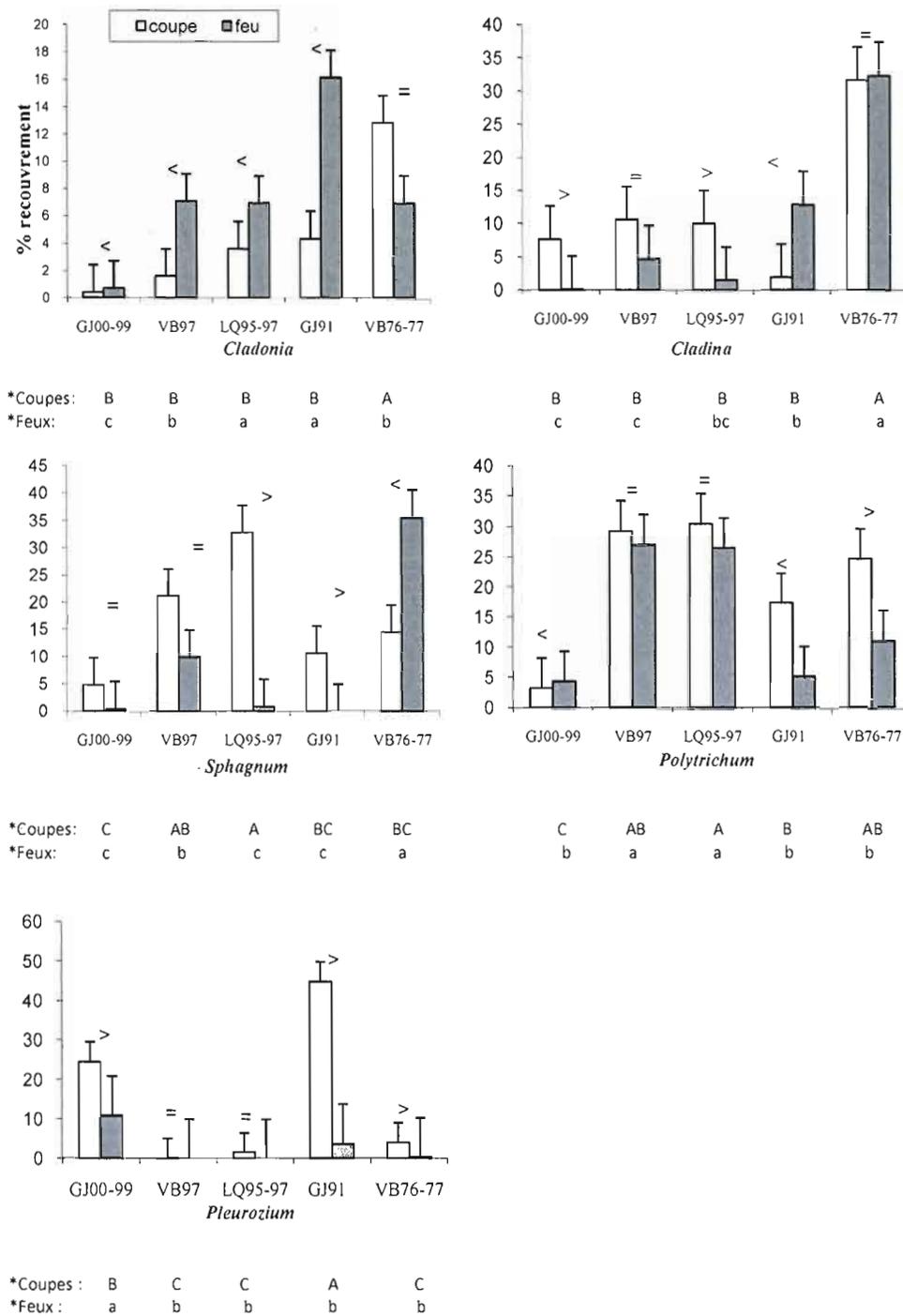


Figure 2.4. Pourcentage de recouvrement (Valeur moyenne + erreur standard) des espèces dans chaque microplacette par site et en fonction du temps depuis la perturbation dans les sites. Les signes sur les barres indiquent la tendance et la différence significative entre les traitements (feu vs. coupe). Les lettres différentes indiquent qu'il y a une différence significative entre les classes d'âges. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD). Sur l'axe des abscisses secteur d'étude et années des traitements. GJ= parc des grands jardins ; LQ= Lebel-sur-Quévillon , VB= Villebois.

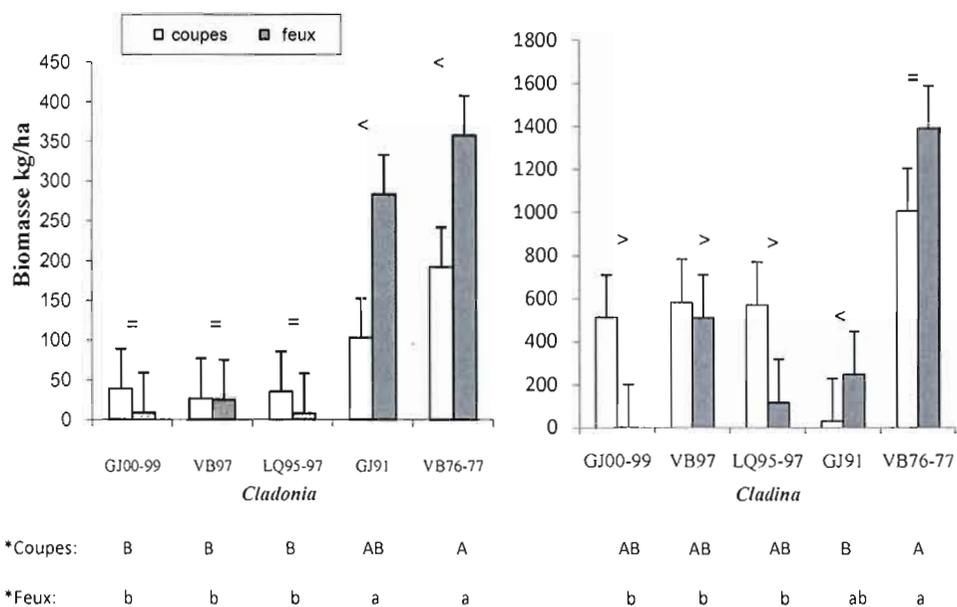


Figure 2. 5. Biomasse des *Cladonia* et *Cladina* en kg /ha dans les sites étudiés. (Valeur moyenne + erreur standard). Les signes sur les barres indiquent la tendance et la différence significative entre les traitements (feu vs. coupe). Les lettres différentes indiquent qu'il y a une différence significative entre les classes d'âges. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD). Sur l'axe des abscisses secteur d'étude et années des traitements. GJ= parc des grands jardins ; LQ= Lebel-sur-Quévillon ; VB= Villebois.

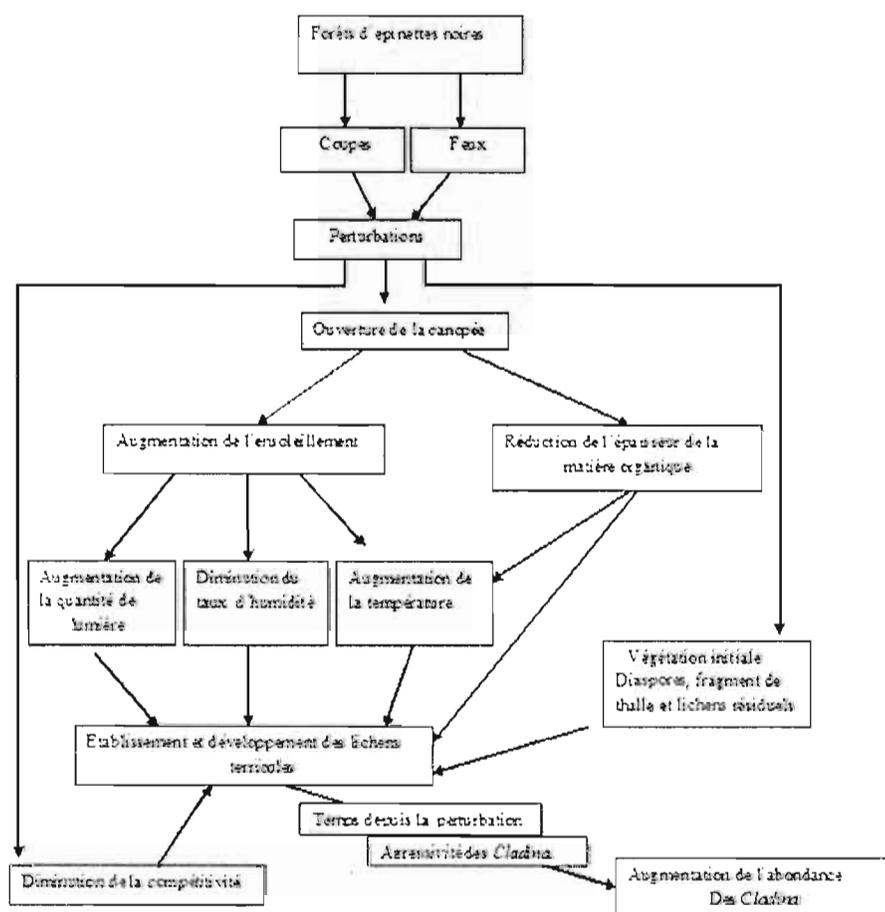


Figure 2.6. Facteurs contrôlant l'établissement des lichens terricoles et l'abondance des *Cladonia* après perturbation dans la pessière noire à mousses du Québec

2.10 Annexe

Annexe : Fréquence (%) des espèces lichéniques terricoles relevées dans les sites et indiquant une préférence (indice de prédominance supérieur ou égal à 0,50) pour un traitement.

Année de la perturbation	GJ00-99		LQ95-97		VB97		GJ91		VB76-77	
Perturbation	C	F	C	F	C	F	C	F	C	F
<i>Cladina arbuscula</i> (Wallr.) Flot.	16	0*	17,3	0*	12	0*	1,3	0*	14,6	0*
<i>Cladina mitis</i> (Sandst) Hustish	0	1,3*	0	2,1*	0	2,3*	0	2,6*	5,3	19,1*
<i>Cladina rangiferina</i> (L.) Nyl.	39,6	0,3*	32,6	0,9*	18	1,2*	22	23,3*	45,3	48,3
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo	18,2	0*	18,4	0*	15,2	1*	0,2	0	22,0	0*
<i>Cladina stygia</i> (Fr.) Ahti	14,1	0*	13,1	0*	16,8	0*	1,3	0*	2,8	0*
<i>Cladina bellidiflora</i> (Ach) Schaer	0	0	0,3	0,1	0	0	0	0,6	0,9	1,3
<i>Cladonia bacilliformis</i> (Nyl.) Glück	0	0	0,1	0	0	0	0	0,3	1,6	2,1
<i>Cladonia bacillaris</i> (Nyl.)	0	0	0	0,1	0	0	0	0,2	0,1	0,4
<i>Cladonia borealis</i> S. Stenroos	0	0	0	0,6	0	0,4	0	0,9	0,4	1,1
<i>Cladonia botrytes</i> (Hagen) Willd.	0	1,2*	0	3,2*	0	0	0,1	4,2*	0,7	3,6*
<i>Cladonia caespiticia</i> (Pers.) Flörke	0	0,3	0,1	0,5	0,1	1,5	0	0,5	0,2	0,3
<i>Cladonia cariosa</i> (Ach.) Sprengel	0,4	0,2	0,1	1,1	0,4	0,9	0,8	1,6	1,3	1,1
<i>Cladonia carneola</i> (Fr.) Fr.	1,2	0,9	1,1	1,1	2,4	3,2	2,1	3,7	2,0	2,9
<i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaerer	1,4	0*	2,0	0*	1,7	0*	3,4	2,3	2,2	2,1
<i>Cladonia cervicornis ssp. verticillata</i> (Hoffm.) Ahti	0	3,4*	0	3,5*	0	2,7	1,3	4,6*	1,6	1,9
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Sommerf.) Sprengel	0	0,2	0	0,1	0	0	0,8	2,1	0,2	0,2
<i>Cladonia coccifera</i> (L.) Willd.	0	0	0,1	0	1,4	0	0	0	0	0,1
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Sprengel	0,1	0,2	0	0,2	0,7	0	0,4	0,3	0,2	0,3
<i>Cladonia cornuta ssp. cornuta</i> (L.) Hoffm.	6,2	0*	7,3	0,4*	5,9	0,1*	6,3	2,5*	19,0	0,4*
<i>Cladonia crispata var. crispata</i> (Ach.) Flowtow	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0,4*	14,0	18,0
<i>Cladonia cristatella</i> Tuck.	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,2	0,1
<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.	0	0	0	0,1	0	0	0	0,1	2,9	1,1
<i>Cladonia digitata</i> (L.) Hoffm.	1,6	0*	3,1	0*	5,4	0*	2,1	1,1*	2,1	1,9
<i>Cladonia ecmocyna</i> Leight.	0	0	0,6	0	0	0,1	0	0	0	0,6
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	3,1	1,4*	2,9	1,0*	1,7	0,9	5,6	4,8	5,6	2,3*
<i>Cladonia foliacea</i> (Willd.) Schaer.	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0,2
<i>Cladonia gracilis ssp. turbinata</i> (Ach.) Ahti	0	1,3*	0,2	2,6*	1,5	1,4	0	12,0*	3,0	13,7*
<i>Cladonia multififormis</i> G. Merr.	0	0	0	0,3	0	0,1	0,4	0,8	2,4	2,9
<i>Cladonia ochrochlora</i> Flörke	4,0	3,6	5,4	4,9	7,8	1,3*	4,3	4,4	3,3	3,3
<i>Cladonia phyllophora</i> Hoffm.	0	0	1,2	0,7	3,4	0	0,3	0,7	0,9	1,6
<i>Cladonia pleurota</i> (Flörke) Schaerer	1,0	0	0,8	0	1,9	0	4,7	3,9	1,2	2,0
<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	0	0	0,1	0,3	0	0,1	0,8	0,2*	0,1	0,1
<i>Cladonia ramulosa</i> (With.) Laundon	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cladonia rei</i> Schaerer	0,3	0	0	0	0	0	0	0,1	1,2	2,3
<i>Cladonia scabriuscula</i> (Delise) Nyl.	0	0	0	0	0	0	0	0	4,1	3,9
<i>Cladonia squamosa</i> (Scop) Hoffm	0	0	1,3	2,1	1,2	3,1	2,9	2,6	3,1	2,9
<i>Cladonia sulphurina</i> (Michaux) Fr.	4,5	3,1	8,9	9,1	7,6	0,1*	14,2	14,5	18,4	22,0
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) F. H. Wigg.	1,2	1,8	1,9	2,1	1,7	1,1	1,8	2,2	2,3	1,9
Nombre d'espèces	17	14*	23	25	21	15*	26	31*	35	34

CHAPITRE 3

EFFETS DES COUPES FORESTIÈRES SUR L'ABONDANCE ET LA
CROISSANCE DE TROIS ESPÈCES DE *CLADINA* EN PESSIÈRE À
MOUSSES DE L'OUEST DU QUÉBEC

3.1 Résumé

L'abondance et la croissance des *Cladina* après perturbation anthropique sont peu connues. Nous avons émis l'hypothèse que l'abondance et les taux de croissance des *Cladina* pourraient être tributaires des conditions environnementales créées par le type et l'intensité de la coupe. Nous avons mesuré l'abondance des lichens de trois espèces du genre *Cladina* et testé expérimentalement sur le terrain l'effet des coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) et des coupes partielles sur la croissance de *Cladina stellaris*, *Cladina mitis* et *Cladina rangiferina*. La croissance a été mesurée durant deux saisons dans trois sites d'étude localisés au nord-ouest du Québec (Muskuchii, Fénélon et Maicasagi). Une analyse plus spécifique des taux de croissance en fonction des conditions microclimatiques pendant une saison de croissance a été menée dans le secteur de Fénélon. Le taux de croissance relatif le plus élevé pour les trois espèces a été observé dans le secteur de Muskuchii, secteur où le drainage du sol était le meilleur. Les taux de croissance des trois espèces dans les trois sites variaient entre les espèces et entre les sites. Cependant, la variation la plus significative a été observée entre les traitements. La croissance des lichens était optimale dans les blocs de coupes partielles suivies des CPRS tandis qu'une perte de biomasse a été observée chez un grand nombre de thalles dans les blocs témoins de forêts matures non récoltées. La croissance dans les forêts témoins était apparemment limitée par la faible luminosité, une basse température et un taux d'humidité très élevé. Les résultats de cette étude indiquent que les coupes partielles seraient davantage susceptibles d'assurer le maintien (abondance relative plus élevée) des *Cladina* que ne le peuvent les actuels parterres de CPRS. De plus, en offrant de meilleures conditions de croissance aux lichens terricoles, les coupes partielles pourraient contribuer à conserver une ressource alimentaire importante pour le caribou forestier (*Rangifer tarandus*) tout en préservant des conditions forestières qui se rapprochent des forêts âgées, un habitat important pour cette espèce.

Mots-clés : forêt d'épinettes noires, coupe partielle, *Cladina*, abondance, Croissance.

3.2 Introduction

La croissance des lichens est un processus extrêmement long (Stevenson 1994; Cichowski 1996): ils croissent d'à peine quelques millimètres par année. En effet, plusieurs études ont montré que les taux moyens de croissance des *Cladina* varient entre 3,5 et 6,0 mm/année (Ahti 1959; Scotter 1963, 1964; Pegau 1968; Ouzilleau et Payette 1975; Helle et al 1983; Dunfort et al. 2006). Ce taux de croissance semble être du même ordre dans les régions climatiquement comparables (Scotter 1963; Pegau 1968; Kärenlampi 1970), mais peut cependant varier entre les espèces (Ouzilleau et Payette 1975). Des études récentes ont montré que le taux de croissance des *Cladina* est directement lié aux conditions microclimatiques, à la teneur en eau (WC) du thalle, et au taux de concentration de la chlorophylle (Dahlman et Palmqvist 2003; Gaio-Oliveiro et al. 2004). Ces variations du taux de croissance sont aussi associées aux variables globales telles que la structure végétale et la géologie (Ouzilleau et Payette 1975). Or, selon Rouse et Kershaw (1973) le facteur déterminant dans la croissance des lichens est l'humidité ambiante. En effet, les lichens sont des organismes poïkilohydriques, restreignant leur métabolisme et leur croissance, à des périodes où ils sont suffisamment hydratés et lorsque l'eau est disponible dans leur environnement immédiat (Armstrong 1974; Cooper et al. 2001; Hyvärinen et Crittenden 1998; Muir et al. 1997; Palmqvist et Sundberg 2000).

Certains travaux ont montré que la productivité du tapis lichénique se renforce par l'augmentation de son épaisseur et par la formation d'un thalle dense, en raison de la réduction du taux d'évaporation alors que les parties les plus basses peuvent fonctionner comme réservoirs d'eau (Gauslaa et Solhaug 1998; Helle et al. 1983; Kershaw et Rouse 1971a; Sveinbjörnsson 1987). Ainsi, les périodes de l'activité métabolique pourraient être prolongées et, par conséquent, les taux de croissance pourraient également s'accroître. Dans les environnements caractérisés par des conditions thermiques et hydriques variables, le taux de croissance des *Cladina* peut être interprété comme un indice de productivité (Kärenlampi 1970).

