

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

DISTINCTIONS DES ARBUSTES PRODUCTEURS DE PETITS FRUITS
EN MILIEU NORDIQUE À L'AIDE DES DYNAMIQUES
PIGMENTAIRES SAISONNIÈRES DES FEUILLES

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA
MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
CAROLINE MACAREZ

JUIN 2023

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire, de cette thèse ou de cet essai a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire, de sa thèse ou de son essai.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire, cette thèse ou cet essai. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire, de cette thèse et de son essai requiert son autorisation.

*À ma merveilleuse petite famille;
mon mari qui me soutien et embrasse mes
projets les plus fous, mes enfants à travers qui je
vois la curiosité et la passion pour la nature*

REMERCIEMENTS

La concrétisation de ce projet de recherche a exigé un investissement en temps et en énergie rendu possible grâce à mon entourage à qui j'aimerais témoigner toute ma gratitude.

Je tiens d'abord à adresser ma reconnaissance à l'équipe formidable et complémentaire composée de mes deux co-directeurs : Dre Esther Lévesque et Dr Vincent Maire. Ils m'ont encouragée, guidée avec bienveillance, je les remercie pour tous les conseils judicieux, leur écoute. Grâce à leur approche pédagogique expérientielle et leur soutien je sors grandie de cette aventure autant sur le plan académique que sur le plan humain.

Je tiens à remercier Marilie Trudel pour son implication professionnelle, son énergie débordante et son soutien moral lors des analyses de laboratoire. Andréanne Couture et Véronique Roy-Blais m'ont été d'une grande aide pour les récoltes des échantillons sur le terrain, je garderais d'excellents souvenirs de nos sorties. Je souhaite également remercier vivement Élise Rioux Paquette, Saladie Snowball et les personnes de la communauté du Grand Nord sans qui je n'aurais pas pu obtenir d'échantillons, merci pour votre rigueur et votre accueil.

Je voudrais aussi adresser ma reconnaissance à Alexandre Roy pour son enthousiasme pour le projet, Il m'a ouvert les yeux au monde de la géographie et à la télédétection en m'offrant les connaissances dont j'avais besoin pour mener à bien le projet

Merci à Stéphane Boudreau pour ses remarques constructives et pertinentes qui m'ont permis de voir le projet sous un angle différent.

Ce projet a été possible grâce à la contribution financière de l'Université du Québec à Trois Rivières (UQTR), du Groupe de Recherche en Biologie Végétale de l'UQTR (GRBV), du centre SEVE, du Centre d'études nordiques basé à l'université de Laval et financé par le programme Regroupement Stratégique du FRQNT, de l'association régionale Kativik (ARK), du programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN), de la collaboration avec Parcs Nunavik et de la générosité du professeur Cyril Muehlethaler qui nous a prêté la camera hyperspectrale.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise a été réalisé sous la codirection du Dre Esther Lévesque et du Dr Vincent Maire de l'Université du Québec à Trois-Rivières. Il comprend quatre sections : une introduction générale suivie d'un article scientifique (Distinction des arbustes producteurs de petits fruits en milieu nordique à l'aide des dynamiques pigmentaires saisonnières des feuilles concentrations foliaires) puis une troisième partie (Distinction des arbustes producteurs de petits fruits en milieu nordique à l'aide de l'imagerie hyperspectrale) et finalement une conclusion générale.

RÉSUMÉ

Il est possible de déterminer les changements dans la dynamique temporelle de l'arbustation en Arctique grâce à l'imagerie satellitaire qui capte la réflectance des pigments de chlorophylles en utilisant l'indice de végétation par différence normalisé (NDVI). Cependant, il est difficile de distinguer les changements spécifiques liés aux arbustes producteurs de petits fruits, comme certaines éricacées. Ces arbustes sont riches en anthocyanines foliaires ce qui permettrait de détecter leur présence et leur dynamique avec un nouvel indice appelé NARI (*Normalized Anthocyanin Reflectance Index*). Cependant pour utiliser cet indice prometteur au niveau satellitaire en Arctique et sur des arbustes producteurs de petits fruits, nous devons commencer par démontrer l'abondance des pigments dans la végétation cible au regard la communauté végétale environnante.

L'objectif est de caractériser la variabilité (spatiale, temporelle, intra et inter-espèces) des pigments foliaires et de tester les indices de végétation à l'échelle de la feuille pour tenter de faire une distinction entre les espèces productrices de petits fruits et le reste de la végétation. Nous aborderons le sujet par deux méthodes complémentaires, visant à explorer la nature chimique et optique des feuilles par l'analyse des teneurs pigmentaires et l'analyse des mesures de réflectance.

L'échantillonnage de mai à octobre portait sur des espèces productrices de petits fruits et la végétation nordique et boréale caractéristique. Les récoltes des feuilles pour mesurer la teneur en anthocyanines et en chlorophylles foliaires par spectrophotométrie se sont faites à Trois-Rivières et au Nunavik à Kuujuaq et Kangiqsualujuaq. Le site à l'étude pour récolter les feuilles et les photographier avec une caméra hyperspectrale était en Haute-Mauricie près de La Tuque.

Les résultats de teneur pigmentaire ont montré que les augmentations d'anthocyanines et les diminutions de chlorophylles étaient concomitantes et avaient lieu de mi-septembre à fin octobre. Les dynamiques saisonnières étaient les mêmes dans tous les sites, mais les intensités d'expression étaient différentes. L'espèce expliquait une grande partie de la variabilité des teneurs pigmentaires, enfin, il était possible de faire une distinction entre le groupe des espèces productrices de petits fruits et le reste de la végétation par le biais de cette méthode.

Les résultats de réflectance montraient une plus grande variabilité intraspécifique pour les espèces cibles. Enfin, nous avons montré que la distinction entre les espèces productrices de petits fruits et le reste de la végétation nordique était possible à partir des teneurs pigmentaires et des indices NARI et NDVI.

Ces résultats permettent d'appuyer l'hypothèse que nous pourrions éventuellement relier les teneurs pigmentaires aux indices de végétation à différentes échelles spatiales.

Mots-clés : Anthocyanines, Chlorophylles, NARI, NDVI, Arbustes producteurs de petits fruits, Éricacées, Végétation nordique.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	II
AVANT -PROPOS	III
RÉSUMÉ.....	IV
LISTE DES TABLEAUX	VII
LISTE DES FIGURES	VIII
LISTE DES ÉQUATIONS	X
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES.....	XI
LISTE DES SYMBOLES.....	XII
CHAPITRE I	
INTRODUCTION.....	1
1.1 Mise en contexte.....	1
1.2 Les espèces productrices de petits fruits	2
1.3 Détecter la végétation grâce à un indice.....	4
1.4 Un nouvel indice sensible aux anthocyanines	5
1.5 Quand étudier le NARI et comment le distinguer du NDVI ?	6
1.6 Comment distinguer les groupes d'espèces ?	7
1.7 Objectif	9
CHAPITRE II	
Résumé	11
Introduction	12
Méthodes	14
Résultats	18
Discussion.....	25
Bibliographie	30
CHAPITRE III	
Résumé	35
Introduction	36
Objectif	36
Méthodes	37
Résultats	41
Discussion.....	45
Bibliographie	48

CHAPITRE IV
CONCLUSION.....50
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....52

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre II

Tableau	Page
Tableau 1. Liste des espèces de plantes vasculaires échantillonnées à Trois-Rivières, Kuujjuaq et Kangiqsualujjuaq, Québec, Canada.....	19
Tableau 2. Comparaison de modèles grâce au critère d'information d'Akaike (AICc) et du Coefficient de détermination (R^2) permettant de faire ressortir l'effet du site, de la date et l'espèce et de leurs interactions sur les teneurs en anthocyanines et chlorophylles. ...	22

LISTE DES FIGURES

Chapitre I

Figure

Page

Figure 1.1 Espèces d'arbustes producteurs de petits fruits3

Figure 1.2 Exemple de distinction entre les arbustes (rouge) et les herbes de prairie (vert) par juxtaposition des valeurs de NARI et une photo aérienne dans les Alpes françaises. Les pixels classés comme arbustes sont entourés par un contour rouge (Extrait de Bayle et al. 2019).....6

Chapitre II

Figure

Page

Figure 1. Variation temporelle des teneurs pigmentaires de chlorophylles et d'anthocyanines mesurées par spectrophotométrie à partir de feuilles sèches (FS) pour l'ensemble des échantillons. (N = 304).....20

Figure 2. Variation temporelle des teneurs pigmentaires de chlorophylles et d'anthocyanines mesurées par spectrophotométrie à partir de feuilles sèches (FS) pour chaque site.21

Figure 3. Variation temporelle des teneurs pigmentaires de chlorophylles et d'anthocyanines (n=1) mesurée par spectrophotométrie à partir de feuilles sèches (FS) pour chaque espèce.23

Figure 4. Estimation des pentes avec l'intervalle de confiance à 95% pour chaque espèce du modèle de régression mettant en relation les teneurs en anthocyanines en fonction des teneurs en chlorophylles (Antho ~ Chls + Site : Espèce). Les espèces surlignées en rose appartiennent au groupe des espèces productrices de petits fruits. "Chlorophylles" correspond à l'ordonnée à l'origine.24

Figure 5. Différences des moyennes marginales estimées des teneurs en anthocyanines et en chlorophylles pour deux groupes : Espèces arbustives majoritairement responsables de la production de petits fruits et les autres espèces du milieu (test post-hoc, p-value < 0.05/2, ajustée pour des comparaisons multiples, Bonferroni).25

Chapitre III

Figure

Page

Figure 3.1. Localisation de la ville de La Tuque en Haute-Mauricie au sud du Québec (a), agrandissement de l'échelle (b), Localisation des sites d'échantillonnage : lac Slide (11 ha) (c), et rivière Croche (5,5 ha) (d).38

Figure 3.2. Différences observées entre des feuilles de gaulthérie (*G. procumbens*) récoltées sur 11 individus le 1^{er} octobre 2020 sur le site de la rivière Croche en Haute-Mauricie, Québec. La figure de gauche (A) représente les indices de réflectance en fonction des longueurs d’onde capturées par la caméra Specim IQ. Chaque courbe constitue la signature spectrale des feuilles (identifiées F1 à F11) correspondant à l’image de droite (B).41

Figure 3.3. Différences observées entre des feuilles de gaulthérie (*G. procumbens*), de saule (*Salix* sp.) et de lichen (*Cetraria* sp.) récoltées le 1^{er} octobre 2020 sur le site de la rivière Croche en Haute-Mauricie. La figure de gauche (A) représente les signatures spectrales des feuilles correspondant aux images RGB de droite. (B) *G. procumbens*, (C) *Salix* sp. (D) *Cetraria* sp. (E) standard .de réflectances.....42

Figure 3.4 V Comparaison des indices de végétation entre des feuilles de trois types de végétation présente dans les écosystèmes boréaux: lichen (*Cetraria* sp), gaulthérie (*G. procumbens*) et un arbuste décadu (*Salix* sp), récoltées sur des individus différents le 1^{er} octobre 2020 sur le site de la rivière Croche en Haute-Mauricie, Québec. Les figures (A) et (B) correspondent respectivement aux résultats de NDVI et NARI calculés à partir des mesures de réflectance capturées par la caméra Specim IQ43

Figure 3.5. Variations interspécifiques des indices de végétation NDVI et NARI pour chacune des espèces récoltées au début de la saison (23 juin 2020, panneaux de gauche) et en fin de saison de végétation (22 septembre 2020, panneaux de droite) sur le site de la rivière Croche, Haute-Mauricie, Québec. Les espèces colorées en rose font partie de la famille des Éricacées.44

Figure 3.6. Différences des valeurs des indices entre fin juin et fin septembre 2020 pour les espèces récoltées sur le site de la Rivière Croche. Les ronds et carrés représentent respectivement le delta de NDVI et de NARI. Car_sp (*Carex* sp.), Cet_sp (*Cetraria* sp.), Com_per (*Comptonia perigrina*), Kal_an (*Kalmia angustifolia*), Pin_ban (*Pinus banksiana*), Pleu_sch (*Pleurozium schereberi*), Pru_vir (*Prunus virginiana*), Vac_ang (*V. angustifolium*), Vac_myrr (*V. myrtilloides*)45

LISTE DES ÉQUATIONS

Chapitre I

Équation		Page
Eq 1.1	Calcul de l'indice de végétation de différence normalisée (NDVI).	4
Eq 1.2	Calcul de l'indice de végétation sensible aux anthocyanines (NARI).....	5

Chapitre II

Équation		Page
Eq 1.	Absorbance de l'anthocyanine corrigée.....	16
Eq 2.	Formule de Beer Lambert.....	16
Eq 3.	Absorbance des chlorophylles dans une solution de méthanol.....	17

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

Liste des abréviations, sigles et acronymes apparaissant dans ce mémoire :

ARI	Indice de réflectance des anthocyanines, de l'anglais : <i>Anthocyanin Reflectance Index</i>
ARK	Association Régionale de Kativik
c.f	reportez- vous, du latin: <i>confer.</i>
CH ₃ OH	Formule chimique du méthanol.
Dfb	Climat continental humide sans saison sèche, selon Köppen.
Dfc	Climat continental froid, sans saison sèche à été court et frais, selon Köppen.
e.g.	Par exemple, du latin: <i>exempli gratia</i>
GAM	Modèle additif généralisé, de l'anglais: <i>Generalized additive model.</i>
GRBV	Groupe de Recherche en Biologie Végétale
HCl	Formule chimique de l'acide chlorhydrique.
i.e.	C'est-à-dire, du latin: <i>id est</i>
UQTR	Université du Québec à Trois-Rivières
MiliQ	Eau pure ultra pure produite par un système de filtration et d'osmose inversé de la société Millipore.
NARI	Indice de végétation sensible aux anthocyanines, de l'anglais: <i>Normalized Anthocyanin Reflectance Index</i>
NDVI	Indice de végétation par différence normalisée, de l'anglais: <i>Normalized Difference Vegetation Index</i>
NDVI ₀	Valeur de réflectance de l'indice NDVI au sol.
NDVI _∞	Valeur de réflectance de l'indice NDVI sur la végétation.
NIR	Proche infrarouge, de l'anglais <i>near infra red</i>
PFSN	Programme de Formation Scientifique dans le Nord.
ROS	Radicaux libres, de l'anglais : <i>Reactive oxygene species</i>

LISTE DES SYMBOLES

Liste des symboles apparaissant dans ce mémoire :

A	Absorbance.
AA	Absorbance ajustée.
Chl (<i>a + b</i>)	Chlorophylles totales
°C	Degré Celsius, unité de l'échelle de température.
Δ	Delta. Différence entre deux grandeurs.
ϵ	Epsilon, unité de l'absorptivité molaire.
g/m^2	Gramme par mètre carré, unité de masse volumique.
ha	Hectare, unité de superficie égale à 10 000 mètres carrés.
ℓ	Longueur, unité de mesure.
ml	Millilitre, unité de mesure de volume valant 10^{-3} litre.
n	Ensemble de l'échantillonnage.
nm	Nanomètre, unité de mesure de longueur valant un milliardième de mètre.
%	Pourcentage.
μmol	Micromole, unité de mesure de quantité de matière, valant 10 mole.
$\mu\text{mol g FS}^{-1}$	Micromole par gramme de feuille sèche, unité de concentration massique

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Mise en contexte

Les écosystèmes des milieux arctiques sont largement étudiés pour les importants changements environnementaux qu'ils subissent. Certains de ces changements sont induits par une hausse des températures moyennes mondiales, particulièrement accentuée dans les zones circumpolaires, où les différences sont plus marquées qu'ailleurs (Serreze et al., 2000). Grâce à l'analyse des images satellitaires récoltées depuis 1980, on peut suivre la dynamique de la végétation arctique à l'échelle du paysage et y observer un verdissement généralisé de la toundra (Ju et Masek, 2016), fréquemment associé à une augmentation du couvert arbustif (Myers-Smith et al., 2011). En effet, l'augmentation de la température et les conséquences qui en découlent semblent, entre autres, affecter la croissance des arbustes érigés en devançant le débourrement des bourgeons (Pop et al., 2000), en favorisant l'élongation annuelle (Blok et al., 2011) et en augmentant les taux métaboliques (Criddle et al., 1994). Ces nouvelles conditions climatiques sont propices à l'augmentation de la hauteur et de la couverture de certains arbustes décidus (Walker et al., 2006), tels les bouleaux (*Betula glandulosa*, *Betula nana*) ou les saules (*Salix* spp.) (Myers-Smith et al., 2011), mais nuisent aux espèces végétales de petites tailles présentes avant l'arbustation telles les espèces productrices de petits fruits appartenant surtout à la famille des éricacées. De nombreuses études se sont intéressées au phénomène de l'arbustation arctique (*cf.* Revue de littérature de Myers-Smith et al. 2020 dans *Ecological Monograph*). Cependant, malgré l'importance des arbustes à petits fruits pour les sociétés humaines et le réseau trophique arctique, trop peu d'études ont documenté l'importance et l'étendue de la diminution des arbustes à petits fruits. Mon étude s'inscrit dans cette démarche.

1.2 Les espèces productrices de petits fruits

L'arbustation de la toundra par la végétation ligneuse érigée décidue provoque la fermeture du milieu. Cette modification du paysage crée une compétition interspécifique pour les ressources notamment pour l'eau, les rares nutriments (Chapin et Körner, 1995) et la lumière limitant ainsi la croissance d'autres espèces (Gerdol et al., 2000). Au Nunavik, les arbustes producteurs de petits fruits (Figure 1.1) sont davantage productifs en plein soleil et semblent être affectés par l'arbustation avec une diminution de la production de fruit passant, par exemple, de 50 g/m² en milieu ouvert à 20 g/m² en milieu fermé pour l'airelle rouge (*Vaccinium vitis idaea*) (Lavallée, 2013). En toundra d'Eurasie occidentale, on a noté une relation négative entre la croissance des arbustes érigés et les arbustes prostrés tel que la myrtille des marais (*Vaccinium uliginosum*), l'airelle rouge et la camarine noire (*Empetrum nigrum*) (Pajunen et al., 2011). Ces données sont concomitantes avec une diminution locale de productivité des petits fruits rapportée par les communautés d'Alaska et du Nord-du-Québec (Cuerrier et al., 2019; Hupp et al., 2015).

Parmi les plantes utilisées par différentes communautés inuites au Nord-Est du Canada, la famille des éricacées est la plus consommée avec onze variétés différentes, suivi ensuite de la famille des rosacées (Cuerrier et al., 2019). Les fruits de nombreux arbustes de la famille des éricacées sont comestibles (e.g. *Vaccinium angustifolium*, *V. vitis-idea*, *E. nigrum*, *Gaultheria procumbens*) et particulièrement riches en antioxydants (Kähkönen et al., 2001) permettant par ailleurs un apport de vitamines (Bushway et al., 1983). Mais l'usage de ces arbustes à petits fruits va au-delà d'une utilisation gastronomique. Les vertus médicinales des arbustes éricacées ont une place de choix dans la pharmacopée des populations inuites (e.g. *Rhododendron groenlandicum*, *Kalmia polifolia*) et sont aussi utilisés pour d'autres raisons pratiques ou spirituelles comme pour allumer un feu, décorer, et même comme indicateur pour la prise de conscience écologique ou climatique (Norton, 2019). La cueillette est une activité traditionnelle qui contribue à la santé et au bien-être des Inuits (Boulanger-Lapointe et al., 2019), en ce sens, plusieurs études suggèrent la nécessité de surveiller cette ressource à mesure que les changements climatiques affectent les régions nordiques (Boulanger-Lapointe et al., 2019; Kellogg et al., 2010; Lévesque et al., 2012).



Figure 1.1 Espèces d’arbustes producteurs de petits fruits. A: Camarine noire (*Empetrum nigrum*), B: Myrtille des marais (*Vaccinium uliginosum*), C: Raisin d’ours des Alpes (*Arctous alpina*), D: Airelle rouge (*Vaccinium vitis-idaea*), E: Bleuets à feuilles étroites (*Vaccinium angustifolium*), F: Gaulthérie couchée (*Gaultheria procumbens*). Les espèces A, B, C, D, F sont présentes dans la toundra arbustive et les espèces E et F sont présente dans la forêt tempérée.

Les arbustes à petits fruits jouent un rôle essentiel dans la diète de certains mammifères sauvages de la toundra (Prescott et Richard, 2016). L’ours noir (*Ursus americanus*), l’ours polaire (*Ursus maritimus*) (Dyck et Kebreab, 2009) le lemming d’Ungava (*Dicrostonyx hudsonius*) et quelques oiseaux résidents ou de passage s’en nourrissent comme le lagopède (*Lagopus* sp.) (Weeden, 1969), la bernache du Canada (*Branta canadensis*) (Cadieux et al., 2005) et la sterne arctique (*Stercorarius longicaudus*) (Andersson, 1976). La diminution de cette ressource entrainerait des modifications pour l’ensemble de l’écosystème puisque, par exemple, les prédateurs du lemming, pourraient voir la population diminuer car ce dernier se nourrit majoritairement de petits fruits et d’insectes une bonne partie de l’année (Gilg et al., 2006). La surveillance de la végétation et plus particulièrement la détermination de la contribution des arbustes à petits fruits se révèle importante pour étudier plus précisément la dynamique des populations animales arctiques (Pettorelli et al., 2011; Pirotti et al., 2014).