En forêt boréale nord-américaine, le tapis lichénique est constitué principalement par trois espèces dominantes : *Cladina stellaris*, *C. rangiferina* et *C. mitis*. Elles persistent pendant plusieurs décennies en l'absence de perturbations. Cependant, ces organismes sont extrêmement fragiles. Par exemple, en conditions sèches, le tapis de lichens est très vulnérable aux perturbations qui modifient la composition du parterre végétal (Boudreau et Payette 2004). Si les coupes d'hiver se sont avérées efficaces pour protéger les lichens terrestres (Coxson et Marsh 2001), ces derniers sont fortement affectés par les modifications du microclimat engendrées par les coupes, un éclaircissement accru et une plus grande exposition au gel, ainsi que des fluctuations de l'humidité et de la température peuvent provoquer un déclin rapide de l'abondance et de la croissance des lichens terricoles (Miege et al. 2000).

Les coupes peuvent réduire la densité de lichens, mais elles peuvent aussi modifier l'abondance relative de différentes espèces de lichens, et les différences dans les taux de croissance sont susceptibles d'être les principaux facteurs qui influent sur la résistance spécifique des espèces aux changements microclimatiques. Ainsi, au fil du temps, les changements environnementaux créés par les coupes totales peuvent avoir un effet secondaire sur la croissance et la productivité des *Cladina*. Pour atténuer les effets des coupes totales ou de CPRS, des propositions préconisant l'adoption de pratiques de coupes partielles, des coupes qui tentent de faire en sorte que certaines caractéristiques des vieilles forêts sont conservées, ont été faites dans le cadre de l'aménagement forestier durable (Bergeron et al. 1999, 2002, 2007; Franklin 1989; Peck et McCune 1997; Stevenson et Coxson 2003). Bien que les raisons évoquées pour proposer l'adoption de méthodes de récolte de remplacement soient fondées, nous disposons de peu d'informations sur les réactions des *Cladina* aux changements dans la structure de la canopée, et encore moins aux changements microclimatiques.

Comme la croissance est le paramètre clé impliqué dans la tolérance aux changements microclimatiques et à la productivité des lichens dans les sites

coupés, il est primordial de comprendre les impacts potentiels des pratiques d'exploitation sur la croissance des *Cladina* à la gamme existante de la variabilité des coupes au niveau de la structure de la canopée. La connaissance des taux de croissance de ces espèces est essentielle pour mesurer l'effet de la coupe sur ces organismes importants que sont les lichens. Cette étude a pour objectif de mesurer la capacité des *Cladina* à soutenir la croissance, dans des forêts qui se développent après des coupes partielles et CPRS.

Pour identifier les changements dans la croissance, nous avons opté pour une approche simple, soit une expérience basée sur l'amplitude des changements de la biomasse entre deux périodes de végétation. Les résultats ont permis d'évaluer si les peuplements aménagés par les coupes partielles possèdent les attributs de structure propre aux peuplements surmatures qui sont importants pour la préservation et la croissance des *Cladina*. Les objectifs spécifiques de cette étude sont de répondre aux questions suivantes; (1) dans quelle mesure les forêts issues de coupes partielles sont susceptibles d'assurer le maintien et la croissance des *Cladina*; (2) le taux de croissance varie-t-il entre les trois espèces de *Cladina*; (3) la croissance des *Cladina* est-elle meilleure dans les coupes partielles que dans les CPRS; (4) l'abondance et les taux de croissance des *Cladina* pourraient-ils être tributaires des conditions environnementales créées par le type et l'intensité de la coupe?

3.3 Matériel et méthodes

3.3.1 Zone d'étude

Les sites sont situés dans le domaine bioclimatique de la pessière noire (*Picea mariana*) à mousses (surtout *Pleurozium schreberi* (Brid. Mitt)) de l'ouest de la forêt boréale québécoise (Saucier et al. 1998). Ces sites se trouvent dans une région physiographique créée par les dépôts laissés par Lacs Barlow et Ojibway après leur extension maximale au cours de la glaciation du Wisconsin (Vincent et Hardy 1977). Certains sites sont caractérisés par un entourage très prononcé en raison des sols argileux mal drainés et des reliefs topographiques bas, mais

aussi en raison d'une longue période sans feu (Fenton et al. 2005). Ceux-ci sont généralement de grandes superficies et suffisamment sévères pour éliminer la majorité des arbres (Bergeron et al. 2002). Relativement court au 19^e siècle (135 ans), le cycle des feux s'est allongé et il est estimé à plus de 398 ans actuellement (Bergeron et al. 2004). Avec une température moyenne annuelle de 0,6° C et des précipitations totales moyennes annuelles de 889,9 mm (Environnement Canada, 2006) le climat est modérément humide et froid.

3.3.2 Méthodes

Cette étude fait partie d'un projet plus vaste qui a pour objectif de comparer l'impact des coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) et des coupes partielles sur le rendement et la biodiversité biologique de la flore et de la faune dans des peuplements purs ou mélangés d'épinette noire en Abitibi. Dans ce réseau de coupes partielles, chaque site se compose d'un bloc comprenant une forêt mature témoin non coupée, une CPRS (coupe avec protection de la régénération et des sols) et une coupe partielle. Trois sites ont été choisis pour cette étude, à partir des 12 sites du réseau de coupes partielles. Chaque site comportait trois blocs d'une superficie minimale de 25 ha. À l'intérieur de chaque bloc-traitement (coupe partielle, CPRS et témoin non coupé) un dispositif était constitué de 17 placettes de 11,28 m de rayon. Les trois sites sont dominés par des peuplements d'épinettes âgées d'environ 120 ans issus de feu, et présentent une différence dans la texture du sol ainsi que dans leur drainage. Les sites de Muskuchii sont caractérisés par un bon drainage, alors que celui-ci est modéré pour les sites de Maïcasagi et mauvais dans les sites de Fénélon (Tableau 3. 1).

Le parterre forestier était dominé par *Pleurozium schreberi* et *Sphagnum capillifolium*. On y trouve également des lichens tels que *C. rangiferina* et *C. stellaris*. La strate herbacée est dominée particulièrement par *Vaccinium* spp., *Trientalis borealis* et *Cornus canadensis*. Les sites ont été récoltés, pour Fénélon en 2004, Maïcasagi en 2001 et entre 1998 et 2000 pour Muskuchii, les niveaux

d'extraction des tiges en pourcentages de tiges prélevées (Tableau 3.2) varient entre les trois sites, de 45 à 85 %. Pour les CPRS les traitements étaient basés sur la récolte de toutes les tiges dont le diamètre était égal ou supérieur à 9,9 cm (diamètre à hauteur de poitrine). Pour mesurer la réponse des lichens aux traitements, nous avons noté la présence ou l'absence de chaque espèce de *Cladina* dans les quatre quadrats de 1 m² qui ont été mis en place à l'intérieur de chacune des 17 placettes dans les trois types de traitements (CPRS, CPPTM, et témoin). Les données sur la présence ou l'absence de lichens ont ensuite servi à comparer l'abondance (% de recouvrement) et la fréquence des trois espèces de *Cladina* dans les quadrats de 1m² de chaque traitement.

Pour évaluer la croissance des lichens en fonction de l'ouverture de la canopée et de l'intensité des coupes, nous avons récolté des thalles de *C. mitis*, *C. rangiferina* et *C. stellaris*, trois espèces qui se distinguent par leur écologie et notamment leur résistance à la sécheresse, que nous avons transplantés dans des parterres de CPRS, de coupes partielles ainsi que dans des sites témoins au printemps 2005. Comme il était difficile de récolter toutes les espèces de *Cladina* dans les sites d'étude, nous avons récolté les thalles de 15 cm de diamètre de chacune des trois espèces dans des endroits non éloignés (moins de 10 km) des sites. Les thalles ont été ramenés au laboratoire où ils ont été nettoyés et placés ensuite dans des paniers ronds de mêmes diamètres (fabriqués avec du filet de moustiquaire). Chaque panier contenait une espèce (10 paniers de chaque espèce par traitement), puis placés dans une chambre de croissance à 25° C et à une humidité de 40 % pendant 3 jours avant d'être pesés et transplantés dans les sites.

Afin de minimiser les effets de lisière sur la croissance, nous avons placé les paniers au milieu du tapis de lichens (on faisant un trou de la même dimension que le panier). Dans le cas où il n'y avait pas de lichens, nous transplantions autour du panier des lichens de la même espèce. Les spécimens ont été ramenés au laboratoire pour la première pesée à l'automne 2005 après avoir été nettoyés (toute partie ayant changé de couleur ou d'apparence visqueuse a été enlevée) seules les parties encore vivantes ont été pesées après avoir passé 3 jours dans des

conditions constantes de température et d'humidité. D'autres mesures de croissance ont été effectuées en utilisant les mêmes paniers au printemps, en été et en automne 2006. Les données de croissance obtenues nous ont permis de calculer le taux de croissance relatif (TCR) en ($\text{g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) selon la formule de Hunt (1990),

$$\text{TCR} = (\ln (W_2) - \ln (W_1)) / (t_2 - t_1),$$

W_2 et W_1 sont la biomasse finale et initiale, $t_2 - t_1$ est le nombre de jours entre les pesées (les taux de croissance relatifs ont été calculés pour la période du 18 juin 2005 (W_1) au 15 septembre 2006 (W_2)).

Pour évaluer si les variations de croissance chez les *Cladina* sont reliées à des changements microclimatiques, la réponse de la croissance aux gradients de la disponibilité de la lumière, de l'humidité et de la température a été abordée au moyen d'une série d'expériences, en installant sous le tapis de chacune des trois espèces de *Cladina* (*C. mitis*, *C. rangiferina* et *C. stellaris*) des sondes d'humidité, de température et sur le tapis de lichen une sonde de lumière, par espèce et par traitement dans le site de Fénelon. L'expérience a duré 112 jours (2688 h). Les sondes de mesures de température et de l'humidité avaient été programmées pour enregistrer la température et l'humidité à chaque heure pour un total 38131 mesures (pour l'ensemble des sondes). Pour la lumière le nombre total d'enregistrements sont de 86049 (pour l'ensemble des sondes) avec un enregistrement toutes les demi-heures.

3.3.3 Analyses statistiques

L'abondance (% de recouvrement de chacune des trois espèces par placette) et la fréquence (Nombre de fois où chaque espèce a été détectée par placette) des *Cladina* pour chaque traitement ont été comparées au moyen d'une analyse de variance multiple (Test de Tukey Kramer HSD). Ces comparaisons ont été effectuées en calculant la plus petite différence significative permettant de déterminer directement où se situent les différences entre les traitements à un seuil de probabilité $p < 0,05$.

La croissance relative de *C. stellaris*, *C. rangiferina* et *C. mitis* ont été comparés. Les valeurs moyennes du taux de croissance pour la période 18 juin 2005 au 15 septembre 2006 ont été calculées pour chaque traitement à l'intérieur de chaque site. Les valeurs moyennes de taux de croissance ont été soumises à une analyse de variance univariée ANOVA, afin de voir s'il y a une différence significative dans la croissance des *Cladina* entre les espèces, entre les traitements et entre les sites. Les espèces et le traitement ont été utilisés comme facteurs fixes, et les sites comme facteur aléatoire. Les effets principaux et l'interaction entre les espèces \times traitements (sites) ont été testés (test de comparaisons multiples de Tukey).

Afin de voir quels facteurs avaient le plus d'influence sur la croissance des *Cladina*, nous avons regroupé les données des 3 espèces (en raison de la faible taille de l'échantillon) pour ces ANOVAs et ainsi permettre la comparaison des traitements (T, CP et CPRS). La valeur critique de p était de 0,05 dans tous les tests. Les analyses ont été réalisées au moyen du logiciel CANOCO ver. 4 (Ter Braak et Smilauer 1998).

3.4 Résultats

3.4.1. Effet des traitements sur l'abondance et la fréquence des *Cladinas*

Dans les coupes partielles, les trois espèces de *Cladina* sont plus fréquentes comparativement aux CPRS. Le tableau 3.3 montre une meilleure conservation de la couverture des *Cladina* dans les coupes partielles. On y remarque aussi une augmentation de fréquence et une abondance plus élevée des trois espèces des *Cladina*. Par ailleurs, les valeurs d'abondance et de fréquence de ces espèces sont réduites dans les CPRS, particulièrement pour *C. rangiferina* dont l'abondance a doublé dans les coupes partielles et diminué de moitié dans les CPRS par rapport aux sites témoins.

3.4.2 Effet des traitements sur la croissance

La comparaison du taux de croissance relative ($\text{g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) de *C. mitis*, *C. rangiferina* et *C. stellaris* est présentée à la Figure 3. 1. L'analyse de variance a montré un effet significatif des sites, des traitements ainsi que l'interaction de ces deux facteurs sur le taux de croissance relatif des *Cladina*. Cependant, l'interaction entre les traitements et les espèces n'a montré aucun effet significatif (Tableau 3.4).

3.4.2.1 Différences entre les espèces

C. stellaris avait le meilleur taux de croissance dans les coupes partielles avec un taux de croissance relatif = $0,076 \text{ g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ suivi de *C. mitis* avec $0,069 \text{ g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ et *C. rangiferina* avec un taux de $0,064 \text{ g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ (Figure 3.1 (Muskuchii)). La différence du taux de croissance était significative entre ces trois espèces. Cependant, dans les sites de Fénélon les différences de taux de croissance n'étaient pas significatives entre *C. mitis* et *C. rangiferina*. Dans les sites de Maïcasagi aucune différence significative pour les trois espèces entre les traitements de CPRS et de coupes partielles n'a été observée. Un très fort taux de croissance négatif a été observée dans les sites témoins particulièrement, pour *C. mitis* puisque cette espèce a perdu plus de 6 % de son poids initial avec taux de décroissance relatif de $-0,077 \text{ g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$, suivie de *C. rangiferina* avec $-0,054 \text{ g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$, enfin l'espèce qui avait le moins diminué c'est *C. stellaris* avec une perte de $-0,0035 \text{ g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ (Figure 3.1).

3.4.2.2 Effets des traitements

Les taux de croissance relatifs des *Cladina* spp. sont similaires dans les CPRS et les coupes partielles, mais significativement différents entre celles-ci et le témoin (Figure 3.2). En effet les valeurs les plus fortes étant localisées dans les coupes partielles, on note un taux de croissance relatif plus élevé pour chaque espèce par rapport aux CPRS. Cependant, cette différence n'est pas significative. Dans les témoins *C. mitis* et *C. rangiferina* voient leur biomasse diminuer dans

tous les sites. Pour l'ensemble des traitements cette diminution varie pour *C. mitis* entre 0,076 et 0,021 g g⁻¹ jour⁻¹ et chez *C. rangiferina* entre 0,056 et 0,020 g g⁻¹ jour⁻¹. Cependant pour *C. stellaris* on remarque que même dans les témoins on observe un faible taux de croissance relatif avec une valeur de 0,021 g g⁻¹ jour⁻¹ dans les Muskuchii et 0,025 g g⁻¹ jour⁻¹ dans les sites de Maïcasagi. Un taux de croissance significativement plus bas a été observée pour *C. stellaris* dans le site témoin de Fénélon (- 0,0038 g g⁻¹ jour⁻¹) par rapport autres traitements avec une différence significative ($P < 0,05$). L'ensemble des résultats indique que le taux de croissance relatif moyen journalier est généralement élevé ou moyen dans les sites de coupes partielles et les CPRS mais très faible ou négatif dans les témoins.

3.4.2.3 Effets des sites

Le site de Muskuchii a enregistré le plus fort taux de croissance relatif particulièrement pour *C. stellaris* dans les coupes partielles (Figure 3. 3). Cette valeur n'est toutefois pas significativement différente avec les autres sites. Toutefois, dans les sites témoins on observe pour Muskuchii ainsi que pour Maïcasagi un faible taux de croissance relatif pour *C. stellaris*, avec une différence significative ($P < 0,01$) par rapport à Fénélon où on observe un taux de croissance relatif négatif (Figure 3. 3). Pour *C. rangiferina* aucun effet significatif entre les sites d'étude n'a été observé sur le taux de croissance relatif quelque soit le traitement. Cependant, *C. rangiferina* comme d'ailleurs *C. mitis* souffrent d'une diminution de croissance et ne montre aucune différence significative au sein des témoins entre les sites. Quelque soit le site ces deux espèces montrent une diminution plus ou moins élevée. Pour les autres traitements, *C. mitis* montre une différence significative dans les coupes partielles entre Muskuchii d'une part et Maïcasagi et Fénélon d'autre part ($P < 0,01$). Le même constat peut être fait dans les CPRS où la différence du taux de croissance est significative entre Muskuchii, Maïcasagi d'autre part et Fénélon d'autre part ($P < 0,01$).

3.4.3 Effet des conditions environnementales

Les résultats obtenus pour les trois variables mesurées dans le site de Fénélon montrent que le taux de croissance relatif pour les trois espèces de *Cladina* regroupées a culminé lorsque la température était entre 15 et 17 °C, la quantité du flux lumineux était supérieur à 1300 Lux et que le taux d'humidité était < à 75 %. Cependant, une perte de biomasse a été observée dans lorsque la température était inférieure à 13 °C, le flux lumineux à moins de 1000 lux et un taux d'humidité supérieur à 80 % des conditions qu'on observe particulièrement dans les blocs témoins (Figure 3.4).

3.5 Discussion

3.5.1 Réaction des espèces

Les taux de croissance des *Cladina* varient entre les espèces et les traitements. Nos résultats confirment ceux obtenus dans les études précédentes sur la croissance des *Cladina* (Kärenlampi 1970; Kärenlampi et al. 1975; Ouzilleau et Payette 1975; Herder et al. 2003), à savoir que les lichens sont des organismes à croissance lente. *C. stellaris* a montré le taux de croissance le plus élevé conformément à sa capacité à gagner une position dominante concurrentielle (Herder et al. 2003), suivie de *C. rangiferina* et de *C. mitis*. Le taux de croissance relatif moyen sensiblement plus élevé chez *C. stellaris* par rapport à *C. rangiferina* et *C. mitis*, est probablement attribuable à sa capacité à s'adapter aux conditions microclimatiques variées. En effet, *C. stellaris* est une espèce qui croît autant en milieu ouvert, semi-ouvert et abrité (Ouzilleau et Payette 1975). L'adoption d'une approche similaire à celle d'Herder et al. (2003), dans l'évaluation de la croissance des *Cladina*, nous a permis de constater que le taux de croissance relatif de *C. stellaris* dans notre étude est comparable à celui mesuré par ces derniers dans les forêts de pin Finlandaises. Toutefois, nous ne pouvons comparer nos résultats à ceux compilés pour diverses régions canadiennes, car l'estimation de la croissance de ces études est basée sur la méthode de croissance

linéaire (Scotter 1963; Kershaw et Rouse 1971b; et Ouzilleau et Payette 1975) ou encore sur la croissance des podétions (Boudreau et Payette 2004).