1.3 Détecter la végétation grâce à un indice

Jusqu'à tout récemment l'augmentation de la verdoyance de la végétation en général et plus spécifiquement de la toundra a été documentée grâce à l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI) (Kriegler et al., 1969). L'indice est obtenu, non pas en faisant une différence comme le suggère le nom, mais en faisant un rapport entre les réflectances spectrales des bandes de longueurs d'onde de lumière absorbée et réfléchi par les plantes. Les plantes absorbent une partie de la lumière blanche et en rétribuent le reste selon les caractéristiques physicochimiques des feuilles comme la teneur en pigments photosynthétiques (Curran et al., 1990; Penuelas et al., 1995). Étant donné que les chlorophylles sont des pigments ubiquistes aux végétaux photosynthétiques permettant la photosynthèse et donnant la coloration verte aux feuilles (Krause et Weis, 1991), ce sont les réflectances de ces pigments qui sont pris en considération par le NDVI. Sur l'ensemble du spectre émit par le soleil (rayons gammas, rayons X, ultraviolet, lumière visible, proche infrarouge, infra rouge et ondes radars), les feuilles vertes absorbent dans le spectre du visible la plupart du spectre du rouge, appelé *Red* (de l'anglais), mais réfléchissent la plupart des longueurs d'ondes du spectre du proche infrarouge, appelé NIR (de l'anglais *Near-infrared*) (Jackson et Huete, 1991). Au lieu de faire un rapport simple entre proche infrarouge et rouge (Jordan et al., 1994), l'indice obtenu selon le calcul suivant (1.1) est normalisé en raison de la non-linéarité entre la réflectance dans le domaine du visible et la teneur en chlorophylles (Buschmann et Nagel, 1993).

$$NDVI = \frac{NIR - Red}{NIR + Red} \quad \text{Eq. 1.1}$$

Habituellement, le NDVI est compris entre zéro et un à cause de sa formulation où, les valeurs négatives correspondent à une forte réflectance dans le rouge par rapport à celle de l'infrarouge (comme la neige ou l'eau), les valeurs proches de zéro correspondent à des réflectances similaires dans le rouge et le proche infrarouge comme le sol ou de la végétation morte et enfin, les valeurs positives correspondent à des réflectances dans l'infrarouge supérieures à celles obtenues dans le rouge, les valeurs plus élevées indiquent une végétation plus dense (Jackson et Huete, 1991). Cet indice est considéré comme un bon proxy de la productivité primaire à l'échelle mondiale, cependant les valeurs de réflectances du sol ($NDVI_0$) et de la végétation ($NDVI_\infty$) peuvent varier selon le milieu

étudié et la saison (Montandon et Small, 2008). Dans la toundra, il semble que l'indice NDVI explique faiblement la variation de la biomasse en raison de la présence de mousse et d'arbustes persistants (Cunliffe et al., 2020), et ne permet pas de faire la distinction entre différentes formes végétatives (arbuste décliné prostré, arbuste érigé décliné ou graminée).

1.4 Un nouvel indice sensible aux anthocyanines

Les chlorophylles ne sont pas les seuls pigments végétaux qui puissent être détectés grâce au spectre d'absorbance. Les anthocyanines donnent des couleurs violettes, bleues et rouges à de nombreux tissus végétaux et la famille des éricacées est reconnue pour produire ces métabolites secondaires (Ștefănescu et al., 2019). Ce pigment est détectable avec les réflexions des bandes spectrales du vert (*Green*, en anglais) et celles en marge de la bande du rouge (*Red-edge*, en anglais) (Gitelson et Merzlyak, 1997). C'est ainsi que Gitelson a produit un indice de réflectance des anthocyanines (ARI, de l'anglais *Anthocyanin Reflectance Index*) (Gitelson et al., 2001). Récemment, Bayle l'a normalisé (Eq. 1.2) et a étudié le potentiel de ce nouvel indice NARI (de l'anglais *Normalized Anthocyanin Reflectance Index*) dans les Alpes françaises (Figure 2). En comparant les indices NARI et NDVI au cours de la saison, l'étude a montré une distinction claire entre les plantes graminées et la végétation ligneuse éricacée (Bayle, 2019).

$$NARI = \frac{\frac{1}{Green} - \frac{1}{Rededge}}{\frac{1}{Green} + \frac{1}{Rededge}} \quad \text{Eq. 1.2}$$

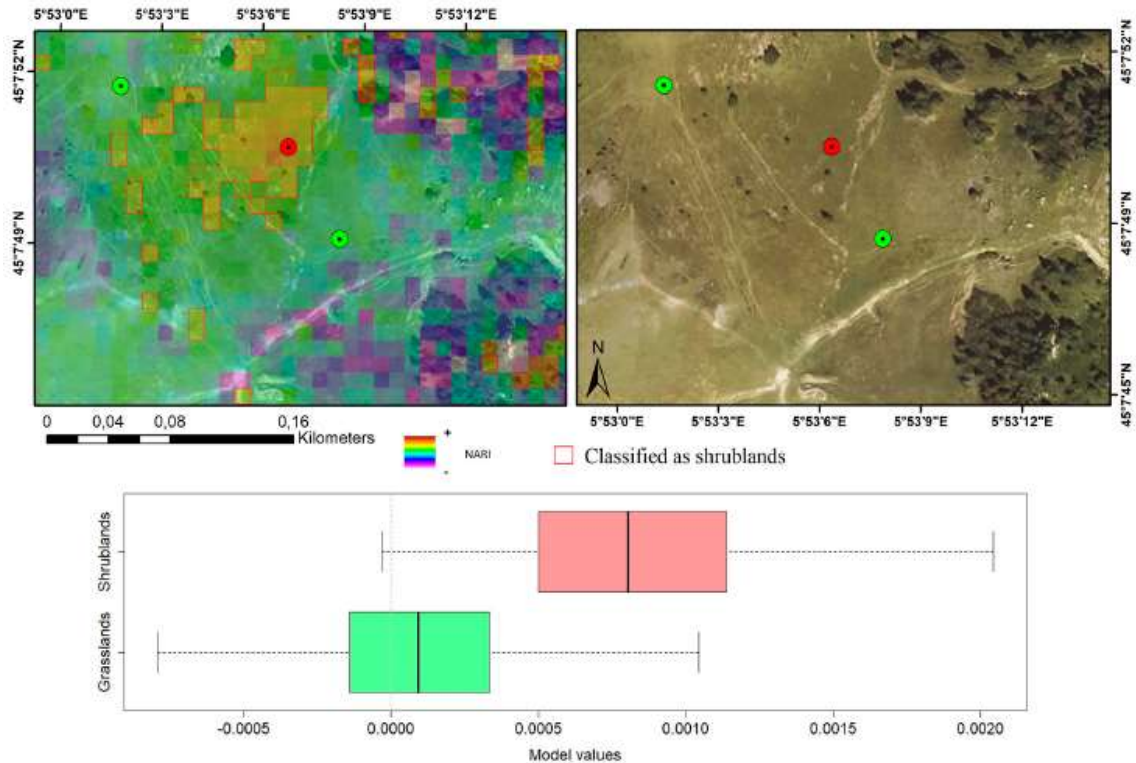


Figure 1.2 Exemple de distinction entre les arbustes (rouge) et les herbes de prairie (vert) par juxtaposition des valeurs de NARI et une photo aérienne dans les Alpes françaises. Les pixels classés comme arbustes sont entourés par un contour rouge (Extrait de Bayle *et al.* 2019).

1.5 Quand étudier le NARI et comment le distinguer du NDVI?

Les anthocyanines sont transitoires dans les feuilles et la littérature relève quatre fonctions distinctes de phytoprotection qui permettent de comprendre quand et dans quelles circonstances les teneurs foliaires peuvent augmenter et pourront être détectées plus efficacement avec le NARI. Les anthocyanines jouent un rôle dans :

- L'ajustement osmotique face au stress de la sécheresse et du gel (Chalker-Scott, 1999)
- La photoprotection des feuilles juvéniles et sénescents contre la lumière (Close et al., 2002; Dodd et al., 1998)
- La protection contre les UV (Lee et Lowry, 1980)
- La capacité antioxydante de l'organisme (Close et al., 2001)

- La défense contre les insectes herbivores (Archetti, 2000; Archetti et Brown, 2004; Archetti et al., 2009)

Ces deux dernières fonctions ne semblent pas suivre la variation saisonnière de la production en anthocyanines (Close et al., 2001; Grace et al., 1998). D'autre part la variabilité temporelle s'explique par le fait que ces fonctions sont particulièrement importantes au début de la saison de croissance alors que les températures sont basses et que les feuilles juvéniles n'ont pas encore atteint la photostabilité (résistance de l'appareil photosynthétique face à la lumière naturelle) (Drumm-Herrel et Mohr, 1985), et en fin de saison de croissance lorsque la photosynthèse est entravée par l'arrivée du froid (Chalker-Scott, 1999; Hoch et al., 2001). La lumière solaire n'étant plus autant transformée en énergie, des radicaux libres se forment et détruisent les tissus foliaires; un phénomène appelé photoinhibition (Tyystjärvi et Aro, 1996). L'accumulation d'anthocyanines permet de filtrer la lumière et de réduire les réactions photoinhibitrices (Lee et Lowry, 1980). Ainsi, la teneur tendrait à être plus élevée dans les jeunes feuilles alors que le taux photosynthétique est faible (Gamon et Surfus, 1999), et lorsque les feuilles sénescents ont un taux de chlorophylles plus bas en fin de saison.

1.6 Comment distinguer les groupes d'espèces?

À l'échelle satellitaire, il est possible de faire une distinction entre les catégories d'arbustes de la famille des éricacées à feuille persistante (*e.g. E. nigrum, V. vitis-idaea*) et les arbustes à feuilles caduques (*e.g. V. uliginosum*) par une différenciation temporelle. Comme les arbustes à feuilles persistantes utilisent le même mécanisme de photoprotection avec les anthocyanines tout au long de l'hiver (Hughes et Smith, 2007), leur suivi pourrait se faire lorsqu'il n'y aura plus de signal des arbustes de la famille des éricacées à feuille caduque. Cependant, la différenciation inter espèces d'arbustes à feuilles caduques est limitée à une échelle spatiale plus grande avec l'utilisation du NARI satellitaire (Bayle, 2019). La différenciation entre les espèces reste difficile à prévoir car l'augmentation des teneurs en anthocyanines est un mécanisme de protection qui peut varier considérablement annuellement, intra et inter spécifiquement (Matile et al., 1999) et que les signatures spectrales ne peuvent pas être uniques à chaque espèce (Price, 1994), la discrimination est tout de même possible grâce à des images prises à une échelle spatiale plus fine et s'il existe

des données spectrales (Cochrane, 2000) sur les espèces d'intérêt pour l'étude (Figure 1.1) qui sont les arbustes majoritairement responsables de la production de petits fruits. Mais actuellement, la littérature ne nous permet pas d'avoir une bibliothèque des caractéristiques spectrales des espèces d'intérêt propre au milieu étudié. L'analyse des feuilles par spectrophotométrie est une autre méthode qui permet de faire des prédictions sur les teneurs en anthocyanines et en chlorophylles à l'échelle de la feuille pouvant être utilisée pour prédire les teneurs du couvert végétal par télédétection (Card et al., 1988). Cependant, nous ne savons pas encore si les teneurs en anthocyanines foliaires sont suffisamment importantes à un moment donné de l'année pour permettre une détection satellitaire de la coloration rouge des feuilles. De plus il faut savoir si les teneurs en chlorophylles sont suffisamment faibles pour permettre la détection de la couleur rouge. Enfin il faut savoir si les espèces d'intérêt pour l'étude ont des teneurs pigmentaires distinctives du reste de la végétation.

A l'échelle de la feuille, l'analyse des feuilles par spectrophotométrie permettrait de caractériser les variations pigmentaires et comparer les deux groupes de plantes à distinguer (*i.e.*, Les arbustes producteurs de petits fruits et le reste de la végétation). De plus, l'analyse des images hyperspectrales en laboratoire pourrait aussi permettre de caractériser les variations pigmentaires et comparer les signatures spectrales de la communauté végétale tout en permettant de tester l'indice NARI en complémentarité avec l'indice NDVI à l'échelle de la feuille. Ainsi la caractérisation des variations pigmentaires et la distinction possible des arbustes producteurs de petits fruits du reste de la végétation seraient abordées par deux méthodes avant de pouvoir par la suite, mettre en lien les teneurs pigmentaires avec les indices de végétation à diverses échelles spatiales.

1.7 OBJECTIF

Le but général de ce projet est de faire un suivi plus précis de la végétation arbustive en milieu nordique en tentant de discerner la contribution des arbustes à petits fruits dans l'ensemble de la végétation. Comme les feuilles de ces arbustes ont la particularité de produire des anthocyanines et que la lumière sur les feuilles a une incidence différente, nous utiliserons deux méthodes pour tenter de caractériser les arbustes producteurs de petits fruits par rapport au reste de la végétation.

Le premier objectif est de caractériser les variations des pigments d'anthocyanines et de chlorophylles (dans le temps, entre les sites, entre les espèces) pour ensuite comparer les teneurs pigmentaires entre les arbustes producteurs de petits fruits et le reste de la végétation. Cet objectif est élaboré dans le chapitre II de ce mémoire.

Le second objectif est d'explorer les propriétés optiques des feuilles pour comparer la variabilité intra et interspécifiques de certaines espèces productrices de petits fruits et d'autres espèces fréquemment associées et de tester les indices de végétation NARI et NDVI pour comparer les deux types de végétation. Cet objectif est présenté dans le chapitre III de ce mémoire.

CHAPITRE II

DISTINCTION DES ARBUSTES PRODUCTEURS DE PETITS FRUITS EN MILIEU NORDIQUE À L'AIDE DES DYNAMIQUES PIGMEN- TAIRES SAISONNIÈRES DES FEUILLES

L'article scientifique contenu dans ce chapitre sera soumis en anglais à la revue *Functional Ecology*. Les auteurs de celui-ci sont Caroline Macarez, Esther Lévesque et Vincent Maire. J'ai rédigé l'article en français sous la supervision d'E. Lévesque et V. Maire. Afin de pouvoir publier, je traduirai l'article en anglais. Par mon implication dans ce processus, je serai le premier de cet article, suivi de ma directrice (E. Lévesque), puis de mon codirecteur (V. Maire).

RÉSUMÉ

La dynamique temporelle de l'arbustation en Arctique est visible grâce aux images satellitaires captant la dynamique des réflectances des pigments chlorophylliens dans les feuilles des arbustes érigés. Il est moins évident de déterminer les changements spécifiquement associés aux arbustes producteurs de petits fruits comme certaines éricacées. Ces arbustes prostrés produisent dans leurs feuilles une teneur élevée d'anthocyanines qui permettrait de détecter leur dynamique grâce à un indice satellitaire sensible aux anthocyanines. L'objectif de notre étude est d'étudier la variabilité spatiale, temporelle et inter-espèces des pigments foliaires de la végétation caractéristique des milieux nordiques et de la forêt boréale tempérée afin de tester distinction entre les arbustes producteurs de petits fruits et le reste de la végétation.

Les sites à l'étude sont au Nunavik à Kuujjuaq et Kangiqsualujjuaq, et à Trois-Rivières près du laboratoire. L'échantillonnage régulier de mai à octobre porte sur des espèces productrices de petits fruits et sur les espèces de la végétation associée. Nous avons mesuré la teneur en anthocyanines et chlorophylles foliaire par extraction et spectrophotométrie. La dynamique pigmentaire a été analysée par des modèles additifs généralisés.

Les résultats ont montré que les augmentations de teneur en anthocyanines et les chutes de chlorophylles sont concomitantes et ont lieu de mi-septembre à fin octobre. Les dynamiques saisonnières sont les mêmes dans tous les sites, mais les intensités d'expression sont différentes. L'espèce explique une grande partie de la variabilité autant pour la dynamique que pour l'intensité d'expression des pigments. Enfin, nous avons montré que la distinction entre les espèces productrices de petits fruits et le reste de la végétation est possible à partir des teneurs pigmentaires.

Ces résultats à l'échelle de la feuille sont essentiels pour passer à d'autres échelles spatiales qui permettraient de mieux comprendre les dynamiques végétales des régions difficiles d'accès comme en Arctique.

Mots-clés : Arbustes producteurs de petits fruits, Anthocyanines, Chlorophylles, Végétation nordique.

INTRODUCTION

Bien que les écosystèmes des milieux arctiques soient les plus affectés par le réchauffement planétaire (Serreze et al., 2000), trop peu d'études ont documenté l'importance et l'étendue de la diminution des arbustes à petits fruits reliées à ces changements. Avec la hausse des températures moyennes mondiales, particulièrement accentuée dans les zones circumpolaires, un changement notable concerne le verdissement généralisé de la toundra (Ju et Masek, 2016; Tape et al., 2006), fréquemment associé à une augmentation du couvert arbustif (Myers-Smith et al., 2011). Le phénomène d'arbustation est essentiellement relié à la croissance des arbustes érigés (Blok et al., 2011; Criddle et al., 1994; Pop et al., 2000), avec l'augmentation de la hauteur et de la couverture de certains arbustes décidus (Walker et al., 2006), tels les bouleaux (*Betula glandulosa*, *Betula nana*) ou les saules (*Salix* spp.) (Myers-Smith et al., 2011; Tremblay et al., 2012). Cependant, cette dynamique des arbustes érigés nuit aux arbustes de petite taille telles les espèces productrices de petits fruits (Lavallée, 2013; Lévesque et al., 2012), particulièrement importantes pour la subsistance des communautés inuite (Lussier, 2017) et de la faune sauvage comme l'ours noir (*Ursus americanus*) et le lemming d'Ungava (*Dicrostonyx hudsonius*) et plusieurs oiseaux résidents ou de passage comme le lagopède (*Lagopus* sp.) et la sterne arctique (*Stercorarius longicaudus*) (Cadieux et al., 2005; Prescott et Richard, 2016; Weeden, 1969).

La dynamique temporelle de l'arbustation a été fréquemment décrite, notamment grâce à l'utilisation d'images satellitaires récoltées depuis 1980 et d'un indice de végétation par différence normalisée (NDVI) (Ju et Masek, 2016; McManus et al., 2012; Pattison et al., 2015). Ce dernier capture la capacité de la chlorophylle foliaire à absorber la radiation solaire dans le visible et à la réfléchir dans le proche infrarouge (Kriegler et al., 1969). Il est toutefois moins évident de déterminer les changements accordés aux arbustes à petits fruits dont la plupart sont de petite taille et appartiennent à la famille des éricacées. Ces arbustes prostrés ont la particularité d'augmenter la teneur en anthocyanines dans leurs feuilles lorsque l'activité photosynthétique est ralentie par des températures froides ou lorsque la quantité de chlorophylles est plus faible à cause d'une diminution de la luminosité (Chalker-Scott, 1999; Gamon et Surfus, 1999; Hoch et al.,

2001). Ce phénomène moléculaire permettrait de détecter la présence des arbustes à petits fruits grâce à un nouvel indice spectrométrique sensible aux anthocyanines appelé NARI (pour « Normalized Anthocyanin Reflectance Index »). L'indice NARI correspond au ratio normalisé des valeurs de réflectance dans le vert et le proche infrarouge (Gitelson et Merzlyak, 1997; Gitelson et al., 2001). Cet indice a permis de faire la distinction entre des arbustes éricacées et des graminées dans les Alpes françaises (Bayle, 2019). Les graminées et les éricacées ont des signatures spectrales très contrastées de qui a favorisé la distinction entre ces deux types de végétation.

En revanche, il est encore trop tôt pour déterminer si cet indice est généralisable à d'autres contextes et d'autres espèces. Par exemple, il n'a jamais été utilisé dans le contexte de l'arbustation arctique qui concerne des espèces d'arbustes érigés décidus et d'autres espèces éricacées qui sont des producteurs de petits fruits. Afin de relier ultimement les indices de végétation reflétant un état optique à un état biologique des plantes et faire une distinction entre les groupes d'arbustes, il est essentiel de caractériser la dynamique saisonnière des pigments d'anthocyanines et de chlorophylles. Cette première étape permettra d'analyser les variations au sein de chaque site et entre les sites, au sein et entre les espèces.

Nous avons établi trois sites d'échantillonnage sur lesquels nous avons récolté des feuilles d'espèces caractéristiques du milieu et des espèces arbustives productrice de petits fruits. La saison d'échantillonnage s'est échelonnée sur toute la période végétative avec une fréquence minimalement bimensuelle. Les feuilles ont été traitées en laboratoire par spectrophotométrie pour déterminer leur teneur en pigment d'anthocyanines et de chlorophylles. Notre premier objectif est de connaître les périodes de pic et de diminution des anthocyanines et des chlorophylles dans les feuilles de plusieurs espèces pour la saison. Notre second objectif est de voir si les variations pigmentaires sont différentes entre les sites et si les teneurs saisonnières sont variables. Le troisième objectif est de voir si toutes les espèces ont des variations pigmentaires. Enfin à l'issue de cette caractérisation pigmentaire, le dernier objectif est de déterminer si les espèces d'arbustes producteurs de petits fruits ont des variations saisonnières remarquables qui permettraient de les différencier par rapport aux autres espèces.