Par ailleurs, le plus fort taux de croissance mesuré chez *C. stellaris* est de $0,076 \text{ g g}^{-1} \text{ jour}$ indique qu'une certaine humidité était disponible dans les sites de coupes partielles et de CPRS, ce qui a permis de plus longues périodes de photosynthèse (Tableau 3. 4). On a également émis l'hypothèse que l'épaisseur et la densité du tapis de *C. stellaris* pourraient réduire l'évaporation de l'eau du sol à travers la couche de ce lichen, prolongeant les périodes humides actives (Kershaw et Rouse 1971 a, b). Le thalle de *C. stellaris* est à sa base plus épais et constitué de moins de branches qu'en sa portion supérieure. Cet accroissement du volume de la partie basale du thalle augmenterait ainsi sa résistance à la dessiccation (Gauslaa et Solhaug 1998). Cette hypothèse est appuyée par les travaux de Kershaw et Rouse (1971 a, b) qui avaient souligné qu'il y avait des différences dans la résistance des thalles des espèces de *Cladina* à la sécheresse.

Pour sa part *C. mitis* a montré les plus faibles taux de croissance pour la majorité des traitements, et ce, dans les sites de Fénélon. En effet, cette espèce ne se rencontre que dans des milieux ouverts (Ouzilleau et Payette 1975; Clayden et Bouchard 1983). Ce faible taux de croissance relatif de *C. mitis* par rapport à *C. stellaris* et *C. rangiferina* a aussi été observé dans les forêts finlandaises par Herder et al. (2003).

3.5.2 Effets des traitements

Les forêts témoins (non-coupées) ont montré un pourcentage de recouvrement des *Cladina* supérieur aux coupes partielles et aux CPRS. Néanmoins, dans les blocs de coupes partielles les *Cladina* spp sont plus fréquentes et plus abondantes comparativement aux CPRS (Tableau 3.3). La coupe partielle permet donc de garder plus de lichens des forêts initiales que les CPRS. Une récolte plus intensive de tiges telle que ce qu'on le voit dans les CPRS a eu un plus grand impact sur les lichens terricoles. En effet, le recouvrement de ces espèces était significativement plus faible que dans les coupes partielles. L'abondance et la

fréquence réduites des espèces de *Cladina* dans les CPRS suggèrent que ce traitement a un impact plus important sur les communautés des lichens terricoles, une perturbation accrue du sol dans les CPRS explique en partie cette faible abondance.

Toutefois, notre expérience sur la croissance de *C. stellaris*, *C. rangiferina* et *C. mitis* indiquent que ces espèces peuvent bien croître autant en milieu ouvert (CPRS) que semi-ouvert (coupes partielles). La coupe partielle permet une bonne croissance de ces espèces, en raison d'une protection accrue contre le vent qui pourrait avoir un impact sur la fragmentation des thalles, et l'évaporation de l'eau. L'effet des traitements sur la croissance des *Cladina* (Figure 3.2) a montré un taux de croissance élevé pour les trois espèces dans les coupes partielles. Ce taux n'était toutefois pas significativement différent de celui obtenu dans les CPRS. Néanmoins, le taux de croissance relatif des lichens dans les forêts témoins fermées était pour la plupart des espèces négatif dans les trois des sites. *C. stellaris*, montre un très faible taux de croissance relatif alors que *C. mitis* souffre d'une diminution de croissance, il en va de même pour *C. rangiferina*, mais à un moindre degré. Cette diminution pourrait s'expliquer par les conditions qui prévalent dans ces peuplements. Ainsi, dans ces peuplements avec une canopée fermée, une faible quantité de lumière arrive à ces espèces (< 890 lux) soit une différence significative avec les blocs des coupes partielles et des CPRS ($P < 0,0039$), une quantité plus faible en lumière que les exigences minimales pour ces espèces (> 1000 lux) (Dahlman et Palmqvist 2003).

Une canopée fermée a aussi un impact sur la baisse de température qui atteint 11,36 °C dans les témoins, soit une différence significative avec les blocs de coupes partielles et de CPRS ($P < 0,023$). Enfin, il faut associer à ces deux facteurs un taux d'humidité très élevé > 80 %, même si ce taux n'est pas significativement différent des autres traitements. Nos résultats suggèrent qu'un effet cumulatif de ces facteurs fait en sorte que dans les témoins nous avons enregistré la diminution de la productivité nette en raison du renforcement de la décomposition des parties les plus basses du thalle. Un effet qui normalement

s'observe lors du vieillissement du thalle (Sveinbjörnsson 1987), ou lors de l'augmentation de la charge respiratoire (Kytoviita et Crittenden 2002). Crittenden (1991) considère que ce phénomène peut tout aussi bien être lié à l'ombrage mutuel provoqué dans un tapis lichénique dense. Dans notre étude nous supposons que cet effet pourrait être dû principalement aux conditions microclimatiques associées à un drainage modéré ou mauvais respectivement dans les sites de Maïcasagi et de Fénélon (Figure 3.3). Dans les sites de Muskuchii où le drainage est bon, le taux de croissance relatif était le plus élevé pour la plupart des espèces. À notre connaissance, les implications du drainage sur la capacité de redémarrage de la croissance des lichens après une perturbation n'ont jamais été abordées.

Les valeurs significatives attribuées aux associations précisent que l'influence des sites est importante dans les secteurs d'étude, l'influence de la variable confirme, le fort taux de signification enregistré par le couple site x traitements $p < 0,0039$ et site x espèces $p = 0,0039$ souligne qu'ils agissent surtout de façon indirecte sur la croissance des *Cladina*. Grâce aux conditions de drainage, qui déterminent plus particulièrement la mise en place d'un substrat qui assure une meilleure croissance de *Cladina* spp (Tableau 3.1). Cependant, la combinaison traitement x espèces n'avait pas d'influence significative (Tableau 3.4).

3.6. Conclusion

Bien que dans les coupes partielles le couvert forestier a été partiellement conservé, cela n'a pas pour autant diminué les possibilités de croissance des *Cladina* dans ces environnements qui sont plus forestiers que les CPRS. Cette croissance n'est toutefois pas significativement supérieure à celle observée dans les CPRS. La conservation d'une couverture de lichens dans les forêts qui ont subi des coupes partielles et même l'augmentation de la fréquence et de l'abondance de certaines espèces de lichens terricoles suggèrent que les coupes partielles ont un effet intermédiaire sur les *Cladina* comparativement à ceux observés dans les blocs de CPRS et témoins. Les taux de croissance relatifs des *Cladina* dans les

différents secteurs indiquent que la coupe partielle avait créé de bonnes conditions pour la croissance de ces espèces.

Nos résultats montrent que les changements microclimatiques (tels que l'augmentation de la température, de la lumière et la diminution de l'humidité) associés aux changements de la structure forestière dans les coupes partielles ont un effet positif sur la croissance lichens terricoles (*Cladina*). À ces facteurs climatiques s'ajoutent des facteurs biotiques tels que la capacité intrinsèque de chaque espèce à s'adapter aux changements microclimatiques sans ignorer le type de substrat qui exerce aussi une certaine influence sur la croissance des lichens dans la mesure où celui-ci a un effet sur le drainage, et que le sol bien drainé offre un meilleur substrat pour la croissance des *Cladina*. Ainsi, la conservation et la meilleure croissance des *Cladina* dans les blocs de coupes partielles sont des constats particulièrement intéressants et suggèrent que les coupes partielles pourraient jouer un rôle crucial dans la conservation des *Cladina*.

3.7 Références

- Ahti, T. 1959. Studies on the caribou lichen stands of Newfoundland. *Annals of the Botanical Society Vanamo* 30: 1-44.
- Armstrong, R. A., 1974. Growth phases in the life of a lichen thallus. *New Phytologist* 73: 913-918.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., et Gauthier, S. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: Considération à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle* 75: 55-61.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B.D., and Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable forest management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., and Kafka, V. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85: 1916-1932.
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., and Lecomte, N. 2007. Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern Clay Belt. *The Forestry Chronicle* 83(3): 326-337
- Boudreau, S., and Payette, S. 2004. Growth performance of *Cladina stellaris* following caribou disturbance in subarctic Quebec. *Écoscience* 11: 347-355.
- Cichowski, D.B., 1996. Managing woodland caribou in West-central British Columbia. *Rangifer* 9: 119-126.
- Clayden, S., and Bouchard, A. 1983. Structure and dynamics of conifer-lichen stands on rocky outcrops South of lake Abitibi, Quebec. *Canadian Journal of Botany* 61: 850-871.
- Coxson, D.S., and Marsh, J. 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forest of northern interior British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 79: 1449-1464.

- Cooper, E. J., Smith, F. M., and Wookey, P. A. 2001. Increased rainfall ameliorates the negative effect of trampling on the growth of *Crittentenden*, P. D. (1991). Ecological significance of necromass production in mat-forming lichens. *Lichenologist* 23: 323-331.
- Crittenden P.D. 1991. Ecological significance of necromass production in mat-forming lichens. *Lichenologist* 23: 323-331.
- Dahlman, L., and Palmqvist, K. 2003. Growth in two foliose tripartite lichens, *Nephroma arcticum* and *Peltigera aphtosa*: Empirical modelling of external vs. internal factors. *Functional Ecology*, 17: 821-831.
- Dunford, J.S., McLoughlin, P.D., Dalerum, F., and Boutin, S. 2006. Lichen abundance in the peatlands of northern Alberta: Implications for boreal caribou. *Ecoscience* 4: 469-474.
- Environment Canada. 2006.
http://www.climat.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_e.html.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., and Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213: 151-159.
- Franklin, J.F. 1989. Toward a new forestry. American Forest Resource Council (November - December) 37- 44.
- Gaio-Oliveira, G., Dahlman, L., Maguas, C., and Palmqvist, K. 2004. Growth in relation to microclimatic conditions and physiological characteristics of four *Lobaria pulmonaria* populations in two contrasting habitats. *Ecography* 27: 13-28.
- Gauslaa, Y., and Solhaug, K.A. 1998. The significance of thallus size for the water economy of the cyanobacterial old-forest lichen *Degelia plumbea*. *Oecologia* 116: 76-84.
- Helle, T., Aspi, J., and Tarvainen, L. 1983. The growth rate of *Cladonia rangiferina* and *C. mitis* in relation to forest characteristics in northeastern Finland. *Rangifer*, 3: 2-5.
- Herder den, M., Kytöviita, M.M., and Niemelä, P. 2003. Growth of reindeer lichens and effects of reindeer grazing on ground cover vegetation in a Scots pine forest and a subarctic heathland in Finnish Lapland. *Ecography* 26: 3-12.

- Hyvärinen, M., and Crittenden, P. D. 1998. Growth of the cushion-forming lichen *Cladonia portentosa*, at nitrogen-polluted and unpolluted heathland sites. *Environmental and Experimental Botany* 40: 67-76.
- Kärenlampi, L. 1970. Morphological analysis of the growth and productivity of *Cladonia alpestris*. Report from the Kevo Subarctic Research Station 7: 33-39.
- Kärenlampi, L. 1971. Studies on the relative growth rate of some fruticose lichens. Report from the Kevo Subarctic Research Station 7: 33-39.
- Kärenlampi, L., Tammisola, J., and Hurme, H. 1975. Weight increase of some lichens as related to carbon dioxide increase and thallus moisture. *In* Wielgolaski, F. E. (Eds.), *Fennoscandian tundra ecosystems, 1. Plants and microorganisms*. Springer, pp. 135-137.
- Kershaw, K. A., and Rouse, W. R. 1971a. Studies on lichen dominated systems. I. The water relations of *Cladonia alpestris* in spruce-lichen woodland in northern Ontario. *Canadian Journal of Botany* 49: 1389-1399.
- Kershaw, K. A., and Rouse, W. R. 1971b. Studies on lichen dominated systems. II. The growth pattern of *Cladonia alpestris* and *Cladonia rangiferina*. *Canadian Journal of Botany* 49: 1401-1410.
- Kytoviita, M.M., and Crittenden, P. D. 2002. Seasonal variation in growth rate in *Stereocaulon paschale*. *Lichenologist* 34: 533-537.
- Lantin, É. Drapeau, P., Paré, M., and Bergeron Y. 2003. Preliminary assessment of Habitat characteristics of woodland caribou calving areas in Claybelt region of Quebec and Ontario, Canada. *Rangifer*, Special Issue 14: 247-254.
- Miege, D., Goward, T. Armelder, H. Waterhouse M., and Burgess, D. 2000. Impact of partial cutting on lichen diversity in lodgepole pine forests on Chilcotin plateau in British Columbia. B.C. Ministry of forests. Victoria. Pp 55
- Muir, P.S., Shirazi, A.B., and Patrie, J. 1997. Seasonal growth dynamics in the lichen *Lobaria pulmonaria*. *Bryologist* 100: 458-464.
- Ouzilleau, J., et Payette, S. 1975. Croissance de quelques lichens à caribou du genre *Cladonia* (sous-genre *Cladina*) en milieu subarctique, Nouveau-Québec. *Naturaliste Canadien* 102: 597-602.

- Palmqvist, K., and Sundberg, B., 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: relative impact of microclimate conditions and species specific traits. *Plant Cell Environ* 23: 1-14.
- Peck, J.E., and McCune, B. 1997. Remnant trees and canopy lichen communities in Western Oregon: a retrospective approach. *Ecological Applications* 74: 1181-1187.
- Pegau, R. E., 1968. Growth rates of important reindeer forage lichens on the Seward Peninsula Alaska *Arctic* 21: 225-259.
- Rouse, W. R., and Kershaw, K. A. 1973. Studies on lichen-dominated systems. VI. Interrelations of vegetation and soil moisture in the Hudson Bay Lowlands. *Canadian Journal of Botany* 51: 1309-1316.
- Saucier, J.P., Bergeron, J. F., Grondin, P., et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3ième version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des ressources naturelles du Québec. *L'Aubelle* 124: 1-12.
- Scotter, G.W. 1963. Growth rates of *Cladonia alpestris*, *C. mitis* and *C. rangiferina* in the Talston River region, N.W.T. *Canadian Journal of Botany*: 1199-1202.
- Scotter, G. W. 1964. Effects of forest fires on the winter range of barren-ground Caribou in Northern Saskatchewan. *Canadian Wildlife Service, Wildlife Management Bulletin, Series I, No. 18*, 111 p.
- Stevenson, S.K. 1994. Managing forests for caribou in Southern British Columbia, CPPA Woodland paper (October 1994) Pp 33-35.
- Stevenson, S.K., and Coxson, D.S. 2003. Litterfall, growth, and turnover of arboreal Lichens after partial cutting in an Engelmann spruce-subalpine fir forest in North-Central British Columbia. *Canadian Journal Forest Research* 33: 2306-2320.
- Sveinbjörnsson, B. 1987. Reindeer lichen productivity as a function of mat thickness. *Arctic Alpine Research* 19: 437-441.
- Ter Braak, C. J. F., and Smilauer, P. 1998. CANOCO Reference Manual and User's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). *Microcomputer Power* (Ithaca, NY USA) 352 p.

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

3.8 Tableaux

Tableau 3. 1. Caractéristiques des trois sites choisis dans le réseau des coupes partielles où la croissance des trois espèces de *Cladina* avait été expérimentée

Sites Traitement	Muskuchii			Fénélon			Matcasagi		
	Témoïn	Coupe partielle	CPRS	Témoïn	coupe partielle	CPRS	Témoïn	Coupe partielle	CPRS
Dépôt	Moraine interlobaire								
Drainage	Bon								
Épaisseur M.O.	18,07 ± 6,01	13,94 ± 4,35	10,98 ± 5,42	Till de Cochrane					
Surface terrière ((m2)	24,07 ± 9,62	6,63 ± 6,39	0,3 ± 0,78	42,32 ± 13,58	26,64 ± 9,02	28,57 ± 7,15	34,44 ± 6,33	29,56 ± 8,92	24,38 ± 7,43
Densité (N/ha)	1237 ± 528	486 ± 402	19 ± 43	16,72 ± 5,87	3,32 ± 3,98	0,49 ± 1,24	21,91 ± 9,56	9,93 ± 5,13	0,76 ± 1,41
Diamètre (mm)	129,23 ± 31,97	127,46 ± 2,5	-	1043 ± 344	218 ± 223	33 ± 84	1092 ± 443	525 ± 195	75 ± 150
Hauteur (m)	19,60 ± 1,91	15,94 ± 2,50	-	140,92 ± 25,98	129 ± 25,86	-	154,57 ± 15,73	149,66 ± 21,12	-
				16,04 ± 2,26	11,94 ± 5,03	-	19,55 ± 1,41	15,05 ± 2,11	-

M.O. = Matière organique, N/ha = nombre d'arbres par hectare.

Tableau 3. 2. Surface terrière avant et après la récolte des sites d'étude

Site	Arbres vivants							Chicot		
	Surface terrière avant récolte ² (m ² /ha) ³	Surface terrière après récolte ² (m ² /ha)	Pourcentage des tiges prélevé (%)	Nombre de tiges > 9 cm avant la récolte (#/ha)	Nombre de tiges > 9 cm après récolte (#/ha)	Pourcentages de tiges > 9 cm prélevés (%)	Surface terrière avant récolte ² (m ² /ha)	Surface terrière après récolte ² (m ² /ha)	Pourcentage des tiges prélevé (%)	
Muskuchii ¹	23,80	6,79	71,47	1084	482	55,54	-	-	-	
Muskuchii ¹	24,57	9,50	61,33	1119	632	43,52	-	-	-	
Muskuchii ¹	12,54	4,12	67,15	829	407	50,90	-	-	-	
Maicasagi ²	-	7,51	45,00	-	404	-	-	2,24	-	
Fénélon ²	22,66	3,47	84,69	971	224	76,97	3,47	3,07	11,53	

¹ Sites récoltés avec une CPPTM (coupe avec protection des petites tiges marchandes)

² Sites récoltés avec une CAMC (coupe adaptée avec maintien du couvert)

³ La surface terrière inclut toutes les tiges.

Tableau 3. 3. Fréquence et abondance des *Cladina* dans les trois traitements du réseau des coupes partielles

Lichens	Témoins		Coupe partielle		CPRS	
	Fréquence	Abondance	Fréquence	Abondance	Fréquence	Abondance
<i>Cladina mitis</i>	23	12,00±8,48 b	33	9,82±7,25 b	2	2,00 ±1,41 a
<i>Cladina rangiferina</i>	55	13,95±9,82 b	101	4,30±9,11 b	23	6,83±6,51 a
<i>Cladina stellaris</i>	22	12,59±7,76 b	42	10,05±7,76 b	2	1,50±0,71 a

* Les chiffres non connectés par la même lettre sont significativement différents. Fréquence absolue

Tableau 3. 4. Analyse de variance du taux de croissance relative des *Cladina* par traitement dans les différents sites.