MÉTHODES

Sites d'étude

Deux sites similaires ont été établis au Nunavik (Québec nordique) à la limite du climat polaire de toundra délimité par le 58^{ème} parallèle pour tester des espèces d'arbustes producteurs de petits fruits et la végétation associée. Un troisième site plus au sud dans les basses terres du fleuve Saint-Laurent, à proximité du laboratoire, a permis de tester d'autres groupes fonctionnels tout en garantissant une plus longue série temporelle et un échantillonnage plus fréquent.

Le premier site est situé aux abords du village inuit de Kuujjuaq (en syllabaire Inuktitut: ᑕᓄᓄᓄᓄ) (58° 03'N, 68° 23'O) à 39 m d'élévation. Le climat de la région est de type subarctique sans saison sèche (Dfc) selon la classification Köppen-Geiger (Kottek et al., 2006). La station météorologique la plus proche (située à 2 km du site d'étude) a enregistré entre 1981 et 2010 des précipitations annuelles moyennes de 521 mm (la moitié sous forme de neige). La température annuelle moyenne est de -5,9 °C (MELCC, 2022a). Le site est dans la zone boréale, dans le sous-domaine bioclimatique de la toundra forestière (Ressources naturelles et Faune et al., 2021). La communauté végétale est constituée d'arbustes érigés décidus (e.g., *Alnus crispa* Aiton., *Betula glandulosa* Michaux et *Salix planifolia* Pursh) qui abondent en association avec des arbustes éricacées nains (e.g., *E. nigrum* L., *V. uliginosum* L.) (Parsons et al., 1994). On retrouve aussi dans cette association végétale des lichens et des bryophytes ainsi que des résineux (e.g., *Picea mariana* Miller et *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch).

Le deuxième site est légèrement plus au Nord (0,3°) dans le village de Kangiqsualujjuaq (en Inuktitut : ᑕᓄᓄᓄᓄᓄ) (58° 69' N, 65° 93' O) à 37 m d'élévation. Les précipitations annuelles moyennes enregistrées entre 1998 et 2004 sont de 625 mm et la température annuelle moyenne est de -5,8 °C (Diaconescu et al., 2018). Le site est dans la zone de végétation arctique dans le sous-domaine bioclimatique de la toundra à arbustes dressés du bas arctique (Ressources naturelles et Faune et al., 2021). La communauté végétale du site est similaire à celle du premier site.

Le dernier site d'échantillonnage est situé dans un boisé sur le campus de l'Université du Québec Trois-Rivières (46° 34' N, 72° 58' O) à 47 m d'élévation dans un environnement tempéré nordique dans la région de la Haute-Mauricie (Québec, Canada). Le climat est de type continental humide sans saison sèche (Dfb) selon la classification Köppen-Geiger (Kottek et al., 2006). Les données climatiques à long terme provenant de la station météorologique de Trois-Rivières indiquent des précipitations moyennes annuelles de 872 mm et la température annuelle moyenne est de 5,2 °C de 1981 à 2010 (MELCC, 2022b). La végétation se trouve dans le sous-domaine bioclimatique de l'érablière à tilleul de l'est (Saucier et al., 2011). La communauté végétale est constituée d'arbres décidus (e.g., *Corylus cornuta* Marshall, *Prunus virginiana* L., *Salix* spp., *Populus grandidentata* Michaux, *Acer rubrum* L.), d'arbres résineux (e.g., *Pinus banksiana* Lamb., *Picea mariana* Miller), d'arbustes de la famille des éricacées (e.g., *Vaccinium angustifolium* Aiton., *G. procumbens* L.), et de graminoides (e.g., *Oryzopsis asperifolia* Michaux., *Elymus canadensis* L.).

Choix des espèces

Nous avons choisi des espèces abondantes appartenant à différents groupes fonctionnels caractéristiques de zones nordiques et arctiques (arbre à feuillage décadu, arbre à feuillage persistant, arbuste à feuillage décadu, arbuste à feuillage persistant et plante herbacée) (Tableau 1). Nous avons aussi sélectionné des espèces appartenant à la famille des éricacées dominantes en région nordique et majoritairement responsable de la production de petits fruits, appelées espèce d'intérêt pour l'étude.

Récolte des échantillons foliaires

La récolte s'est faite de façon aléatoire, 10 (± 3) feuilles par espèce provenant d'individus différents ont été placées dans une enveloppe de papier dans un sachet hermétique avec des cristaux de silice pour préserver les pigments (Esteban et al., 2009). Elles ont été conservées à 20 °C dans le noir jusqu'à dessiccation complète puis réduite en poudre en vue de faire l'extraction des pigments et la quantification par spectrophotométrie.

Extraction des pigments foliaires

Anthocyanines

Comme les anthocyanines sont instables dans une solution basique, nous avons acidifié la solution d'extraction en utilisant de l'acide chlorhydrique (HCl) et de l'eau MiliQ dans du méthanol (CH₃OH, 99,9 %) à -20 °C dans un rapport volumique 90 :1 :1 (Murray et Hackett, 1991). Environ 0,055 g de poudre de feuille sèche ont été placés dans un tube à essai avec 10 ml de solvant d'extraction dans le noir à 4 °C pendant 2 h. Les valeurs d'absorbance mesurées par spectrophotométrie correspondant à 529 nm et 650 nm ont été utilisées pour calculer l'absorbance d'anthocyanines AA permettant ainsi de corriger l'effet des chlorophylles (Sims et Gamon, 2002) selon l'équation (1) suivante :

$$AA = A_{529} - (0.288 * A_{650}) \quad \text{Eq. 1}$$

La teneur en anthocyanines dans la cuvette du spectrophotomètre a été calculée en utilisant la loi de Beer Lambert exprimée par l'équation ci-dessous (2).

$$A = \varepsilon * \ell * C \quad \text{Eq.2}$$

Où A est l'absorbance corrigée, ε est le coefficient d'absorbance molaire des anthocyanines dans la solution (méthanol-HCl-eau) à 529 nm (30 000 l mol⁻¹ cm⁻¹) (Murray et Hackett, 1991), ℓ est la longueur de la cuvette traversée par la lumière (1 cm) et C est la concentration en mol l⁻¹. Grâce à la quantité exacte de poudre de feuille utilisée (0,001g près) et le volume de solution d'extraction, les valeurs ont été exprimées en μmol par gramme de feuille sèche ($\mu\text{mol gFS}^{-1}$)

Chlorophylles

Pour l'analyse des chlorophylles, environ 0,055 g de poudre de feuille ont été placés dans un tube à essai avec 10 ml de méthanol pur (CH₃OH, 99,9 %) préalablement conservé à -20 °C (Porra et al., 1989). Des tests préliminaires à cette température ont permis d'évaluer le temps d'extraction à environ 45 minutes. Les échantillons ont été centrifugés pendant 10 minutes à 10 000 tours/min avant la lecture au spectrophotomètre Cary Eclipse (Agilent Thechnologies, Palo, CA, USA). La mesure des valeurs d'absorbance à 652 nm, 665 nm et 750 nm sont utilisés pour calculer les concentrations de chlorophylles (Chl a +b) en nmol/ml d'échantillon à l'aide de l'équation (3) suivante (Lichtenthaler, 1987) :

$$\text{Chl } a + b = 24.23*(A_{652}-A_{750}) + 3.26 * (A_{665}-A_{750}) \quad \text{Eq.3}$$

Les valeurs ont été exprimées en μmol par gramme de feuille sèche ($\mu\text{mol gFS}^{-1}$).

Analyse des données

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées dans R version 4.1.3 (Équipe centrale de développement 2022). Nous avons choisi de construire des modèles additifs généralisés (GAM) puisqu'ils offrent un meilleur ajustement lorsque les relations des variables expliquées et des variables prédictives sont non linéaires (Faraway, 2016; Hastie et Tibshirani, 1987, 1990). L'ajout d'une constante minime de 0,01 (0,8% par rapport à la moyenne) pour les teneurs en anthocyanines a permis de prendre en compte les vrais zéros dans la distribution asymétrique des valeurs en anthocyanines. Une distribution Gamma avec une fonction de liaison logarithmique pour les deux variables réponse a permis une distribution normale et l'homoscédasticité, la variance des erreurs était constante et la distribution autour de zéro était normale avec la validation visuelle de la fonction "gam.chek" du package "mgcv" (R, version 4.1.3).

Pour déterminer l'impact du site en tant que variable prédictive sur les teneurs en anthocyanines et en chlorophylles, nous avons comparé trois modèles par pigment avec le package "mgcv". Les modèles nuls (MC_0 et MA_0) faisaient office de point de comparaison, la variable réponse était en fonction de la date. Les premiers modèles (MC_1 et MA_1) permettaient de voir les différences de teneur moyenne entre les sites avec l'ajout de la variable site sans interaction. Les seconds modèles (MC_2 et MA_2) incluant une interaction du site testaient si différentes dynamiques saisonnières existaient entre les sites. Les modèles ont été classés à l'aide des pondérations du critère d'information d'Akaike (AICc) (Akaike, 1974), de la qualité de l'ajustement (R^2) et du p -value. Le package "visreg" a permis d'afficher les résultats des modèles ajustés pour en faire une analyse visuelle complémentaire à l'analyse statistique. Le même procédé a été appliqué pour comparer les modèles sans (MC_3 et MA_3) et avec interaction (MC_4 et MA_4) de la variable espèce. La relation entre les teneurs en anthocyanines et les chlorophylles tenant compte des variations spatio-temporelles pour chaque espèce a été analysée à l'aide d'un modèle de régression. Nous avons utilisé le package "jtools" pour visualiser les pentes. Tous les modèles avaient une bonne convergence.

Dans l'analyse de covariance (ANCOVA), nous avons utilisé la date comme covariable et nous nous sommes intéressés aux différences possibles de la teneur pigmentaire moyenne entre deux groupes d'espèces (espèces d'arbustes producteurs de petits fruits et les autres espèces de l'étude). L'analyse post-hoc pour les comparaisons par paires a été effectuée avec une correction de test multiple de Bonferroni (0,05/2) (Bonferroni, 1936) pour identifier les groupes statistiquement différents., elle a été réalisée avec la fonction "*emmeans_test*" du package "*rstatix*" (R, version 4.1.3).

RÉSULTATS

Échantillonnage

Sur les 20 espèces différentes échantillonnées à travers les trois sites, six (30%) appartenaient au groupe des espèces d'arbustes producteurs de petits fruits et ces dernières appartenaient toutes à la famille des éricacées (Tableau 1). Une seule espèce était présente sur tous les sites (*Picea mariana*), les autres espèces étaient caractéristiques des deux milieux différents (arctique et nordique tempéré).

Tableau 1. Liste des espèces de plantes vasculaires échantillonnées à Trois-Rivières, à Kuujjuaq et Kangiqsualujuaq, Québec, Canada. Les «X » indiquent sur quel site les espèces ont été échantillonnées, les « * » signifient que ce sont des espèces d'arbustes produisant des petits fruits et que nous appelons espèces d'intérêt pour l'étude. La mention « A-1 » signifie que ce sont les feuilles de l'année précédente qui ont été récoltées, sans mention cela signifie que ce sont les feuilles de l'année en cours.