	F	P
Site	16,0396	<0,0001
Traitement	42,1419	<0,0001
Site*traitement	3,9658	0,0039
Espèce	29,0082	<0,0001
Site*espèce	3,9716	0,0039
Traitement*espèce	1,9267	0,1067
Site*traitement*espèce	2,3096	0,0211

3.9 Figures

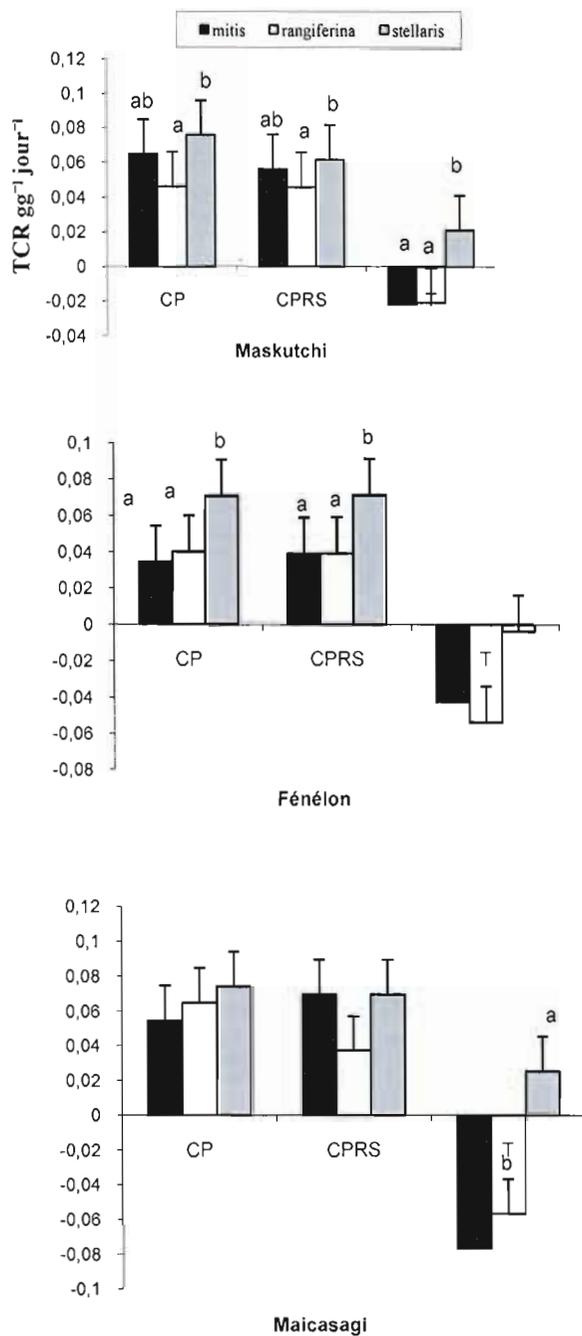


Figure 3. 1. Taux de croissance relatif des *Cladina* (valeur moyenne + erreur standart) par traitement et par site. Barres avec lettres différentes sont significativement différentes. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

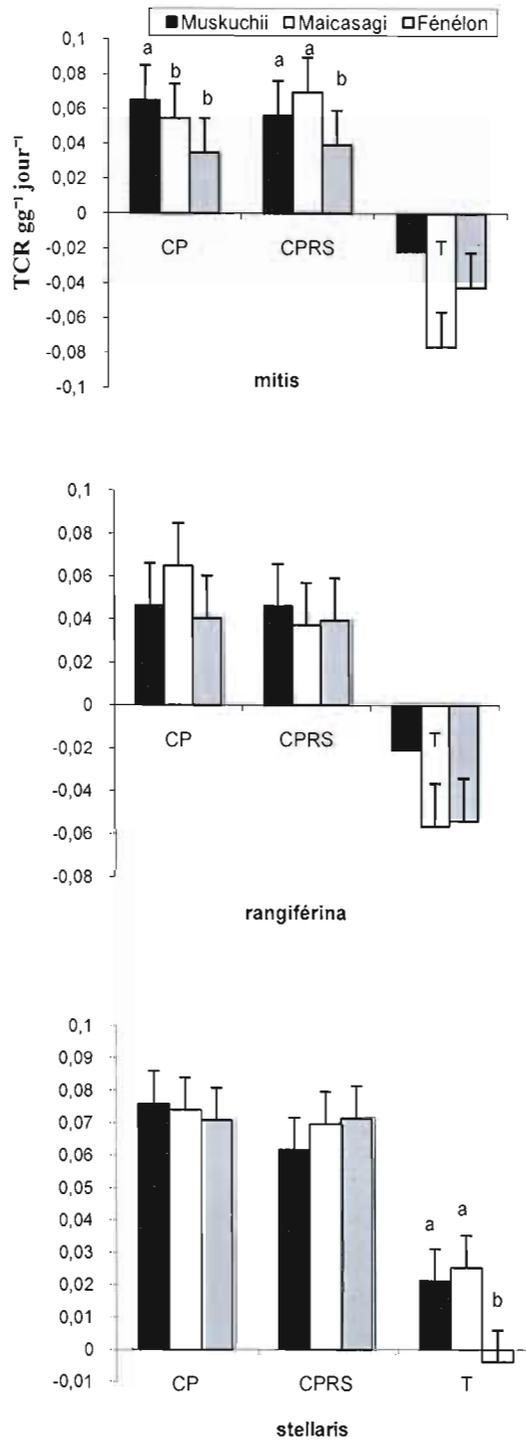


Figure 3.2. Effet des sites sur le taux de croissance relatif des *Cladina* (valeur moyenne + erreur standard) par traitement. Barres avec des lettres différentes sont significativement différentes. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

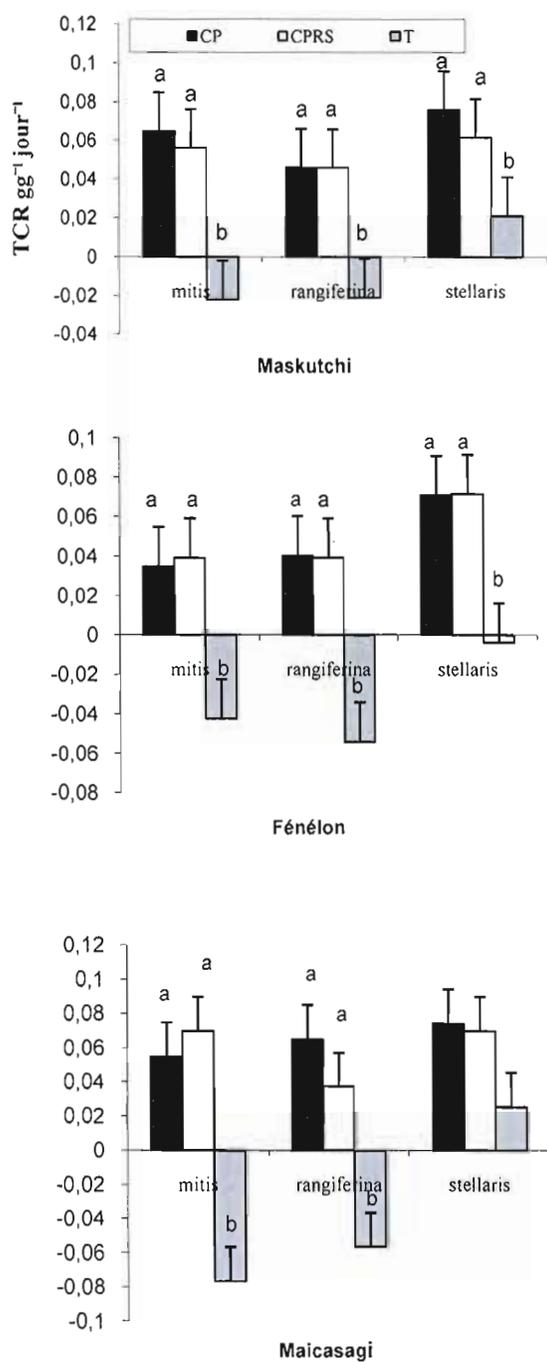


Figure 3. 3. Taux de croissance relatif des *Cladina* (valeur moyenne + erreur standard) par espèce et par site. Barres avec des lettres différentes sont significativement différentes $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

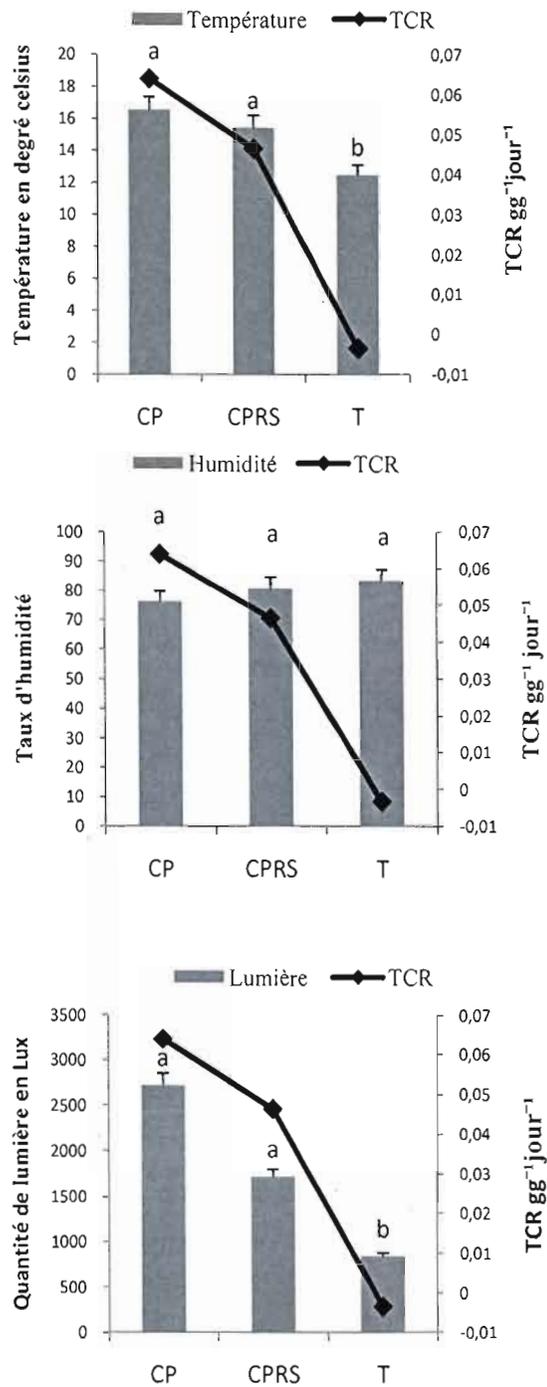


Figure 3.4. Effet de la température, humidité, lumière (valeur moyenne + erreur standard) sur le taux de croissance relatif des *Cladina* dans le site de Fénélon. Barres non connectées par la même lettre sont significativement différentes. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

Chapitre 4

**LES *CLADINA*, DES ESPÈCES INDICATRICES DE LA QUALITÉ DE
L'HABITAT DU CARIBOU FORESTIER DANS LES FORÊTS
D'ÉPINETTES NOIRES DE L'EST DU CANADA**

4.1 Résumé

L'aménagement par des CPRS de la forêt d'épinettes noires de la ceinture d'argile peu affecter la distribution et l'abondance des lichens terrestres notamment en protégeant la matière organique du sol. Cette protection peut devenir problématique étant donné la vulnérabilité de ces territoires au phénomène de paludification. Nous supposons que ces sites seront paludifiés plus rapidement que les sites issus feu et par conséquent affecter les *Cladina*. Les caribous des bois (*Rangifer tarandus*) qui occupent les vieilles forêts des pessières à mousses du Nord du Québec dépendent des lichens terrestres pour leur alimentation hivernale. En se basant sur une revue de littérature, et sur des travaux empiriques dans les forêts d'épinette noire qui ont comparé la réponse des *Cladina* aux perturbations naturelles à celle des pratiques sylvicoles usuelles (CPRS), ainsi que de pratiques expérimentales (coupes partielles), nous avons proposé des stratégies d'aménagement qui devraient permettre de mitiger les effets de la récolte de la matière ligneuse sur la disponibilité de l'habitat du caribou forestier. En aménageant les vieilles forêts paludifiées par des coupes totales suivies d'un brûlage dirigé, cela pourrait permettre d'éviter une accumulation excessive de la matière organique, créant les conditions favorables à l'établissement des lichens terricoles et de *Pleurozium schreberi* au détriment des sphaignes. Pour les forêts peu ou pas paludifiées, les coupes partielles sont davantage susceptibles d'assurer le maintien (abondance relative plus élevée) des *Cladina* que ne le peuvent les actuels parterres de CPRS. De plus, en offrant de meilleures conditions de croissance aux lichens terricoles, les coupes partielles pourraient contribuer à conserver une ressource alimentaire importante pour le caribou forestier (*Rangifer tarandus*) tout en préservant des conditions forestières qui se rapprochent des forêts âgées, un habitat important pour cette espèce. Nous suggérons aussi de prioriser la protection des peuplements âgés afin de maintenir la biodiversité.

Mots clés : Épinette noire, ceinture d'argile, paludification, lichens terricoles, CPRS, coupes partielles, brûlage dirigé.

4.2 Importance des *Cladina* pour le caribou forestier en pessière à mousses

Dans les pessières noires à mousses du Québec, les lichens terrestres (*Cladina* spp.) se rencontrent principalement dans les jeunes forêts < 50 ans ainsi, que dans les forêts âgées (> 150 ans) d'épinettes noires. Ces espèces dominent la végétation basse sur les sols bien drainés, alors que les mousses gagnent en importance en situation de drainage déficient (Payette et al. 1989; Fenton et al. 2005; Fenton et Bergeron 2008). Les *Cladina* constituent un élément important du régime alimentaire du caribou forestier (*Rangifer tarandus*) (Cumming 1992), qui fréquente, notamment en hiver, les forêts âgées d'épinettes noires. Le caribou forestier évite les milieux perturbés (Courtois et al. 2003 a) tels que les coupes forestières et les brûlis récents, en raison entre autres des risques de prédation qui y sont plus élevés, mais également parce que les lichens sont détruits par des opérations forestières ou par le feu (Cichowski 1996; Saperstein 1996). De façon générale, les caribous forestiers évitent les coupes, car elles favorisent la régénération des feuillus, ce qui favorise la venue de l'orignal et de ce fait, des prédateurs du caribou tels que le loup gris et l'ours noir (Bergerud 1985, 1988, 1996; Seip 1991; Crête et Manseau 1996; Racey et al. 1997; Stuart-Smith et al. 1997; Crête 1999).

Dans les forêts d'épinettes noires de la ceinture d'argile du Québec, la coupe forestière et les incendies forestiers constituent des sources importantes de perturbations de l'habitat du caribou, même si une partie des lichens terrestres persistent dans les coupes (Webb 1998; Coxson et Marsh 2001). Néanmoins, l'ouverture de ces milieux et les risques de prédation accrus (Cumming 1992), n'en font pas de bons habitats pour les caribous. De plus, l'aménagement forestier actuel impose des révolutions qui sont plus courtes que le cycle des feux (Gauthier et al. 1996; Bergeron et al. 2001, 2004), qui réduit la superficie des forêts âgées, uniformise les classes d'âge et rajeunit sans cesse la forêt (Rowe et Scotter 1973; Bergeron et al. 1999; Burton et al. 1999; Bergeron et al. 2002; Gauthier et al. 2008). Ces conditions font en sorte que l'habitat du caribou a régressé considérablement. Ce déclin est

vraisemblablement lié à l'expansion nordique de l'aménagement forestier qui crée des milieux qui ne répondent pas adéquatement à ses besoins (Courtois et al. 2003 b; Schaefer 2003). Au Québec, le caribou forestier occupe principalement les domaines de la pessière à lichens et de la pessière à mousses (Crête et al. 1990). Son aire de répartition dans l'est du Canada a considérablement régressé au courant du dernier siècle (Bergerud 1974; Martin 1980; Courtois et al. 2003 b; Schaefer 2003).

Récemment, des inventaires ont confirmé l'état précaire des hardes de caribou forestier dans la forêt boréale québécoise et leur déclin au cours des dernières décennies (Courtois et al. 2003 a). Les principaux facteurs proposés pour expliquer ce déclin des populations de caribous sont la perte d'habitats et la prédation. Ainsi, en vertu de la Loi sur les espèces en péril, le caribou forestier est protégé en tant qu'espèce menacée depuis mai 2003 au Canada, et en 2005 il a reçu au Québec le statut d'espèce vulnérable en vertu de la Loi sur les espèces menacées ou vulnérables du Québec. Pour que les populations de caribous forestiers soient maintenues en forêt boréale d'épinettes noires au Québec, il apparaît primordial de développer des stratégies d'aménagement forestier qui réduisent les écarts entre nos pratiques et les exigences d'habitat de cette espèce. Une approche d'aménagement écosystémique pour la forêt boréale a récemment été proposée (Gauthier et al. 2008). Cette approche est fondée sur plus d'une dizaine d'années de travaux de recherche sur la compréhension des régimes de perturbations naturelles sur la dynamique forestière (Bergeron 1991; Bergeron et al. 2001, 2004) et l'utilisation de ces connaissances dans l'élaboration des pratiques et stratégies d'aménagement forestier (Gauthier et al. 1996; Bergeron et Harvey 1997; Bergeron et al. 1999, 2002, 2007). Un principe clé de l'approche écosystémique consiste à rapprocher l'aménagement forestier aux régimes naturels de perturbations auxquels les organismes se sont adaptés en réduisant les écarts entre nos pratiques et les perturbations naturelles.

L'enjeu majeur en matière de maintien de la biodiversité en pessière à mousses de la forêt boréale consiste à maintenir une proportion élevée de forêts dont

la structure et la composition correspondent aux peuplements âgés (Bergeron et al. 2002, 2007). Cet objectif pourrait être atteint en augmentant la période de rotation comme Harris (1984) ainsi que Seymour et Hunter (1999) l'ont proposé pour d'autres écosystèmes. En forêt boréale, Bergeron et al. (1999, 2002, 2007) proposent plutôt de diversifier les pratiques de récolte notamment en introduisant les coupes partielles et les coupes de sélection pour maintenir des couverts forestiers offrant des conditions forestières qui s'apparentent aux forêts âgées.

Pour le maintien des lichens dans les mosaïques forestières, étendre l'âge de rotation peut être favorable pour certaines espèces, telles que les lichens épiphytes, qui ont besoin de temps pour la colonisation et la croissance (Esseen et Renhorn 1996; Boudreault et al. 2002). Cependant pour les lichens terricoles, particulièrement ceux du genre *Cladina*, qui représentent pour le caribou forestier un apport alimentaire important en hiver (Cichowski 1993; Terry et Wood 1999), cette approche est partiellement appropriée, car ces espèces sont naturellement prédominantes dans de jeunes forêts de moins de 50 ans et dans les vieux peuplements supérieurs à 150 ans de la pessière noire à mousses (Sirois et Payette 1989; Thomas et al 1996; Dunford et al. 2006). De plus, la composition spécifique et la structure des communautés de lichens terricoles sont grandement déterminées par des conditions microclimatiques et édaphiques; les lichens terricoles étant particulièrement abondants dans les milieux xériques (Lechowicz et Adams 1974; Carroll et Bliss 1982; Van Haluwyn et Lerond 1993; Sulyma et Coxson 2001). Dans les forêts âgées de la ceinture d'argile où la paludification est extrême (Fenton et al. 2005; Lecomte et Bergeron 2005), les résultats de notre étude sur les facteurs contrôlant l'abondance et la biomasse des lichens terricoles dans une chronoséquence post-incendie ont montré que la biomasse des *Cladina* est très faible (Figure 4. 1) en raison de l'accroissement des sphaignes qui crée une barrière à l'établissement des autres espèces de lichens et bryophytes terricoles (Boudreault et al. 2002).

Par ailleurs, la répartition spatiale des types de forêts associés à un recouvrement élevé de lichens terricoles représente un autre facteur à prendre en considération pour le maintien du caribou forestier. Ces derniers vont notamment en période hivernale utiliser des massifs de forêts riches en lichens terricoles (Courtois et al. 2007, 2008). Quelles stratégies d'aménagement peuvent être mises en œuvre pour assurer le maintien d'un habitat d'hiver du caribou forestier riche en lichens terricoles dans les forêts d'épinettes noires? La diversification des traitements sylvicoles à l'échelle du peuplement à travers une approche qui tient compte des régimes de perturbations naturelles et de l'âge de rotation maximale est-elle une façon d'atteindre cet objectif (Bergeron et al. 1999)? La gestion des ressources forestières doit suivre et considérer de nouveaux indicateurs qui répondent à la fois aux changements spécifiques du couvert forestier des peuplements d'épinettes noires et aux effets cumulatifs de ces pratiques forestières sur la diversité biologique à l'échelle des paysages (Drapeau et al. 2009). Les *Cladina* pourraient constituer l'un des groupes d'espèces susceptibles de remplir adéquatement cette fonction d'indicateurs de l'état de l'habitat alimentaire du caribou forestier.

Dans ce chapitre, nous exposons des stratégies de conservation des lichens (*Cladina*), une ressource alimentaire critique pour le maintien du caribou forestier dans la forêt boréale d'épinettes noires de l'est du Canada. Plus spécifiquement, nous déterminerons dans quelle mesure des pratiques adaptées permettraient: 1- le retour rapide des lichens dans les coupes totales; 2- le maintien et la croissance des *Cladina* dans les forêts soumises aux coupes partielles; 3- le maintien des blocs de forêts qui ont une valeur alimentaire élevée pour le caribou forestier dans ces écosystèmes.

4.3 Les perturbations anthropiques : effets sur les *Cladina* et le caribou forestier

En forêt boréale, l'aménagement forestier est devenu dans plusieurs régions le principal facteur de perturbation (Schroeder and Perera 2002; Perron 2003; Drapeau et al. 2009). La méthode de coupe la plus pratiquée est la coupe avec protection de la

régénération et des sols (CPRS). Ce traitement sylvicole a été développé pour protéger la régénération préétablie et réduire la perturbation des sols, de façon à moins endommager les sites (Groot 1996). Les CPRS, souvent effectuées au cours de l'hiver en pessière noire à mousses, perturbent peu le sol, ce qui élimine complètement la canopée et dégage partiellement les autres strates de végétation des peuplements récoltés, tels que les tapis de *Cladina*. Plusieurs études ont montré qu'une partie des lichens terrestres (parfois la totalité dans le cas des coupes d'hiver (Coxson et Marsh 2001)), persistent dans les coupes (Webb 1998; Coxson et Marsh 2001). En effet, les résultats préliminaires de notre projet de recherche sur la dynamique d'établissement des lichens terricoles ont montré que l'intensité des coupes a un effet sur le taux de recouvrement et la biomasse des *Cladina* (Figure 4.2). Les CPRS ont montré un taux de recouvrement et une biomasse de *Cladina* significativement plus élevée que les coupes totales et les sites scarifiés.

Ces lichens sont importants dans l'alimentation du caribou forestier (Cumming 1992). Toutefois, le caribou tire-t-il profit de ces lichens résiduels dans les coupes? Courtois et al. (2005, 2007) ont montré que le caribou forestier évite les zones coupées pour se réfugier dans les blocs de protection qui avaient été laissés à cette fin et quitte donc les zones récemment aménagées. Pour Chubs et al. (1993); Cumming et Hyer (1998); Dyer et al. (2001), cet évitement est soutenu par le dérangement occasionné par la coupe forestière et le transport du bois qui amène les caribous à s'éloigner des sites de coupe et des routes. Oksanen (1992) avait constaté que le caribou ne réintègre plus ces sites, alors que les ressources alimentaires ne sont pas limitatives, présageant ainsi, que les caribous devaient choisir des habitats qui diminuent les risques de prédation. Ainsi, les coupes récentes ont une valeur limitée pour l'alimentation du caribou forestier, il faut quelques décennies avant qu'une aire de coupe ne redevienne un habitat alimentaire adéquat pour cette espèce (Racey et al. 1996).

Des études récentes considèrent l'exploitation forestière comme la principale cause de modification de l'habitat qui influence négativement le caribou forestier (*Rangifer tarandus*) en forêt boréale (Briand et al. 2009). Pourtant, ce mode de récolte du bois a longtemps été justifié par l'idée que son impact est similaire à ceux des grands feux de forêt (Bergeron et al. 2001; Harper et al. 2002). En effet, si l'aménagement forestier peut montrer des similarités avec les feux auxquels sont bien adaptés les lichens terricoles, et en particulier les *Cladina* (Morneau et Payette 1989; Riverin et Gagnon 1996; Payette et al. 2000; Coxson et Marsh 2001), il existe d'importantes différences entre ces deux types de perturbations quant aux mosaïques forestières qui en résultent. De plus, l'aménagement forestier équienne conduit à une raréfaction des forêts âgées (Bergeron et al. 2002; Drapeau 2009) considérées comme un habitat important pour le caribou forestier en pessière noire à mousses (Bergerud et al. 1990; Courtois et al. 2007). Ces pratiques sylvicoles sont de plus en plus remises en question, notamment dans la zone de la ceinture d'argile (Clay belt) du nord-ouest du Québec et du nord-est de l'Ontario (Bergeron et al. 2007).

D'un point de vue de la structure au sol des peuplements, les résultats préliminaires de notre recherche, sur la dynamique d'établissement des lichens terricoles après perturbation coupes et feu, montrent que les forêts récoltées en protégeant les sols et la régénération (CPRS) sont caractérisées par une couche de matière organique significativement plus épaisse que celle des sites brûlés (Figure 4.3), ce qui favorise la croissance après coupe des sphaignes (*Sphagnum fuscum*, *S. capillifolium*) au détriment des mousses hypnacées (*Pleurozium schreberi*), ce qui a pour effet de favoriser et d'accélérer la conversion d'un peuplement forestier en une tourbière boisée (Simard et al. 2007), où les *Cladina* se raréfient ou disparaissent complètement du parterre forestier. En effet, dans ces sites humides, les lichens peuvent être déplacés par les mousses en réponse à la fermeture du couvert forestier (Foster 1985). Ces conditions indiquent que le système d'exploitation actuel qui protège les sols et la régénération (CPRS) est inadapté aux

forêts de la ceinture d'argile, car il protège la couche de matière organique et préserve les sols froids et humides (Lecomte et Bergeron 2005), des caractéristiques de substrat défavorables à l'établissement et à la croissance des lichens terricoles. En plus, cette couche de matière organique semble persister plusieurs décennies après la perturbation, et l'accumulation excessive de matière organique du sol peut parfois conduire à la formation des tourbières, un processus appelé paludification (Payette et Rochefort 2001). Nous prévoyons que l'aménagement actuel par CPRS peut altérer les trajectoires des successions des lichens terricoles par rapport à ce qu'on pourrait s'attendre à retrouver sous un régime de perturbations naturelles. Ainsi, on peut s'attendre à ce que l'abondance et la biomasse des *Cladina* des sites qui ont résulté de l'exploitation forestière soient différentes des valeurs trouvées dans les sites issus de feux quand ces peuplements atteignent leur maturité.

L'utilisation généralisée de pratiques de récolte en CPRS, qui part de l'intention de protéger la matière organique du sol de la forêt au cours des opérations forestières, peut donc devenir problématique quant aux trajectoires successionales des forêts dans des secteurs tels que la ceinture d'argile étant donné la vulnérabilité de ces territoires au phénomène de paludification (Bergeron et al. 2007). Dans les peuplements récoltés, ayant une épaisse couche de matière organique, une faible perturbation du sol (par opposition au feu) accompagnée de la remontée de la nappe phréatique crée des conditions favorables à la paludification (Simard et al. 2007). Nous pouvons supposer que ces sites seront paludifiés plus rapidement que les sites issus feu et par conséquent affecter les *Cladina*. La pratique généralisée de la CPRS pourrait donc exercer une influence déterminante sur le temps de retour des lichens terricoles et leur abondance si, à moyen terme, la matrice forestière se paludifie. Dans ces territoires aménagés, favoriser le retour des lichens terricoles et préserver l'habitat du caribou forestier à moyen terme et à long terme requiert une modification des caractéristiques du sol en réduisant l'épaisseur de la matière organique. .

4.4 La scarification: peut-elle éviter un retour vers la paludification?

Afin de diminuer les différences dans la sévérité des perturbations sur les sols brûlés et récoltés entre les forêts, des techniques de préparation de terrain agressives dans les peuplements récoltés qui sont déjà paludifiés pourraient être développées non seulement pour rétablir la productivité forestière (Fenton et al. 2005; Lecomte et al. 2005) mais également pour favoriser un retour plus soutenu des lichens terricoles de façon à générer de meilleures conditions d'habitats alimentaires pour le caribou forestier. Par exemple, la scarification des sites après la coupe totale serait susceptible de diminuer l'épaisseur de la matière organique et d'atténuer les différences entre les peuplements brûlés et les peuplements exploités (Roberts 2007).

Les modifications observées dans la structure des peuplements forestiers suite à des activités de coupes totales font en sorte que celles-ci initient également la régénération des écosystèmes forestiers. Celles-ci perturbent et modifient à divers degrés les caractéristiques physiques et chimiques du sol forestier selon la texture et le drainage, ainsi que selon la méthode de récolte, le type de machinerie utilisé et les activités sylvicoles effectuées suite à la récolte (Plamondon et al. 1980; Keenan et Kimmins 1993; Brais et al. 1995; Harvey et al. 1995; Reich et al. 2001). Suite aux coupes totales, le remaniement de la matière organique et du sol minéral ainsi que la hausse des températures au sol entraînent une augmentation de l'activité biologique du sol qui conduit à une hausse des taux de décomposition de la matière organique et du recyclage des éléments nutritifs (Keenan et Kimmins 1993).

Plusieurs études suggèrent qu'une perturbation plus intense des sols est essentielle pour le maintien de la fertilité des sols par les effets directs (augmentation de la température du sol), mais aussi par des effets indirects sur la composition et la dynamique de la colonisation des plantes sur le site (Nguyen-Xuan et al. 2000; Yamasaki et al. 1998). La préparation du site permet de réduire la couverture de mousses et de sphagnes et réduit ainsi l'épaisseur de la couche organique. De plus,

cette préparation peut influencer l'humidité et la température du sol, le taux de décomposition de la matière organique, la disponibilité des nutriments, ainsi que la couverture de la végétation en compétition (Prévost 1992; Prévost et al. 1997; McLaughlin et al. 2000; Alcazar et al. 2002; Prévost et Dumais 2003). Les sites scarifiés montrent donc des changements importants dans la composition de leur flore (Nguyen-Xuan et al. 2000), et permettent la création de microsites surélevés qui améliorent le drainage local et l'aération du sol, tout en contrôlant la végétation concurrente (Prévost 1992). Toutefois, contrairement au feu, l'exposition du sol minéral, comme il a été trouvé sur la ceinture d'argile, n'est pas toujours positive (Hébert et al. 2006), car il crée des monceaux, mais également des dépressions humides (figure 4.4). Ces caractéristiques des sites ne conviennent pas comme substrats aux lichens terricoles et en particulier pour les *Cladina* du moins à court terme. En plus, les petites dépressions peuvent aussi remettre en régénération les sphaignes et les autres mousses (Banner et Shaw 2001; Asada et al. 2004), qui sont susceptible avec le temps d'entraîner une augmentation de la probabilité de la succession régressive (paludification précoce des sites) par rapport aux communautés issues des feux de forêt (Boudreault et al. 2002; Wardle et al. 2004).

4.5 Le brûlage dirigé, outil de gestion de l'habitat des *Cladina* et du caribou

Le brûlage dirigé est la technique de préparation la plus proche qui émule les feux naturels, en particulier dans les écosystèmes forestiers de pin gris et d'épinette noire (OMRN, 1997). Une coupe totale suivie d'un brûlage est susceptible d'être la meilleure option de gestion, car le feu consomme plus la matière organique, ce qui augmente la disponibilité des nutriments, ainsi que la promotion de plusieurs espèces pyrophiles (Rees et Juday 2002) comme les lichens terricoles. De plus, Lecomte et al. (2006) ont montré que des feux d'intensité élevée réduisent l'accumulation de matière organique et augmentent la productivité des arbres. Ainsi, en utilisant un brûlage dirigé après une coupe totale, cela pourrait permettre d'éviter une accumulation excessive de la matière organique, créant les conditions favorables à l'établissement

des lichens terricoles et de *Pleurozium schreberi* au détriment des sphaignes (Lavoie et al. 2007).

Des expériences de brûlage dirigé dans la ceinture d'argile sont rares (McRae et al. 2001). Dans la plupart des cas, des études expérimentales du brûlage dirigé examinent les effets à court terme, à savoir, l'effet sur le taux de germination, suppression ou réduction de la concurrence (Lavoie et al. 2005). Toutefois, la recherche devrait davantage se concentrer sur les effets à long terme du brûlage dirigé, car cette méthode de préparation des sites est celle qui se rapproche le plus des incendies de forêt. Cette technique semble être une option qui devrait être davantage utilisée en forêt boréale, particulièrement dans la ceinture d'argile, où une grande superficie de la forêt est susceptible à la paludification. Selon Zoltai et al. (1998) la position de la nappe phréatique par rapport à la surface est d'une grande importance lorsqu'il faut évaluer la sensibilité des tourbières au feu, afin de tenir compte de l'intensité des incendies. D'après Lavoie et al. (2005), trois types de feux de tourbe peuvent être distingués en fonction de la quantité de matière organique brûlée: 1) feux de tourbe de surface, 2) profonds et 3) peu profonds. Les feux de tourbe profonde, qui peuvent brûler la tourbe sous-jacente, sont très rares et nécessitent des conditions très sèches (Lavoie et al. 2005). Ainsi, la plupart des tourbières sont soumises à des feux de surface avec seulement une mince couche de tourbe qui devrait être consommée par les feux. Comme la sphaigne repousse à partir des restes (Kuhry 1994; Charman 2002), les feux en surface de tourbe ne peuvent que ralentir la paludification et ne peut influencer le développement de *Sphagnum* à long terme (Lavoie et al. 2005) ce qui affectera la qualité du substrat des lichens terricoles et en particulier des *Cladina*.

Ainsi, afin d'améliorer l'efficacité des brûlages dirigés, Lavoie et al. (2005) suggèrent que dans les situations où paludification est à un stade avancé, le brûlage dirigé doit être testé en combinaison avec le drainage des sites. En effet, les incendies

qui permettent de brûler profondément la tourbe ont surtout été observés après des années très sèches ou après drainage (Zoltai et al. 1998). Pour réduire le niveau de la nappe phréatique, en particulier en période de sécheresse sévère, le drainage pourrait ainsi augmenter la sévérité du feu et de ce fait une exposition du sol minéral qui fournira un substrat idéal pour la recolonisation des sites par les espèces telle que *Cladonia spp* (Kershaw 1977). Cette technique contribuerait à l'installation ou au renouvellement du tapis de *Cladina*, au maintien de cette ressource (Klein 1982; Schaefer et Pruitt 1991; Coxson et Marsh 2001), ce qui pourrait avoir un effet important sur la distribution spatiale des habitats d'alimentation du caribou forestier qui a toujours évolué dans un environnement modelé par les grands feux de forêt de forte sévérité (Bergerud et al. 1984; Courtois et al. 2002).

4.6 Effets des coupes partielles et sélectives sur les *Cladina*

Récemment, les coupes partielles et sélectives ont été suggérées pour recréer la diversité des structures de forêts anciennes (Harvey et Brais 2002), et sont mises en œuvre comme moyen de limiter les dommages à la couverture du sol, afin de réduire les effets sur les espèces du parterre forestier. Parmi ces espèces se trouvent les lichens terricoles qui peuvent être limités à différents microhabitats (Boudreault et al. 2002). En pratique, cela renvoie à proposer que les territoires soient aménagés d'une manière à recréer une mosaïque forestière qui s'apparente à la distribution des classes d'âges créée par les feux (Bergeron et al. 1999) et de refléter la dynamique des peuplements anciens (Harvey et Brais 2002; Gauthier et al. 2004). Ainsi, l'utilisation étendue de la coupe partielle dans les forêts contribuera à maintenir un couvert forestier fermé plus important que ne le puisse un plan général d'aménagement axé sur l'utilisation unique de la CPRS (Drapeau et al. 2001).

Des études récentes ont montré que les coupes partielles par rapport aux CPRS, perturbent moins le sol, retirent moins de l'étage supérieur et, par conséquent ont eu moins d'impact sur le parterre forestier, ce qui suggère que les coupes partielles peuvent conserver les caractéristiques des forêts anciennes (Roberts 2007). Fenton et al. 2008, dans une étude récente ont observé une conservation d'une couverture de lichens dans les forêts qui ont subi des coupes partielles et même l'augmentation de la fréquence et de l'abondance de certaines espèces telle *Cladina rangiferina*. Les résultats des expériences que nous avons effectués dans le réseau des coupes partielles pendant deux saisons de croissance (2005 et 2006), sur la quantification de la croissance de trois espèces de *Cladina* montrent que les coupes partielles seraient davantage susceptibles, non seulement d'assurer le maintien des *Cladina*, mais aussi leur croissance (Figure 4.5) et que les sites avec une faible épaisseur de matière organique montreraient un meilleur taux de croissance. Ces constats particulièrement intéressants suggèrent que les coupes partielles pourraient jouer un rôle crucial dans la conservation du caribou forestier (*Rangifer tarandus*), en conservant mieux le tapis de *Cladina* que ne le font les coupes CPRS et en offrant au caribou une protection accrue en raison d'une meilleure continuité du couvert forestier qui est propice à réduire les risques de prédation (Cumming 1992). En effet, ces milieux contribueront au maintien de la continuité du couvert forestier sur des blocs de grande superficie, favorables aux caribous, leur permettant d'éviter les prédateurs (Bergerud et Page 1987). Nous croyons que pareilles pratiques constituent un élément important d'une stratégie visant à minimiser les effets négatifs des pratiques courantes d'aménagement de la forêt boréale sur le caribou forestier.

Ainsi, si nous voulons maintenir des forêts qui ressemblent aux vieilles forêts d'épinettes noires, les efforts devraient être axés sur l'utilisation plus importante de la coupe partielle comme traitement sylvicole, car la principale perte de vieux peuplements se traduit inévitablement par la perte d'un habitat important pour le caribou forestier (Bergerud 1996; Stuart-Smith et al. 1997). Toutefois, ce type de

traitement est-il suffisant pour préserver la diversité et l'abondance des lichens terricoles dans les différents stades de succession ainsi que l'habitat du caribou? C'est le cas, particulièrement dans les forêts matures et âgées d'épinettes noires où l'abondance des *Cladina* est très faible (Boudreault et al. 2002). Par conséquent, nous devrions aussi intégrer des recommandations à plus petite échelle, pour ouvrir la voute forestière au moyen d'éclaircies dans ces forêts plus fermées, pour assurer le développement des lichens terricoles. Toutefois, il est important de savoir qu'à l'intérieur des sites extrêmement paludifiés, comme l'ont montré les résultats préliminaires de notre étude sur les facteurs contrôlant l'abondance, la diversité et la biomasse des lichens terricoles dans une chronoséquence post-incendie que la biomasse des *Cladina* est très faible (Figure 4. 1) et que de tels traitements ne permettront pas d'augmenter la biomasse des *Cladina*. En plus des études récentes (Fenton et Bergeron 2007; Fenton et al. 2008) montrent que si les sphaignes héliophiles sont déjà présentes les coupes partielles favorisent leur croissance et accélèrent ainsi la paludification successionale. En conséquence, des coupes partielles et sélectives devraient être limitées à des sites de production ayant des pentes ou des dépôts qui ne sont pas trop enclins à la paludification. Pour les sites où la paludification est un problème, il serait préférable d'opter pour une coupe totale suivie d'un brûlage dirigé, une méthode qui créera et préservera à long terme un retour des lichens dans des forêts plus productives qui offrent de meilleures conditions d'habitat au caribou forestier.