	Trois-Rivières	Kuujjuaq	Kangiqsualujuaq
<u>Arbre feuilles décidues</u>			
Rosaceae			
<i>Prunus virginiana</i> L.	X		
Salicaceae			
<i>Populus grandidentata</i> Michx.	X		
Sapindaceae			
<i>Acer rubrum</i> L.	X		
<u>Arbre feuilles persistantes</u>			
Pinaceae			
<i>Picea mariana</i> Mill.	X	X	X
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	X		
<u>Arbuste Feuilles décidues</u>			
Betulaceae			
<i>Alnus crispa</i> L.		X	X
<i>Betula glandulosa</i> Michx.		X	X
<i>Corylus cornuta</i> L.	X		
Ericaceae			
<i>Arctous alpina</i> L. *		X	
<i>Vaccinium angustifolium</i> L. *	X		
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. *		X	X
Salicaceae			
<i>Salix sp.</i>		X	X
<u>Arbuste Feuilles persistantes</u>			
Ericaceae			
<i>Empetrum nigrum</i> L. *		X	X
<i>Gaultheria procumbens</i> L. *	X		
<i>Gaultheria procumbens</i> L. (A-1) *	X		
<i>Rhododendron groenlandicum</i> (Oeder). Kron et Judd		X	X
<u>Plante herbacée</u>			
Cyperaceae			
<i>Carex sp.</i>		X	X
Poaceae			
<i>Elymus canadensis</i> L.	X		
<i>Oryzopsis asperifolia</i> Michx.	X		
<i>Gaminea sp.</i>		X	X
Total Espèces	11	10	9

Variations saisonnières des pigments

Les teneurs en anthocyanines étaient minimales ($< 0,2 \mu\text{mol gFS}^{-1}$) ou parfois nulles, en début de saison (entre mai et fin juin) puis augmentaient au cours de la saison de végétation (Figure 1) (Coefficient de Kendal= 0,24, p -value $< 0,001$). Dix espèces réparties sur les sites arctiques et le site tempéré sur un total de 20 espèces (50%) avaient une valeur nulle en anthocyanines en début de saison, mais révélaient une teneur supérieure à zéro pour au moins deux dates consécutives par la suite. Les pics élevés d'anthocyanines ($\geq 4 \mu\text{mol gFS}^{-1}$) n'apparaissent qu'à partir de mi-septembre et octobre et correspondaient à des valeurs très faibles en chlorophylles ($\leq 0,4 \mu\text{mol gFS}^{-1}$) (Figure 1).

A l'inverse, les teneurs en chlorophylles étaient maximales en début de saison, entre mai et fin juin ($\geq 3 \mu\text{mol gFS}^{-1}$), puis diminuaient jusqu'à la sénescence des feuilles ($\leq 2 \mu\text{mol gFS}^{-1}$, coefficient de Kendal = -0,28, p -value $< 0,001$). L'ensemble des échantillons avait des valeurs de chlorophylles supérieures à zéro.

À chaque date, le degré de dispersion des teneurs en chlorophylles et anthocyanines étaient élevées, et s'expliquaient en grande partie par un effet site et espèce (*cf.* plus bas, Tableau 2).

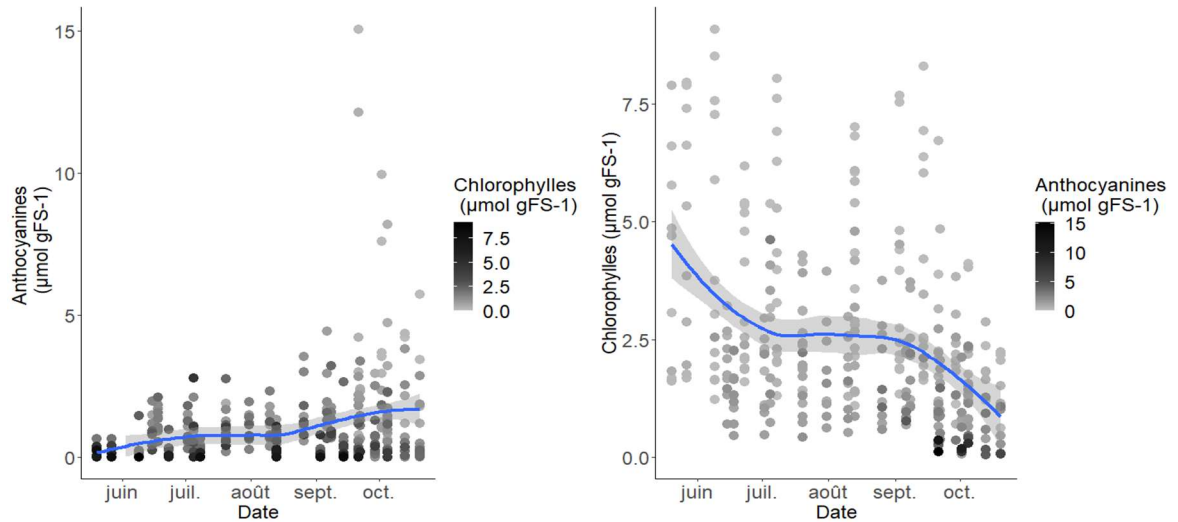


Figure 1. Variation temporelle des teneurs pigmentaires de chlorophylles et d'anthocyanines mesurées par spectrophotométrie à partir de feuilles sèches (FS) pour l'ensemble des échantillons. (N = 304).

Variations des pigments en fonction des sites

La teneur en anthocyanines sur le site de Trois-Rivières se démarquait davantage par une variabilité élevée ($\text{var} = 5,45$) avec un minimum plus bas ($\text{min} = 0,055 \mu\text{mol gFS}^{-1}$) et un maximum plus élevé ($\text{max} = 9,0 \mu\text{mol gFS}^{-1}$). C'était le seul site sur lequel les échantillons pouvaient avoir des teneurs en anthocyanines égales à zéro, le maximum d'anthocyanines était nettement inférieur à celui observé sur les autres sites (Figure 2) ($\text{min} = 0$, $\text{max} = 5,73 \mu\text{mol gFS}^{-1}$). Même si les sites nordiques (Kuujjuaq et Kangiqsualujjuaq) avaient une variabilité moindre, à Kuujjuaq, le minimum et la moyenne en chlorophylles étaient plus faibles ($\text{min} = 6,9$ et $\text{moyenne} = 14,3 \mu\text{mol gFS}^{-1}$), tandis que les valeurs minimales, moyennes et maximales étaient supérieures pour les teneurs en anthocyanines.

Selon les améliorations du critère d'information d'Akaike (Tableau 2) et l'exploration visuelle, les valeurs moyennes en chlorophylles et anthocyanines étaient différentes entre les sites, mais leur dynamique saisonnière respective n'était pas différente. Les modèles sans interaction MC_1 et MA_1 étaient améliorés par rapport aux modèles nuls MC_0 et MA_0 (chlorophylles $\Delta=112$, anthocyanines $\Delta=113$), et avaient un meilleur ajustement par rapport au modèle incluant l'interaction MC_2 et MA_2 .

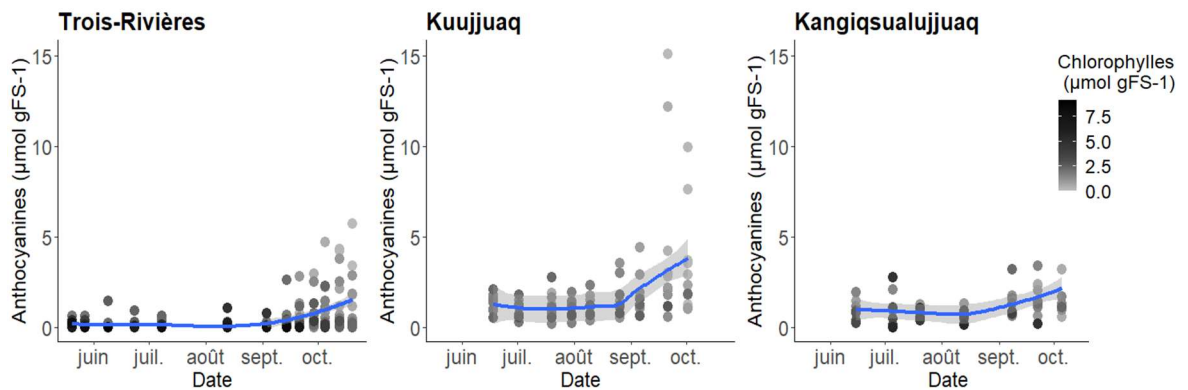


Figure 2. Variation temporelle des teneurs pigmentaires d'anthocyanines et de chlorophylles mesurées par spectrophotométrie à partir de feuilles sèches (FS) pour chaque site. Un site en forêt tempérée (Trois-Rivières) et deux sites en toundra arbustive (Kuujjuaq et Kangiqsualujjuaq).

Variations des anthocyanines et des chlorophylles entre les espèces

L'inclusion du facteur espèce permettait d'augmenter la variation expliquée des pigments (MC₃ et MA₃, chlorophylles $\Delta_{MC3-MC1}=169$, anthocyanines $\Delta_{MA3-MA1}=185$, Tableau 2). L'inclusion de l'interaction entre la date et l'espèce permettait un nouveau gain important de l'explication de la variation (MC₄ et MA₄, chlorophylle $\Delta_{MC4-MC1}=341$, anthocyanines $\Delta_{MA4-MA1}=313$, Tableau 2). Cela signifiait que certaines espèces avaient des dynamiques saisonnières (e.g. *P. gandidentata*, *A. alpina*, *B. glandulosa*) alors que d'autres avaient des teneurs stables au cours de la saison (*V. vitis-ideae*, *P. mariana*, *R. groenlandicum*). Parmi les dynamiques observées, trois patrons semblaient se distinguer : Certaines espèces avaient des teneurs relatives élevées pour les deux pigments (e.g. *A. rubrum*, *V. uliginosum*), d'autres espèces avaient des teneurs très élevées pour un seul pigment (*Graminea* sp., *Carex* sp.) enfin certaines espèces avaient des teneurs très faibles en chlorophylles ou même pour les deux pigments ($\leq 2 \mu\text{mol gFS}^{-1}$, e.g. *P. mariana*, *E. nigrum*) (Figure 3).

Tableau 2. Comparaison de modèles grâce au critère d'information d'Akaike (AICc) et du Coefficient de détermination (R^2) permettant de faire ressortir l'effet du site, de la date et l'espèce et de leurs interactions sur les teneurs en anthocyanines et chlorophylles. Les données ont été récoltées à Trois-Rivières, Kuujuaq et Kangiqsualujuaq (n=304). La famille de distribution est Gamma et la fonction de lien est logarithmique. *** indique lorsque le modèle de régression était significatif au seuil de $P < 0.001$.

Chlorophylles totales				Anthocyanines totales			
Mod.	Variables	ΔAICc	R^2	Mod.	Variables	ΔAICc	R^2
MC ₀	Chloro ~ Date	0	0.19***	MA ₀	Antho ~ Date	0	0.10***
MC ₁	Chloro ~ Date + Site	112	0.43***	MA ₁	Antho ~ Date + Site	113	0.21***
MC ₂	Chloro ~ Date + Site + Date : Site	104	0.43***	MA ₂	Antho ~ Date + Site + Date : Site	111	0.28***
MC ₃	Chloro ~ Date + Site + Espèce	169	0.63***	MA ₃	Antho ~ Date + Site + Espèce	185	0.34***
MC ₄	Chloro ~ Date + Site + Espèce + Date : Espèce	341	0.92***	MA ₄	Antho ~ Date + Site + Espèce + Date : Espèce	313	0.71***

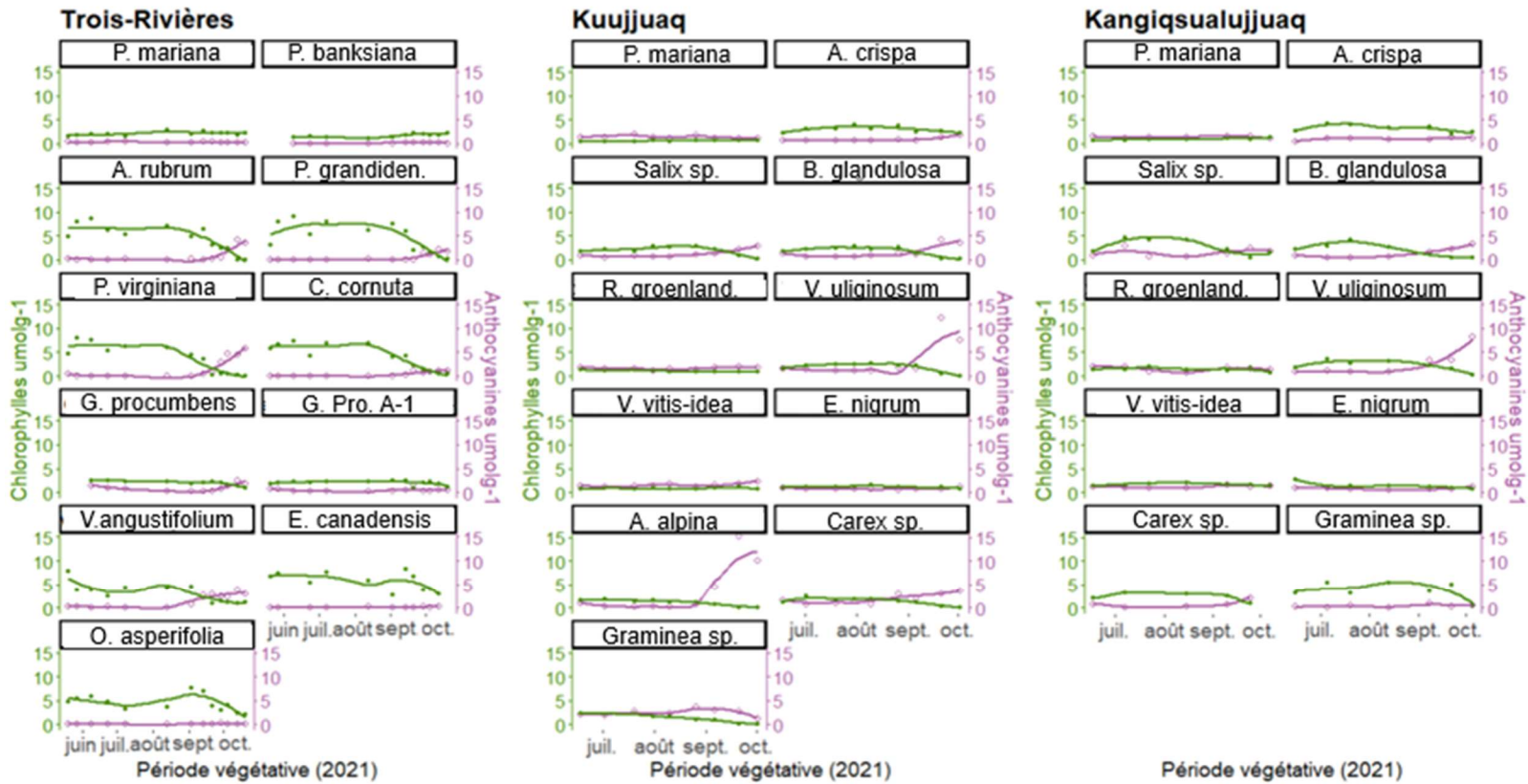


Figure 3. Variations temporelles des teneurs pigmentaires de chlorophylles et d'anthocyanines ($n=1$) mesurées par spectrophotométrie partir de feuilles sèches (FS) pour chaque espèce. Récolte sur trois sites au Québec (Trois-Rivières, Kuujjuaq, Kangiqsualujjuaq). La mention « A-1 » signifie que ce sont les feuilles de l'année précédente qui ont été récoltées, sans mention cela signifie que ce sont les feuilles de l'année en cours.

De manière générale la relation entre les anthocyanines et les chlorophylles était négative (Figure 4). Les espèces ayant une pente de régression plus négative que la relation globale étaient majoritairement des espèces appartenant au groupes des espèces productrices de petits fruits (e.g., *A. alpina*, *V. uliginosum* et *G. procumbens*) sauf pour *Carex* sp. et *B. glandulosa*. Les espèces ayant une relation négative plus faible que la relation globale voire positive étaient majoritairement des espèces avoisinantes de nos espèces d'intérêts sauf pour *E. nigrum* qui fait partit des espèces productrices de petits fruits.

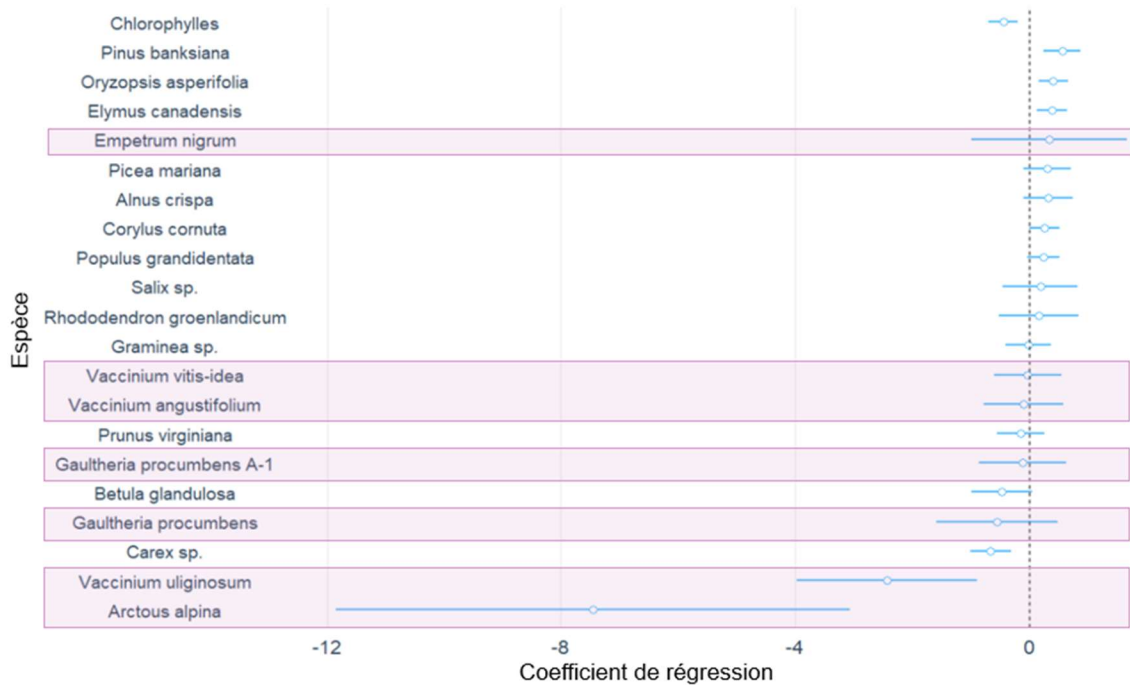


Figure 4. Estimation des pentes avec l'intervalle de confiance à 95% pour chaque espèce du modèle de régression mettant en relation les teneurs en anthocyanines en fonction des teneurs en chlorophylles ($\text{Antho} \sim \text{Chls} + \text{Site} : \text{Espèce}$). Les espèces surlignées en rose appartiennent au groupe des espèces productrices de petits fruits. "Chlorophylles" correspond à l'ordonnée à l'origine.

Distinction entre groupes d'espèces

Anthocyanines

L'analyse ANCOVA montrait une interaction entre la date et les groupes d'espèce (Espèce productrice de petits fruits et les autres espèces). Pour les anthocyanines, les espèces d'arbustes producteurs de petits fruits avaient des moyennes marginales estimées supérieures à celles du reste de la végétation. La différence passait de forte à modérée lorsque seuls les sites arctiques étaient pris en compte (Figure 5). Pour les deux sites nordiques, il y avait un faible chevauchement ($0.14 \mu\text{mol gFS}^{-1}$) entre les teneurs

minimales en anthocyanines des espèces à petits et les teneurs maximales des autres espèces.

Chlorophylles

Pour les chlorophylles, il y avait des différences statistiquement significatives et elles étaient plus importantes que pour les anthocyanines. Il n'y avait aucun chevauchement des *minima* et des *maxima*.