4.7 Maintien des forêts âgées : un enjeu majeur pour le caribou forestier

En pessière à mousses de la ceinture d'argile du Québec, les forêts âgées (> 100 ans) représentent environ 40 % des forêts naturellement perturbées (Bergeron et al. 2001). Dans ces forêts le temps et le développement structurel sont des processus clés dans la transition vers les vieilles forêts (Harper et al. 2005). C'est aussi un facteur crucial dans le développement du tapis des *Cladina*, car ces espèces dépendent d'attributs structuraux (Coxson et Marsh 2001) qui créent des conditions

microclimatiques présentes uniquement dans certains stades de succession. L'importance de ces forêts réside dans leur contribution à l'ouverture de la canopée (Harper et al. 2002) qui exerce une influence directe sur la biodiversité (Drapeau et al. 2003) et sur l'abondance des *Cladina*, et par conséquent sur l'habitat du caribou. En effet, le caribou forestier fréquente les territoires où le cycle des feux est long (Courtois et al. 2001), là où les peuplements ont développé une structure inéquienne (Gauthier et al. 2001).

Pour les lichens terricoles tels que les *Cladina*, leur association aux vieilles forêts est avant tout fonction de la complexité de la structure de la forêt, notamment en ce qui a trait à l'ouverture de la canopée et à la présence de substrat idéal à la colonisation par ces espèces plutôt qu'à la continuité du couvert forestier. Boudreault et al. (2002, 2009), ont montré que les *Cladina* et les lichens terricoles en général sont moins dépendants de la continuité de la forêt que ne le sont les lichens épiphytes. Ainsi, le temps n'agit qu'indirectement sur l'abondance et la distribution des espèces de *Cladina* dans la mesure où la complexité de la structure de la forêt s'accroît avec l'âge de la forêt. Cela dit, l'importance de conserver des vieilles forêts a été soulignée par Kneeshaw et Gauthier (2003) afin de servir comme sites de contrôle et de sécurité pour surveiller l'efficacité des stratégies de récolte et la conservation de la biodiversité. Pour le caribou forestier, le maintien de massif où dominant des vieilles forêts intactes s'avère primordial pour assurer des conditions d'habitat riches en ressources alimentaires, notamment en période hivernale où les demandes énergétiques sont élevées (Johnson 2000). C'est pour cela qu'il a été proposé que les stratégies d'aménagement forestier devraient être orientées vers la protection de massifs forestiers interconnectés afin de permettre aux caribous de s'éloigner des humains et des prédateurs et leur permettre de maintenir des patrons d'utilisation de l'espace adéquats (Courtois et al. 2004). À l'échelle du peuplement, l'aménagement forestier devrait se concentrer sur la protection de sites ayant une biomasse élevée de lichens terrestres (Briand et al. 2009). Cependant, dans les vieilles forêts le maintien

de l'intégrité écologique des lichens terricoles du genre *Cladina* et de l'habitat du caribou forestier de la zone de la pessière à mousses ne pourrait pas être assuré par la conservation des vieilles forêts paludifiées. Le maintien des populations de *Cladina* requiert un substrat plus sec c'est-à-dire des forêts ouvertes bien drainées. Ainsi pour diminuer les impacts sur l'industrie forestière, les coupes pourraient être concentrées dans les aires moins utilisées par le caribou comme les peuplements paludifiés ce qui permettra de régénérer, à moyen terme, de nouveaux blocs d'habitats favorables à cette espèce (Racey et al. 1997).

4.8 Conclusion

Notre recherche a montré qu'une approche d'aménagement fondée sur la connaissance des régimes naturels de perturbations permet de générer des conditions adéquates au maintien et à la croissance des *Cladina*, et par ricochet d'offrir des meilleures conditions d'habitat pour l'alimentation du caribou forestier. Notre interprétation est non seulement basée sur une revue de littérature, mais également sur des travaux empiriques dans les forêts d'épinette noire qui ont comparé la réponse des *Cladina* aux perturbations naturelles à celle des pratiques sylvicoles usuelles (CPRS), ainsi que de pratiques expérimentales (coupes partielles) préconisées par l'approche écosystémique en forêt boréale (Gauthier et al. 2008). La qualité de l'habitat base son évaluation sur des paramètres descriptifs de l'habitat tels que l'abondance des *Cladina*, l'ouverture de la canopée et l'épaisseur de la matière organique. Appliquée dans le contexte de l'aménagement forestier, elle devrait permettre de mitiger les effets de la récolte de la matière ligneuse sur la disponibilité de l'habitat du caribou forestier. Enfin, comme pour tout autre indicateur biologique, l'efficacité de la conservation des *Cladina* pour maintenir le caribou forestier dans les territoires aménagés dans la gestion durable devrait être directement évaluée par le biais de suivis démographiques du caribou forestier dans les forêts d'épinettes noires de la ceinture d'argile.

4.9 Références

- Alcazar, J., Rothwell, R.L., and Woodard, P.M. 2002. Soil disturbance and the potential for erosion after mechanical site preparation. *Northern Journal of Applied Forestry* 19: 5-13.
- Asada, T., Warner, B.G., and Banner, A. 2004. *Sphagnum* invasion after clear-cutting and excavator mounding in a hypermaritime forest of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1730-1746.
- Banner, A., and Shaw, J. 2001. Excavator mounding to enhance productivity in hypermaritime forests: Preliminary results. *Forest Sciences, Prince Rupert Forest Region. Ext. Note No. 44.*
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y., and Harvey, B. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management* 92: 235-242.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., et Gauthier, S. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: Considération à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle* 75: 55-61.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., and Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Leduc, A., and B. Harvey. 2002. Natural Fire Regime: A Guide for Sustainable Management of the Canadian Boreal Forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., and Kafka, V., 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85: 1916-1932.
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., and Lecomte, N. 2007. Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern Clay Belt. *The Forestry Chronicle* 83: 326-337.

- Bergerud, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics have we got it right yet? *Rangifer*, Spec. Issue 9: 95-116.
- Bergerud, A.T. 1988. Caribou, wolves and man. *TREE* 3: 68-72.
- Bergerud, A.T. 1985. Antipredator strategies of caribou: dispersion along shorelines. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1324-1329.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *Journal of Wildlife Management* 38: 757-770.
- Bergerud, A.T., Ferguson, R., and Butler, H.E. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Animal Behaviour* 39: 360-369.
- Bergerud, A.T., Jaminchuk, R. D., and Carruthers, D. R. 1984. The buffalo of the North: woodland caribou at calving. *Animal Behaviour* 39: 360-368.
- Bergerud, A.T., and Page, R.E. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1566-1575.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S., and Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1080-1093.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., and Coxson, D. 2009. Factors controlling epiphytic Lichen biomass during postfire succession in black spruce boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 2168-2179.
- Brais, S., Camiré, C., Bergeron, Y., and Paré, D. 1995. Changes in nutrient availability and forest floor characteristics in relation to stand age and forest composition in the southern part of the boreal forest of northwestern Quebec. *Forest Ecology and Management* 76:181-189.
- Briand, Y., Ouellet, J.P., Dussault, C., and St-Laurent, M, H. 2009. Fine-Scale Habitat Selection by Female Forest-Dwelling Caribou in Managed Boreal Forest: Empirical Evidence of a Seasonal Shift between Foraging Opportunities and Antipredator Strategies. *Ecoscience* 16:330-340.
- Burton, P., Kneeshaw, D., and Coates, D. 1999. Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests. *The Forestry Chronicle* 75: 623-631.

- Carroll, S.B., and Bliss, C. 1982. Jack pine lichen woodland on sandy soils in northern Saskatchewan and northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany* 60: 2270-2282.
- Charman, D. 2002. Peatlands and environmental change. John Wiley and Sons Ltd., Chichester, UK.
- Chubbs, T.E., Keith, L.B., Mahiney, S.P., and McGrath, M.J. 1993. Response of woodland caribou (*Rangifer tarandus*) to clear-cutting in east-central Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 71: 487-493.
- Cichowski, D.B. 1996. Managing woodland caribou in West-Central British Columbia. *Rangifer Spec. Issue* 9: 119-126.
- Cichowski, D.B. 1993. Seasonal movements, habitat use, and winter feeding ecology of woodland caribou in West-Central British Columbia, Rep. No. Land Management Report Number 79. Province of British Columbia.
- Courtois, R., Ouellet, J. P. Gingras, A., Dussault, C., Breton, L., and Maltais, J. 2001. Changements historiques et répartition actuelle du caribou au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 44 pages.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., de Bellefeuille, S., Dussault, C. and Gingras, A. 2002. Lignes directrices pour l'aménagement forestier en regard du caribou forestier, Québec, Canada. Société de la faune et des parcs du Québec, Université du Québec à Rimouski. 20 p.
- Courtois, R., Ouellet, J. P. Gingras, A., Dussault, C., Breton, L., and Maltais, J. 2003a. Historical changes and current distribution of caribou in Québec. *Canadian Field-Naturalist* 117: 399-414.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., ST-Onge, S., Gingras, A., and Dussault, C. 2003b. « Préférences d'habitat chez le caribou forestier dans des paysages fragmentés ». Chapitre 7 dans : La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. Thèse de doctorat, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec. 350 p.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., Dussault, C., and Gingras, A. 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Québec. *Forestry Chronicle*, 80: 598-607.

- Courtois, R., A. Sebbane, A., Gingras, A., Rochette, B., Breton, L., and Fortin, D. 2005. Changement d'abondance et adaptation du caribou dans un paysage sous aménagement. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Secteur Faune Québec, Direction du développement de la faune. 45 pages et annexes.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., Breton, L., Gingras A., and Dussault, C. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience*, 14: 491-498.
- Courtois, R., Gingras, A., Fortin, D., Sebbane, A., Rochette, B., and Breton, L. 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 2837-2849.
- Coxson, D.S., and Marsh, J. 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forest of northern interior British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 79:1449-1464.
- Crête, M. 1999. The distribution of deer biomass in North America supports the hypothesis of exploitation Ecosystems. *Ecology Letters* 2: 223-227.
- Crête, M., and Manseau, M. 1996. Natural regulation of cervidae along a 1000 km latitudinal gradient: change in trophic dominance. *Evolutionary Ecology* 10: 51-62.
- Cumming, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *The Forestry Chronicle* 68: 481-491.
- Cumming, H.G., and Hyer, B.T. 1998. Experimental log hauling through a traditional caribou wintering area. *Rangifer, spec. Issue* 10: 241-258.
- Desrochers, A., and Darveau, M. 2001. Recherches sur les oiseaux forestiers, il était une fois dans l'Est. *Le Naturaliste Canadien* 125: 36-40.
- Drapeau, P., Leduc, A., Savard, J. P., et Bergeron, Y. 2001. Les oiseaux forestiers, des indicateurs des changements des mosaïques forestières boréales. Numéro spécial: La forêt boréale: recherche et biodiversité. *Le Naturaliste Canadien* 125:41- 46.
- Drapeau, P., Leduc, A., Bergeron, Y., Gauthier, S., and Savard, J.P. 2003. Les communautés d'oiseaux des vieilles forêts de la pessière à mousses de la ceinture d'argile : Problèmes et solutions face à l'aménagement forestier. *Forestry Chronicle*, 73, 531-540.

- Drapeau, P., Leduc, A., and Bergeron, Y. 2009. Bridging ecosystem and multiple species approaches for setting conservation targets in managed boreal landscapes. Pages 129-160 *In* M. A. Villard and B. G. Jonsson, editors. Setting conservation targets for managed forest landscapes. Cambridge University Press.
- Dunford, J.S., McLoughlin, P.D., Dalerum F., and Boutin, S. 2006. Lichen abundance in the peatlands of northern Alberta: Implications for boreal caribou. *Ecoscience* 13: 469-474
- Dyer, S. J., O'Neill, J. P., Wasel, S. M., and Boutin, S. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* 65: 531-542.
- Esseen, P. A., and Renhorn, K.E. 1996. Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effect of branch quality. *Ecological Applications* 6: 228-238.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., and Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213: 151-159.
- Fenton, N., and Bergeron, Y. 2007. Sphagnum community change after partial harvest in black spruce boreal forests. *Forest Ecology and Management* 242: 24-33.
- Fenton, N., Bescond, H., Imbeau, L., Boudreault, C., Drapeau, P., and Bergeron, Y. 2008. Évaluation sylvicole et écologique de la coupe partielle dans la forêt boréale de la ceinture d'argile. (Chap. 15) Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec. 393-416
- Foster, D.R. 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. *Canadian Journal of Botany* 61: 2459-2471.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)-*Pleurozium* forests of south-eastern Labrador, Canada. *Journal of Ecology* 73: 517-534.
- Gauthier, S., Leduc, A., and Bergeron, Y. 1996. Forest dynamics modeling under natural fire cycles: a tool to define natural mosaic diversity for forest management. *Environmental Monitoring and Assessment* 39: 417-434.

- Gauthier, S., A. Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y., and Drapeau, P. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Naturaliste canadien* 10-17.
- Gauthier, S., Nguyen, T., Bergeron, Y., Leduc, A., Drapeau P., and Grondin, P. 2004. Developing forest management strategies based on fire regimes in northwestern Quebec. *In* A.H. Perera, L.J. Buse and M.G. Weber (Eds.). *Emulating natural forest landscape disturbances: Concepts and applications*. pp. 219–229. Columbia University Press, New York.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.A., Kneeshaw, D., Drapeau, P., De Grandpré, L., Claveau, Y., and Paré, D. 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Edited by Gauthier, S., M.A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, H. Morin, D. Kneeshaw, P. Drapeau and Y. Bergeron, Presses de l'Université du Québec. Pp. 13-40.
- Groot, A. 1996. Regeneration and surface condition trends following forest harvesting on peatlands. NODA/NFP Technical Report. TR-26.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier, S., and Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi. Québec: a landscape scale study. *Silva Fennica* 36: 249-263.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., and De Grandpré, L. 2005. Structural development following fire in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management* 206: 293-306.
- Harris, A. 1996. Post-logging regeneration of reindeer lichens (*cladina* spp) as related to woodland caribou winter habitat, Rep. No. TR-69. Government of Canada, Northwest Science and Technology.
- Harris, L.D. 1984. *The fragmented forest: Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. The University of Chicago Press, Chicago. 211 p.
- Harvey, B., Leduc, A., and Bergeron, Y. 1995. Postharvest succession in relation to site Type in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1658-1672
- Harvey, B., and Brais, S. 2002. Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the south-eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 653-666.

- Hébert, H., Boucher, J.F., Bernier, P. Y., Lord, D. 2006. Growth response and water relations of 3-year-old planted black spruce and jack pine seedlings in site prepared lichen woodlands *Forest Ecology and Management* 223: 226-236
- Hunter, M.L. Jr. 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, England. 698 p.
- Johnson, C.J. 2000. A multi-scale behavioural approach to understand the movements of woodland caribou. Ph.D. Thesis, University of Northern British Columbia 210 p.
- Keenan, R. J., and Kimmins, J. P. 1993. The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Review* 1: 121-144.
- Kershaw, K. A. 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Canadian Journal of Botany* 55: 393-410.
- Kneeshaw, D. and Gauthier, S. 2003. Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environmental Reviews* II: S99-S114.
- Klein, D.R. 1982. Fire, Lichens, and Caribou. *Journal of Range Management* 35: 390-395.
- Kuhry, P. 1994. The role of fire in the development of *Sphagnum*-dominated peatlands in western boreal Canada. *Journal of Ecology* 82: 899-910.
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A., and Taylor, K.C. 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental Reviews* 13: 21-50.
- Lavoie, M., Paré, D., and Bergeron, Y. 2007. Spatial pattern in the organic layer and tree growth: A case study from regenerating *Picea mariana* stands prone to paludification. *Journal of Vegetation Science* 18: 211-220.
- Lechowicz, M.J., and Adams, M.J. 1974. Ecology of *Cladonia* lichens, II. Comparative physiological ecology of *C. mitis*, *C. rangiferina*, and *C. uncialis*. *Canadian Journal of Botany* 52: 411-422.
- Lecomte, N., and Bergeron, Y. 2005. Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay-Belt. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1984-1995.

- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H., and Richard, P.J.H. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from Chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science* 16: 665-674.
- Lecomte, N., Simard, M., Fenton, N., and Bergeron, Y. 2006. Fire severity and long-term ecosystem biomass dynamics in coniferous boreal forests of eastern Canada. *Ecosystems* 9: 1215-1230.
- Martin, L. P. 1980. Histoire de la chasse au Québec. *Boréal Express*. Montréal, Québec. 273 p.
- McLaughlin, J.W., Gale, M.R., Jurgensen, M.F., and Trettin, C.C. 2000. Soil organic matter and nitrogen cycling in response to harvesting, mechanical site preparation, and fertilization in a wetland with a mineral substrate. *Forest Ecology and Management* 129: 7-23.
- McRae, D.J., Duchesne, L.C., Freedman, B., Lynham, T.J., and Woodley, S. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews* 9: 223-260.
- Morneau, C. and Payette, S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Canadian Journal of Botany* 67: 2770-2782.
- Nguyen-Xuan, T., Bergeron, Y., Simard, D., Fyles, J.W., and Paré, D. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec : a wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1353-1364.
- Oksanen, L. 1992. Evolution of exploitation ecosystems. I. predation, foraging ecology and population dynamics in herbivores. *Evolutionary Ecology* 6: 15-33.
- OMNR . 1997. Silvicultural guide to managing for black spruce, jack pine, and aspen on boreal forest ecosites in Ontario (3 vols.). Version 1.1. Ontario Ministry of Natural Resources Ontario.
- Payette, S., Morneau, C., Sirois, L. and Despons, M. 1989. Recent fire history of the northern Quebec biomes. *Ecology* 7: 656-673.

- Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., and Simard, M. 2000. Origin of the lichen woodland at its Southern range limit in eastern Canada: The catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 288-305.
- Payette, S., et Rochefort, L., édit., 2001. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses de l'Université Laval, 621 p.
- Perron, N. 2003. Peut-on et doit-on s'inspirer de la variabilité naturelle des feux pour Élaborer une stratégie écosystémique de répartition des coupes à l'échelle du paysage ? Le cas de la pessière à mousses de l'ouest du Lac-Saint-Jean. Ph. D. Thesis, Université Laval, Québec, Québec, Canada.
- Plamondon, A. P., Ouellet, D. C., et Déry, G. 1980. Effets de la scarification du site sur le micro-environnement. *Canadian Journal of Forest Research* 10: 476-482.
- Prévost, M. 1992. Effets du scarifiage sur les propriétés du sol, la croissance des semis et la compétition : revue des connaissances actuelles et perspectives de recherches au Québec. *Annals of Forest Science* 49: 277-296.
- Prévost, M., Belleau, P., and Plamondon, A.P. 1997. Substrate conditions in a treed peatland: responses to drainage. *Écoscience* 4: 543-554.
- Prévost, M., et Dumais, D. 2003. Croissance et statut nutritif de marcottes, de semis naturels et de plants d'épinette noire à la suite du scarifiage : résultats de 10 ans. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2097-2107.
- Racey, G.D., A.G. Harris, A.G., and Foster, R.F. 1996. Caribou winter habitat in the new forest: lessons from Lucy Lake, Thunder Bay, Ontario ministry of natural resources, Northwest region. Science and technology report 103, 9 p.
- Racey, G., Harris, A., Amstrong, T., Gerrish, L., Schott, R., McNicol, J., and Gollat, R. 1997. Landscape planning for the conservation of forest dwelling woodland caribou. Ontario Ministry of Natural Resources, northwestern region. 53 p.
- Rees, D. C., and G. P. Juday. 2002. Plant species diversity on, logged versus burned sites in central Alaska. *Forest Ecology and Management* 155: 291-302.
- Reich, P.B., Bakken, P., Carlson, D., Frelich, L.E., Friedman, S.K., and Grigal, D.F. 2001. Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* 82: 2731-2748.

- Riverin, S. et Gagnon, R. 1996. Dynamique de la régénération d'une pessière à lichen dans la zone de la pessière noire à mousse, Nord du lac Saguenay-Lac-Saint-Jean (Québec). *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1504-1509.
- Roberts, M.R. 2007. A conceptual model to characterize disturbance severity in forest harvests. *Forest Ecology and Management* 242: 58-64.
- Rowe, J. S., and Scotter, G. W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quaternary Research* 3: 444-464.
- Saperstein, L. 1996. Winter forage selection by barren-ground caribou: effects of fire and snow. *Rangifer Spec. Issue* 9: 237-238.
- Schaefer, J.A., and Pruitt, W.O. 1991. Fire and woodland caribou in southeastern Manitoba. *Wildlife Monographs* 116: 1-39
- Schaefer, J.A. 2003. Long-Term Range Recession and the Persistence of Caribou in the Taiga. *Conservation Biology* 17: 1435-1439.
- Schroeder, D., and Perera, A. H. 2002. A comparison of large-scale spatial vegetation patterns following clearcuts and fires in Ontario's boreal forests. *Forest Ecology and Management* 159: 217-230.
- Seip, D.R. 1991. Predation and caribou populations. *Rangifer, spec. issue* 7: 46-52.
- Seymour, R.S., and Hunter, M. L. Jr. 1999. Principles of Ecological Forestry. Ch. 2 (p. 22-61) *In: Managing Biodiversity in Forest Ecosystems*. M.L. Hunter, Jr., editor. Cambridge Univ. Press. 698 p.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y., and Paré, D. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17: 1619-1637.
- Sirois, L., et Payette, S. 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 1571-1580.
- Sulyma, R., and Coxson, D.S. 2001. Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral Pine-lichen woodlands of north-central British Columbia. *The Bryologist* 104: 505-516.
- Stuart-Smith, A. K., Corey, J.A., Boutin, S., Hebert, D.H., and Rippin, A.B. 1997. Woodland caribou relative to Landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 61: 622-633.

- Terry, E. L., and Wood, M.D. 1999. Seasonal Movements and Habitat Selection by Woodland Caribou in the Wolverine Herd, North-central British Columbia. Phase 2: 1994-1997, Rep. No. 204. Peace/Williston Fish and Wildlife Compensation Program, Prince George.
- Thomas, D. C., Barry, S. J., and Alaie, G. 1996. Fire-caribou relationships in northern Canada. *Rangifer* 16: 57-67.
- Van Haluwyn, C., et Lerond, M. 1993. Guide des lichens. Édition Lechevalier. Pp 113-123.
- Wardle, D. A. Walker, L. R., and Bardgett, R. D. 2004. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305: 509-513.
- Webb, E. T. 1998. Survival, persistence, and regeneration of the reindeer lichens, *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, and *C. mitis* following clear-cut logging and forest fire in Northwestern Ontario, *Rangifer* 10: 41-47.
- Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., Egger, K.N., and Titus, B.D. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *Forest Ecology and Management* 105: 197-207.
- Zoltai, S.C., Morrissey, L.A., Livingston, G.P., and Groot, W.J. 1998. Effects of fires on carbon cycling in North American boreal peatlands. *Environmental Reviews* 6: 13-24.

4.10 Figures

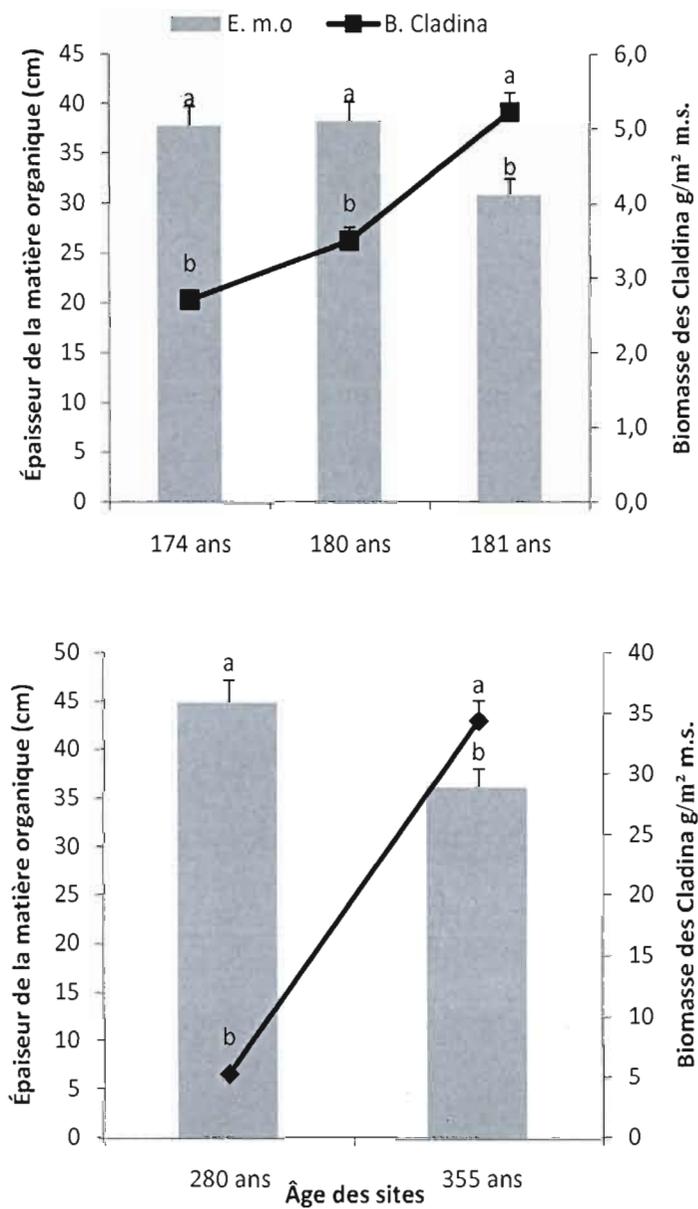


Figure 4.1. Biomasse des *Cladina* (valeur moyenne + erreur standard) en fonction de l'épaisseur de l'humus dans les vieux peuplements d'épinettes noires de la ceinture d'argile. Les lettres différentes sur les barres indiquent une différence significative entre les sites. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

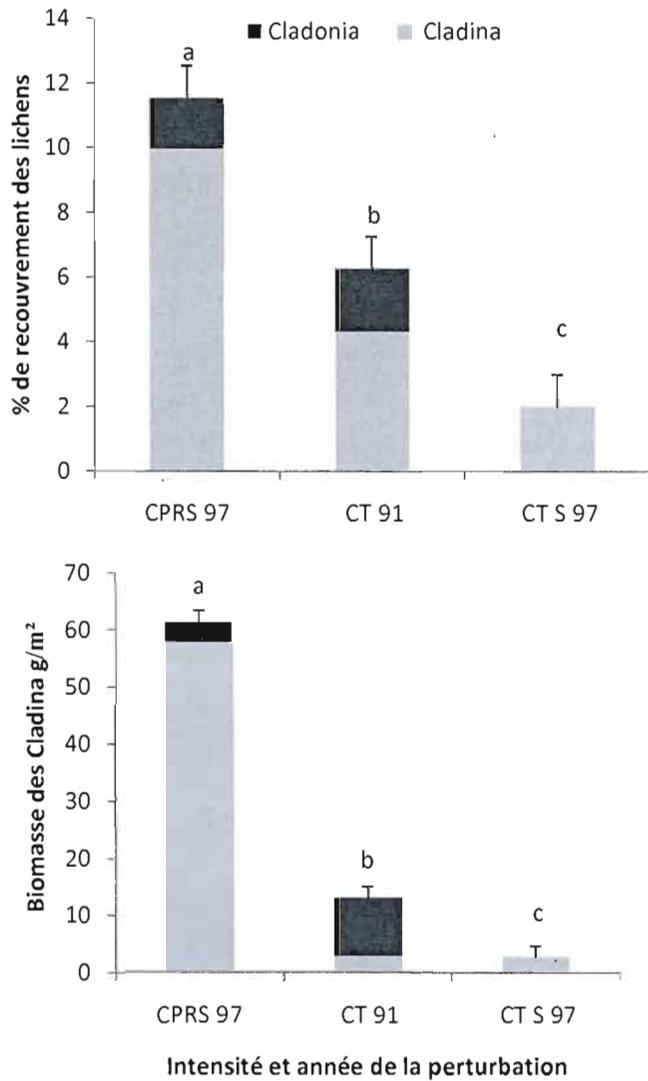


Figure 4. 2. Pourcentage de recouvrement et biomasse des *Cladonia* et des *Cladina* (valeur moyenne + erreur standard) selon l'intensité des coupes dans la pessière noire à mousse du Québec. Les lettres différentes sur les barres indiquent une différence significative entre les traitements. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD). CPRS= coupe Avec Protection de la régénération et des sols, CT = coupe totale, CT S = coupe totale scarifiée

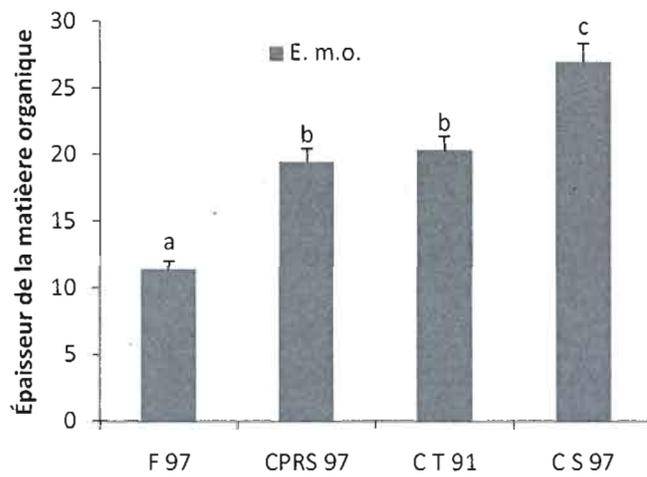


Figure 4. 3. Épaisseur de la matière organique (valeur moyenne + erreur standard) selon la nature de la perturbation dans des peuplements d'épinette noire du Québec. Barres non connectées par la même lettre sont significativement différentes. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD). F= feu, CPRS= coupe avec protection de la régénération et des sols, CT = coupe totale, C S = coupe scarifiée



Figure 4.4. Photo d'un site scarifié après une coupe totale dans la région de Lebel-sur-Quévillon. Sur la photo on note la présence de monceaux ainsi que de dépressions humides.

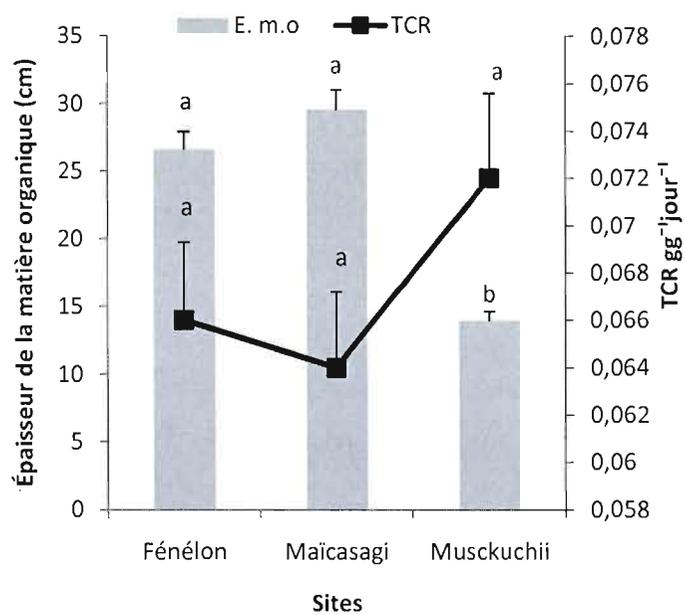


Figure 4. 5. Taux de croissance relative de *Cladina stellaris* (valeur moyenne + erreur standard) selon l'épaisseur de la matière des sites dans le réseau des coupes partielles. Barres non connectées par la même lettre sont significativement différentes. $P < 0,05$ (test de comparaison de Tukey-Kramer, HSD).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le feu est maintenant reconnu comme un élément clé pour l'établissement ou le renouvellement du tapis de lichens terricoles ainsi qu'au maintien de cette ressource dans l'écosystème forestier boréal (Klein 1982; Schaefer et Pruitt 1991; Coxson et Marsh 2001). En pessière à mousses cependant, la plupart de nos connaissances sur l'occupation des forêts brûlées par les communautés lichéniques terricoles ont porté jusqu'à présent sur l'abondance et la composition de ces espèces selon le temps écoulé depuis la perturbation. Bien que ceci ait permis de décrire la réponse générale de ces espèces au feu, nous possédons encore peu de connaissances sur les facteurs qui influencent cette occupation des forêts brûlées par les lichens et sur le rôle du feu dans le maintien et la dynamique des communautés lichéniques terricoles qui sont associées à ce type d'habitat.

Cette thèse avait comme principaux objectifs de comprendre la dynamique d'établissement et la croissance des lichens terricoles, en particulier des *Cladina*, ainsi que la détermination des facteurs contrôlant leur l'abondance après perturbation dans les forêts d'épinettes noires situées sur la ceinture d'argile du Québec. Pour atteindre ces objectifs, nous avons, dans un premier temps, décrit les changements qui surviennent dans les communautés lichéniques terricoles associées au changement de la structure forestière. À mesure que le temps après feu s'écoule, les communautés lichéniques passent d'une communauté dominée par *Cladina mitis* et *Cladina rangiferina*, dans les jeunes forêts ouvertes, à une communauté dominée par les groupes fonctionnels *Peltigera* spp et *Cetrària* spp, dans les forêts fermées. Puis, finalement, à des communautés lichéniques dominées par *Cladina stellaris* à la fin de la succession. Les différentes étapes de la succession incluant plusieurs espèces de lichens terricoles ont été mises en lumière et détaillées. Les changements de la lumière et de l'humidité disponibles associés à l'ouverture du couvert forestier ont été

identifiés comme étant les facteurs menant aux changements dans l'abondance et la biomasse des *Cladina*. En l'absence prolongée du feu, la quantité de lumière disponible pour les lichens terricoles augmente en raison des perturbations secondaires (Harper et al. 2002) qui produisent du bois mort et entraînent une ouverture de la canopée. Cependant, dans certains sites notamment dans la zone de la ceinture d'argile, ce bois mort est un substrat dont la disponibilité est limitée pour les lichens à cause du taux d'humidité qui augmente avec l'accumulation de la matière organique et la remontée éventuelle de la nappe phréatique (Fenton et al. 2005), ou en raison de la rapidité de leur intégration dans le tapis de mousse (Boudreault et al 2002). Ces conditions ont fait que la richesse en espèces était significativement plus faible dans les vieilles forêts par rapport aux jeunes forêts. Une variabilité dans l'abondance et la biomasse des *Cladina* a été observée selon le type et la qualité du substrat et son degré d'entourbement. La convergence des peuplements d'épinette noire établis après un feu va vers des vieux peuplements ouverts avec un sous-bois dominé par les sphaignes et une épaisse couche de matière organique peu décomposée. Ces conditions réduisent considérablement l'abondance et la biomasse des *Cladina*. À l'inverse, dans certains sites, la matière organique accumulée est mieux décomposée et le milieu plus sec. Ces conditions favorables ont entraîné une augmentation de l'abondance et de la biomasse *Cladina*.

Dans le deuxième chapitre, nous avons fait une étude comparative de la dynamique d'établissement des lichens terricoles en particulier des *Cladina* après perturbation (coupes et feu). Les résultats obtenus ont montré que le temps depuis la perturbation ainsi que le type et l'intensité de la perturbation sont des facteurs cruciaux dans la dynamique d'établissement, l'abondance et la biomasse des lichens terricoles dans les pessières noires à mousse. Les CPRS ont laissé une quantité importante de lichens résiduels et montré un taux de recouvrement et une biomasse supérieurs 5 ans après coupes, notamment ceux des *Cladina* qui sont, pour la plupart, très sensibles au feu. Avec le temps, quelle que soit la nature de la perturbation

(coupe ou feu), celle-ci crée l'ouverture de la canopée qui offre un microclimat idéal à la recolonisation des sites par les lichens terricoles dans les sites brûlés et à leur persistance et leur développement dans les sites issus de CPRS. Néanmoins, des différences ont été observées dans la dynamique d'établissement des *Cladina* entre les sites issus de coupes et ceux issus de feux. Les sites brûlés affichent une dynamique d'établissement précoce de lichens terricoles composée particulièrement d'espèces de début de succession avec une certaine abondance de *Cladina mitis* dans le tapis lichénique. À l'opposé, les sites coupés (CPRS) montrent que le tapis lichénique est essentiellement composé d'espèces de fin de succession avec une abondance particulière de *Cladina stellaris*.

La coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) souvent effectuée au cours de l'hiver dans la pessière noire à mousses perturbe très peu le sol, ce qui a pour effet de favoriser la présence de lichens résiduels et a peu d'effet sur la matière organique accumulée au sol (Nguyen-Xuan et al. 2000; Rees et Juday 2002). Ce système de sylviculture montre qu'il possède certaines limitations qui ne lui permettent pas de vraiment mimer la dynamique naturelle de cet écosystème en raison de l'épaisse couche de matière organique, offrant aux lichens terricoles et en particulier aux *Cladina*, des conditions d'habitats instables ce qui retarde leur établissement.

Dans la troisième étude, l'expérience sur la croissance de trois espèces de *Cladina* dans trois traitements (coupes partielles, CPRS et témoin) a montré que les traitements par coupes partielles semblent mieux conserver l'abondance des *Cladina* qu'une sylviculture conventionnelle par CPRS. En plus, les coupes partielles ont le potentiel, non seulement de maintenir les *Cladina*, mais aussi de créer les conditions favorables à leur croissance. Cette expérience a montré que le taux de croissance relatif le plus élevé pour les trois espèces a été observé dans le secteur de Muskutchii, secteur où le drainage du sol était le meilleur. Une variation significative a été observée entre les traitements, où une perte de biomasse a été observée chez un grand

nombre de thalles dans les blocs témoins de forêts matures non récoltées. Ces résultats étaient apparemment liés à la faible luminosité, une basse température et un taux d'humidité très élevé dans les forêts témoins (fermées). Les résultats de cette étude indiquent que les coupes partielles seraient davantage susceptibles d'assurer le maintien (abondance relative plus élevée) et la croissance des *Cladina* que ne le peuvent les actuels parterres de CPRS. De plus, en offrant de meilleures conditions de croissance aux lichens terricoles, les coupes partielles pourraient contribuer à conserver une ressource alimentaire importante pour le caribou forestier (*Rangifer tarandus*) tout en préservant des conditions forestières qui le protègent des prédateurs. Cependant, il est important de souligner que ces résultats ont été obtenus avec une expérience à court terme. Pour avoir un portrait plus complet, des études qui incluent la croissance dans les vieilles forêts ouvertes et qui suivent les coupes partielles pour plusieurs années devraient être réalisées.

Pour que la forêt boréale d'épinettes noires du Québec continue à jouer son rôle dans l'avenir et à profiter à la flore et à la faune en préservant leurs habitats, il est primordial de trouver un aménagement forestier durable qui consiste à créer un équilibre entre les différentes utilisations de la forêt, tout en assurant son fonctionnement écologique ininterrompu. En s'appuyant sur les résultats de la dynamique d'établissement et la croissance des *Cladina* ainsi que sur la compréhension des facteurs, qui contrôlent l'abondance et la biomasse de ces espèces, nous avons proposé des méthodes d'aménagement pour mitiger les impacts de la coupe sur le rendement des *Cladina* et par ricochet protéger l'habitat alimentaire du caribou dans les forêts aménagées d'épinette noire.

Actuellement, au Québec, la coupe avec la protection des sols et de la régénération (CPRS), est la norme dans la forêt boréale. Nos travaux en CPRS ont montré que malgré la quantité importante de lichens résiduels, celle-ci n'imit pas les feux de forêt, qui sont l'agent de perturbation naturel responsable pour l'établissement des lichens terricoles. En récoltant toutes les tiges marchandes, cette

intervention sylvicole engendre l'ouverture complète de la canopée, mais a peu d'effet sur la matière organique accumulée au sol. En protégeant les horizons organiques en place et le couvert de sphaignes déjà établi, ce qui favorise la prolifération de ces sphaignes (Fenton et Bergeron 2007; Fenton et al. 2008), la CPRS laisse peu de place aux lichens terricoles et accélère la paludification dans les sites où la matière organique est déjà abondante. En remplacement, nous avons proposé un aménagement basé sur la dynamique forestière et composé de deux types d'approches sylvicoles: des approches qui vieillissent les peuplements par des coupes partielles dans les forêts peu ou pas paludifiées et d'autres qui les rajeunissent en utilisant une approche intensive qui s'inspire des effets d'un feu sévère et donc, ouvrent complètement la canopée (coupe totale), tout en éliminant la matière organique au sol (brûlage dirigé). Le choix du type d'intervention à appliquer sera basé sur le degré de paludification des peuplements.

Finalement, cette étude montre pourquoi il est important d'intégrer le maintien des forêts anciennes aux stratégies d'aménagement écosystémique en pessières noires à mousses. Partant d'un des enjeux majeurs de biodiversité que représente la raréfaction des vieilles forêts en forêt boréale, cette étude a montré quel type de vieilles forêts peut être considéré à haute valeur de conservation en pessière noire à mousses, considérant leur contribution particulière au maintien des *Cladina*, de l'habitat du caribou forestier et de la biodiversité dans un système d'aménagement dominé par la CPRS.

Perspectives futures de recherche

Plusieurs études récentes (Coxson et Marsh 2001; Boudeault et al. 2002; Dunford et al. 2006) ainsi que cette thèse montrent que plusieurs facteurs (conditions avant la perturbation, sévérité et la nature de la perturbation (coupe et feu), le temps depuis la perturbation, ainsi que l'épaisseur de la matière organique après perturbation) peuvent influencer la réponse des *Cladina* aux perturbations. Afin de dégager une meilleure compréhension de la dynamique des lichens terricoles en forêt boréale de la ceinture d'argile, d'autres études seront nécessaires. Des études sur les mécanismes de recolonisation, tels que le rôle des micro-habitats, l'effet de la dispersion (temps), ainsi que tester les taux de croissance des *Cladina* dans différents micro-habitats s'imposent pour une meilleure conservation de ces espèces. La variabilité dans les patrons de réponses des *Cladina* aux différents microhabitats aidera à comprendre les stratégies de recolonisation de ces communautés lichéniques terricoles et fournira une base pour l'aménagement des pessières à mousses.

Dans un contexte d'aménagement durable des forêts, les orientations et lignes directrices d'aménagement concernant les *Cladina*, et en corollaire les ressources alimentaires du caribou forestier devront être testées dans une optique d'amélioration continue des pratiques forestières. Étant donné le manque de connaissances quant aux effets à long terme des coupes partielles sur les *Cladina*, il est important d'explorer et de comparer l'évolution de l'abondance et la croissance des *Cladina* pendant au moins une décennie. Examiner l'efficacité des coupes partielles sur un horizon de plusieurs années est primordial, car les répercussions de l'aménagement forestier se font sentir souvent des décennies plus tard, et même plus loin dans le temps.

Le changement climatique fait peser une menace supplémentaire sur la biodiversité des communautés lichéniques terricoles et aggrave d'autres pressions existantes. Trouver un équilibre entre la conservation des *Cladina* et le

développement industriel dans des conditions climatiques changeantes est maintenant un des principaux enjeux d'adaptation aux changements climatiques. Des études sont nécessaires sur les conséquences potentielles du changement climatique sur les lichens pour anticiper des méthodes de gestion adaptative.

RÉFÉRENCES CITÉES DANS L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALE

- Ahmadjian, V. 1995. Lichens are more important than you think. *BioScience* 45:124.
- Ahlgren, I.F., and Ahlgren, C. E. 1960. Ecological effects of forest fires. *Botanical Review* 26: 483-533.
- Ahlgren, C. E. 1974. Effects of fire on temperate forests: North Central United States. *In Fire and ecosystems*, p. 195-223, T. T. Kozlowski and C. E. Ahlgren (Eds.), Academic Press, New-York, 542 p.
- Andersson, L. J., and Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14: 121-130.
- Arseneault, D., and Payette, S. 1992. A post-fire shift from lichen-spruce to lichen-tundra vegetation at tree line. *Ecology* 73: 1067-1081.
- Bergeron, J.F. 1996. Domaine de la pessière noire à mousses. *In Manuel de foresterie*. Les Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Que. Pp. 223-238.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., et Gauthier, S. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: Considération à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle* 75: 55-61.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., et Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest : consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B.D., and Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable forest management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- Bickerstaff, A. W., Wallace, W. L., et Evert, F. 1981. La croissance des forêts au Canada. Partie II: description quantitative du territoire et de l'accroissement moyen. Rapport d'information PIX-1F. Service canadien des forêts, Environnement Canada.
- Bonan, G.B. 1992. Soil temperature as an ecological factor in boreal forests. *In Shugart, H.H., Leemans, R. and G.B. Bonan (Eds.), A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 126-143.

- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S., and Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1080-1093.
- Brais, S., Camiré, C., Bergeron, Y., and Paré, D. 1995. Changes in nutrient Availability and forest floor characteristics in relation to stand age and forest composition in the southern part of the boreal forest of northwestern Quebec. *Forest Ecology and Management* 76: 181-189.
- Brodo, I. M., Sharnoff, D., and Sharnoff, S. 2001. *Lichens of North America*. Canadian Museum of Nature/Yale University Press.
- Carroll, S. B., and Bliss, L.C. 1982. Jack pine-lichen woodland on sandy soils in Northern Saskatchewan and northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany* 60: 2270-2282.
- Cichowski, D.B., 1996. Managing woodland caribou in West-central British Columbia. *Rangifer* 9: 119-126.
- Coxson, D.S., and Marsh, J. 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forest of northern interior British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 79: 1449-1464.
- Cringan, A. T. 1957. History, food habits and range requirements of the woodland caribou of continental North America. *Transactions of the North America Wildlife Conference* 22: 485-501.
- Cumming, H. G. 1992. Woodland caribou: Facts for forest managers. *The Forestry Chronicle* 68: 481- 491.
- Darby, W. R., Timmermann, H.R., Snider, J. B., Abraham, K. F., Stefanski, R. A., and Johnson, C. A. 1989. *Woodland caribou in Ontario: Background to a policy*, Toronto, Ontario Ministry of Resources Natural, 38 p.
- Despots, M. A. Desrochers, L. Bélanger et J. Huot. 2002. Structure de sapinières aménagées et anciennes du massif des Laurentides (Québec) et diversité des plantes vasculaires. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 2077-2093.
- Dunford, J.S. McLoughlin, P.D. Dalerum, F., and Boutin, S. 2006. Lichen abundance in the peatlands of northern Alberta: Implications for boreal caribou. *Ecoscience* 4: 469-474.

- Edwards, R.Y. 1954. Fire and the decline of mountain caribou herd. *Journal of Wildlife Management* 18: 521-526.
- Esseen, P. A., Ehnström, B., Ericson, L., and Sjöberg, K. 1997. Boreal forests. *Ecological Bulletins* 46: 16-47.
- Euler, D. L., B. Snider, B., and Timmermann, H. R. 1976. Woodland caribou and plant communities on the slate Islands, lake superior. *The Canadian Field-Naturalist* 90: 17-20.
- Fenton, N., Bescond, H., Imbeau, L., Boudreault, C., Drapeau, P., and Bergeron, Y. 2008. Évaluation sylvicole et écologique de la coupe partielle dans la forêt boréale de la ceinture d'argile. (Chap. 15) Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec 393-416.
- Fenton, N., and Bergeron, Y. 2007. Sphagnum community change after partial harvest in black spruce boreal forests. *Forest Ecology and Management* 242: 24-33.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., and Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213: 151-159.
- Frisvoll, A.A., and Presto, T. 1997. Spruce forest bryophytes in central Norway and Their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20: 3-18.
- Fuller, T. K. and L.B. Keith. 1981. Woodland caribou population dynamics in Northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 45: 197-213.
- Gagnon, R. 1989. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana*) et des formations de feuillus intolérants (*Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*) dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Québec). *Le Naturaliste canadien* 116: 117-124.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.A., Kneeshaw, D., Drapeau, P., De Grandpré, L., Claveau, Y., and Paré, D. 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Edited by Gauthier, S., M.A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, H. Morin, D. Kneeshaw, P. Drapeau and Y. Bergeron, Presses de l'Université du Québec. Pp. 13-40.

- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier S., and Drapeau. P. 2002. Post-fire Development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: A landscape scale study. *Sylva fennica* 36: 81-95.
- Harris, A. 1992. Post-logging regeneration of reindeer lichens (*Cladina* spp) as Related To woodland caribou winter habitat. Ontario ministry of Natural resources, Northwest region science and technology, technical report 69. 33 p.
- Harvey, B., Leduc, A., and Bergeron, Y. 1995. Postharvest succession in relation to site Type in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1658-1672
- Heinselman, M. L. 1965. Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P. *In* *Silvics of forest trees of the United States*, p. 288-298. H. A. Fowells (éditeur). U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook 271.
- Heinselman, M.K. 1981. Fire and succession in the conifer forests of North America. *In* *Forest succession: concepts and application*. (Eds.), D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York. Pp. 374-405.
- Jasinski, P., and Payette, S. 2005. The creation of alternative stable states by Compounded disturbances in the southeastern boreal forest, Québec, Canada. *Ecological Monographs* 75: 561-583.
- Jayen, K., Leduc, A., and Bergeron Y. 2006. Effect of fire severity on regeneration success in the boreal forest of northwest Québec, Canada. *Ecoscience* 13: 143-151.
- Johnson, E. A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. *Cambridge studies in ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Johnstone, J.F., and Kasischke, E.S. (2005) Stand-level effects of soil burn severity on postfire regeneration in a recently burned black spruce forest. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2151-2163
- Keenan, R. J., and Kimmins, J. P. 1993. The ecological effects of clear-cutting *Environmental Review* 1: 121-144.
- Kelsall, J. P. 1984. Status report on woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), Ottawa, committee on status of endangered wildlife in Canada (COSEWIC), 99 P.

- Kershaw, K. A. 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Canadian Journal of Botany* 55: 393-410.
- Klein, D.R. 1982. Fire, Lichens, and Caribou. *Journal of Range Management* 35: 390-395.
- Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B. G., Lâmâs, T., and Ståhl, G. 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 178-186.
- Larsen, J. A. 1980. *The Boreal Ecosystem*. Academic Press, New York.
- Lavoie, M., Harper, K. A., Paré, D. and Bergeron, Y. 2007. The effects of micro-topography and organic matter thickness on seedling height growth at different spatial scales in black spruce stands prone to paludification. *Journal of Vegetation Science* 18: 213-222.
- Lecomte, N., Simard, M., and Bergeron, Y. 2006. Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Québec, Canada. *Ecoscience* 13: 152-163.
- Lechowicz, M. J., and M. S. Adams. 1974. Ecology of *Cladonia* lichens. I. Preliminary assessment of ecology of terricolous lichen-moss communities in Ontario and Wisconsin, *Canadian Journal of Botany* 52: 55-64.
- MacLean, D. A., Woodley, S. J., Weber, M.G., and R.W. Wein. 1983. Fire and nutrient cycling. *In* Wein, R. W. and D.A MacLean (Eds.). *The role of fire in Northern circumpolar ecosystems*. John Wiley and Sons Ltd, New-York. 111-132.
- McCune B., 2000, Lichen communities as indicators of forest health. *Bryologist* 103: 353-356.
- Methven, I. R., Van Wagner, C. E. and B. J. Stocks. 1975. The vegetation on four burned areas in northwest Ontario. Information report PS-X-80. Petawawa forest experimental station, Petawawa, Ontario.
- Morneau, C., and Payette. S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Canadian Journal of Botany* 60: 2770-2782.

- Newmaster S. G., and Wayne Bell, F. 2002. The effects of silvicultural disturbances on cryptogam diversity in boreal-mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 38-51.
- Nguyen-Xuan, T., Bergeron, Y., Simard, D., Fyles, J.W., and Paré, D. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec : a wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1353-1364.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O., and Hermansson, J. 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation*, 81: 221-231.
- Parent, B. 1994. Ressources et industrie forestières : portrait statistique. Ministère des Ressources naturelles. Gouvernement du Québec, Québec.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *In* A systems analysis of the global boreal forest. (Eds.) by H. H Shugart, R. Leemans, et G. B. Bonan. Cambridge University Press, Cambridge. U. k. Pp. 144-165.
- Payette, S. 1993. The range limit of boreal forest tree species in Quebec-Labrador: an ecological and palaeoecological interpretation. *Review of Palaeoecology and Palynology* 79: 7-30.
- Payette, S., Bhiry, N. Delwaide A., and Simard. M. 2000. Origin of the lichen Woodland at its Southern range limit in eastern Canada: The catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 288-305.
- Plamondon, A. P., Ouellet, D. C., and Déry. G. 1980. Effets de la scarification du site sur le Micro-environnement. *Canadian Journal of Forest Research* 10: 476-482.
- Pruitt, W. O. 1997. Threats to woodland caribou and the taiga. *Global biodiversity* 7:25-32
- Racey, G.D., Harris, A. G., and Foster. R. F. 1996. Caribou winter habitat in the new forest: lessons from Lucy Lake, Thunder Bay, Ontario ministry of natural resources, Northwest region. Science and technology report 103, 9 p.
- Rees, D.C., and Juday, G.P. 2002. Plant species diversity on logged versus burned sites in Central Alaska. *Forest Ecology and Management* 155: 291-302.

- Reich, P.B., Bakken, P., Carlson, D., Frelich, L.E., Friedman, S.K., and Grigal, D.F. 2001. Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* 82: 2731-2748.
- Ritchie, J.C. 1987. *Postglacial Vegetation of Canada*. Cambridge University Press, Cambridge (U.K.). 178 p.
- Riverin, S., et Gagnon, R. 1996. Dynamique de la régénération d'une pessière à lichen dans la zone de la pessière noire à mousse, Nord du lac Saguenay-Lac-Saint-Jean (Québec). *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1504-1509.
- Rowe, J.S. 1984. Lichen woodland in northern Canada. *Northern Ecology and Resource Management* (ed. by R. Oison, F. Geddes, and R. Hastings), Pp. 225-237. University of Alberta Press, Edmonton, Canada.
- Schaefer, J.A and Pruitt, W.O. 1991. Fire and woodland caribou in southeastern Manitoba. *Wildlife Monographs* 116:1-39
- Scott, G. A.J. 1995. *Canada's vegetation: A world perspective*. McGill-Queen's University Press, Montreal. 361 p.
- Selva, S. B. 1996. Using lichens to assess ecological continuity in northeastern forests. *In Eastern Old-Growth Forests: prospectus for rediscovery and recovery*. Island Press (Eds.) Washington, D.C. Pp 35-48
- Siittonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49: 11-41.
- Stevenson, S.K 1994. Managing forests for caribou in Southern British Columbia, CPPA Woodland paper (October 1994) Pp 33-35.
- Sulyma, R., and Coxson, D. S. 2001. Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral Pine-lichen woodlands of north-central British Columbia. *The Bryologist* 104: 505-516.
- Thibault, M. 1985. Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation. Carte 1 :250 000. Ministère de l'énergie et des ressources du Québec, Québec.
- Tibell, L. 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests. *Nordic Journal of Botany* 12: 427-450.

- Van Cleve, K., and Viereck, L.A. 1981. Forest succession in relation to nutrient cycling in boreal forest of Alaska. *In* West, D.C., Shugart, H.H. and D. B. Botkin (Eds), forest succession: concepts and applications. Springer-Verlag, New-York. Pp 185-221.
- Van Haluwyn, C., et M. Lerond. 1993. Guide des lichens. Édition Lechevalier. Pp 113-123.
- Van Wagner, C E. 1978. Age-class distribution and the forest fire cycle. *Canadian Journal of Forest Research* 8: 220-227.
- Viereck, L. A. 1973. Wildfire in the taiga of Alaska. *Quaternary Research* 3: 465-495.
- Viereck, L. A. 1983. The effects of fire on black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. *In* Wein, R. W. and D.A. Mac Lean (Eds.). The role of fire in Northern circumpolar ecosystems. John Wiley and sons Ltd, New-York. Pp 201-220.
- Viereck, L.A., and Johnston, W.F. 1990. Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.). *In* *Silvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods* (Eds.) R.M. Burns and B.H. Honkala, B.H.). Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC, U.S.A. 877 p.
- Webb, E. T. 1998. Survival, persistence, and regeneration of the reindeer lichens, *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, and *C. mitis* following clear-cut logging and forest fire in Northwestern Ontario, *Rangifer* 10 : 41-47.