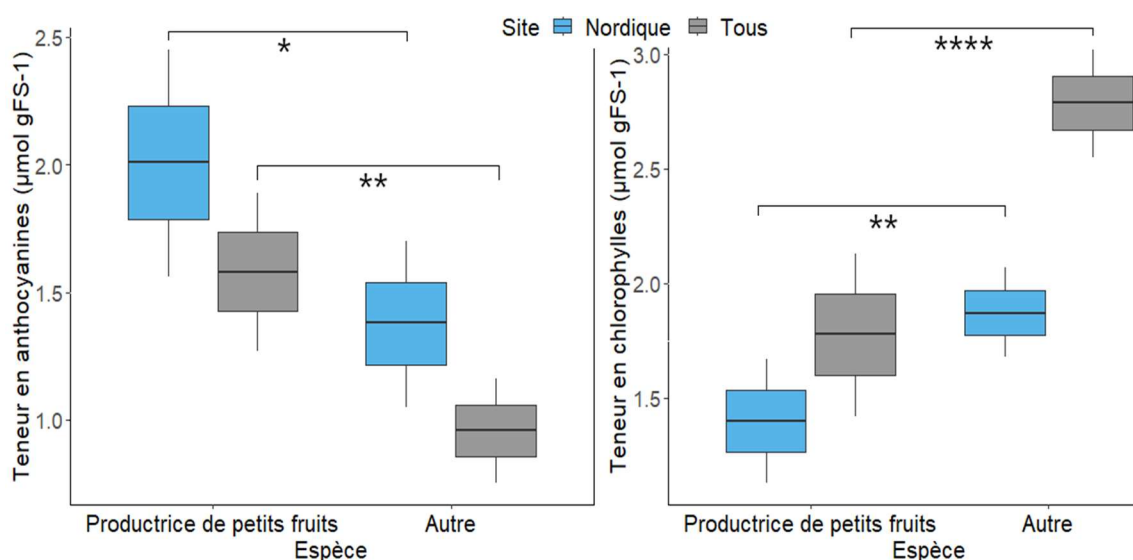


Figure 5. Différences des moyennes marginales estimées des teneurs en anthocyanines et en chlorophylles pour deux groupes : Espèces arbustives majoritairement responsables de la production de petits fruits et les autres espèces du milieu (test post-hoc, p -value < 0.05/2, ajustée pour des comparaisons multiples, Bonferroni). Les couleurs permettent de voir la contribution des sites nordiques (Kuujuaq et Kangisualujjuaq, $n=19$) par rapport à l'ensemble des données des trois sites (Trois-Rivières, Kuujuaq et Kangisualujjuaq, $n=30$). Les étoiles mettent en évidence les différences significatives entre les deux groupes d'espèces : $0,01 < p < 0,05$ (*), $0,001 < p < 0,01$ (**), $p < 0,0001$ (****).

DISCUSSION

Un préalable à l'utilisation des indices satellitaires tels le NDVI et le NARI est de bien comprendre la dynamique pigmentaire foliaire de la végétation observée. Dans notre étude, nous avons analysé les dynamiques pigmentaires d'anthocyanines et de

chlorophylles pour toute la saison végétative de trois sites, dont deux en Arctique. Pour la première fois dans la littérature, nous avons déterminé cette dynamique pigmentaire saisonnière au sein et entre les sites et au sein et entre les espèces

Variations saisonnières des pigments

Sur les trois sites et les 21 espèces étudiées (Tableau 1), les teneurs en chlorophylles foliaires étaient maximales pendant la saison de croissance et diminuaient de septembre jusqu'en octobre avant le repos de végétation. Cette période de chute de chlorophylles dans les feuilles est concomitante avec une augmentation des teneurs en anthocyanines foliaires (Figure 2).

Ces résultats sont cohérents avec la littérature. En effet, la chlorophylle est nécessaire à la photosynthèse et une teneur plus élevée en fin de printemps et en été, serait attribuable à une plus grande quantité de lumière et à des températures suffisamment élevées pour activer l'appareil photosynthétique et le maintenir productif (Chapin, 1983; Demarez, 1999; McWilliam et Naylor, 1967; Savitch et al., 2002). La diminution des teneurs en chlorophylles à l'automne serait conduite par les mêmes enjeux environnementaux causant un ralentissement de l'activité photosynthétique concomitant au processus de sénescence des feuilles (Hörtensteiner et Kräutler, 2011; Matile et al., 1999; Scherl et al., 2012). La grande variation des teneurs en chlorophylles s'expliquerait par le fait que l'échantillonnage comprend des feuilles nouvelles et des feuilles persistantes or des études suggèrent que les chlorophylles sont principalement produites dans les jeunes feuilles en croissance puis elle est ensuite distribuée dans les parties plus anciennes de la plante (Gilmore et Ball, 2000).

L'augmentation des anthocyanines de septembre à octobre est induite par les mêmes éléments environnementaux (lumière et température) qui diminuent fortement avec l'arrivée de l'automne. Plusieurs études ont montré que les anthocyanines sont des métabolites secondaires de défense produits, entre autres, dans le but de protéger les feuilles contre les UV en début de saison dans les jeunes feuilles qui n'ont pas encore atteint la photostabilité (résistance de l'appareil photosynthétique face à la lumière naturelle) (Drumm-Herrel et Mohr, 1985; Gamon et Surfus, 1999; Zhang et al., 2016) et

en fin de saison de croissance lorsque la photosynthèse est entravée par le froid (Chalker-Scott, 1999; Hoch et al., 2001). Pour ce dernier cas, la lumière solaire n'étant plus autant transformée en énergie, des radicaux libres (ROS) se forment et détruisent les tissus foliaires; un phénomène appelé photoinhibition (Tyystjärvi et Aro, 1996). L'accumulation d'anthocyanines permettrait d'agir comme un écran solaire en limitant la pénétration de la lumière bleue, violette et ultra-violette réduisant ainsi les réactions photoinhibitrices (Lee et Lowry, 1980). Nos résultats pour la période estivale et automnale semblent correspondre à ce qui est démontré dans la littérature, cependant nous n'avons pas observé de concentrations particulièrement élevées au printemps dans les jeunes feuilles développées. Pour les sites en toundra arctique, cela est probablement dû à la période d'échantillonnage trop tardive. Oberbauer et Starr (2002) ont montré qu'en Alaska, les concentrations en anthocyanines pouvaient augmenter dans les feuilles persistantes avant même la fonte des neiges (Oberbauer et Starr, 2002). Un échantillonnage précoce et fréquent à partir de mai aurait peut-être permis d'avoir un portrait plus précis des variations temporelles des pigments. Cependant, pour le site de forêt tempérée, l'échantillonnage a démarré une semaine après la sortie des feuilles, lorsque les feuilles étaient tout juste dépliées et nous n'avons pas pu mettre en évidence de teneur en anthocyanines particulièrement élevées permettant d'observer un patron distinctif pour cette période.

La diminution des teneurs en chlorophylles s'expliquerait par le fait que la première étape de la sénescence des feuilles est une dégradation des pigments de chlorophylles par oxydation. Cette oxydation est nécessaire pour le recyclage des nutriments, mais elle peut s'accompagner d'un risque de dommage oxydatif pour les cellules (Hörtensteiner et Kräutler, 2011). En plus de limiter les dommages causés par l'excès de lumière, les effets antioxydants des anthocyanines permet le recyclage efficace des nutriments tout en limitant la dégradation des feuilles (Archetti et al., 2009; Gould et al., 2018).

Variations des pigments en fonction des sites

Le site de Trois-Rivières avait des différences sur l'intensité d'expression des chlorophylles et des anthocyanines par rapport aux deux autres sites en toundra arbustive.

Ces résultats correspondent à ceux de Croft qui ont montré qu'indépendamment de la variabilité saisonnière, les forêts tempérées avaient des valeurs de chlorophylles supérieures celle de la végétation de la toundra arctique (Crofts et Brown, 2020). Même si les plantes de toundra ont une synthèse des chlorophylles à des températures optimales inférieures à celles des autres écosystèmes (Billings et Mooney, 1968; Mooney et West, 1964), la variabilité des chlorophylles serait en partie due à la température optimale des réactions de synthèse des chlorophylles qui peut entraîner un contrôle sur l'accumulation de chlorophylles dans les écosystèmes comme l'arctique (Wilson, 1966).

Les systèmes nordiques sont caractérisés par une température plus faible, mais une radiation solaire plus forte durant la période de végétation. Cela aboutit à un besoin moins important en chlorophylles pour capter un même niveau de radiation à l'échelle de la feuille, mais aussi pour utiliser l'énergie chimique produite pour carboxyler le CO₂ en sucre à des températures froides (Smith et al., 2019). La quantité importante de radiation solaire dans les sites arctiques nécessite également un besoin plus important en anthocyanines pour les protéger contre l'excès de lumière favorisant les ROS (Renner et Zohner, 2019).

Variations des pigments entre les espèces

La comparaison de modèles montrait que l'espèce expliquait la plus grande partie de variation, aussi bien sur la dynamique que sur l'expression des pigments. Cela concorde avec une étude phylogénique des concentrations en anthocyanines qui a montré des variations interspécifiques et peu de variances intraspécifiques (Ni et al., 2021). Lorsqu'on observait spécifiquement la famille des éricacées, connue pour produire des anthocyanines, on remarquait que toutes les espèces n'avaient pas le même patron de variation et que certaines espèces ne produisaient pas ou que très peu d'anthocyanines (e.g. *V. vitis-idaea*), d'ailleurs la relation pigmentaire dans ce cas était positive ou nulle (Figure 4). Cela signifie que la taxonomie à la famille n'est pas suffisante pour expliquer la variation des pigments. Au sein de la famille des éricacées, il existe des espèces à feuilles persistantes et d'autres à feuilles décidues (Tableau 1). Les feuilles persistantes ont une durée de vie supérieure et sont généralement recouvertes d'une cuticule plus

épaisse qui protège l'appareil photosynthétique durablement des rayonnements UV sans pour autant empêcher la synthèse de pigments solubles comme les anthocyanines (Jordan et al., 1994; Schnitzler et al., 1996; Sims et Gamon, 2002).

Malgré cette limitation taxonomique, nous avons mis en évidence que nos espèces d'intérêt (*e.g.*, *A. alpina*, *E. nigrum*, *G. procumbens*, *V. angustifolium*, *V. uliginosum* et *V. vitis-idaea*) se distinguaient en moyenne nettement du reste des espèces avoisinantes lorsque la variation spatio-temporelle était prise en compte. Ces espèces devraient s'observer particulièrement bien depuis des indices spectrométriques à l'automne partir de mi-septembre et dans tous les sites cependant les seuils de détection devront probablement être ajustés à la latitude.

BIBLIOGRAPHIE

- Archetti, M., Döring, T. F., Hagen, S. B., Hughes, N. M., Leather, S. R., Lee, D. W., Lev-Yadun, S., Manetas, Y., Ougham, H. J. et Schaberg, P. G. (2009). Unravelling the evolution of autumn colours: an interdisciplinary approach. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 166-173.
- Bayle, A., Carlson, B. Z., Thierion, V., Isenmann, M., & Choler, P. . (2019). Improved mapping of mountain shrublands using the sentinel-2 red-edge band. *Remote Sensing*, 11(23), 2807.
- Billings, W. D. et Mooney, H. A. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological reviews*, 43(4), 481-529.
- Blok, D., Schaepman-Strub, G., Bartholomeus, H., Heijmans, M. M., Maximov, T. C. et Berendse, F. (2011). The response of Arctic vegetation to the summer climate: relation between shrub cover, NDVI, surface albedo and temperature. *Environmental Research Letters*, 6(3), 035502.
- Bonferroni, C. (1936). Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilita. *Pubblicazioni del R Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze*, 8, 3-62.
- Chalker-Scott, L. (1999). Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and photobiology*, 70(1), 1-9.
- Chapin, F. (1983). Direct and indirect effects of temperature on arctic plants. *Polar Biology*, 2, 47-52.
- Criddle, R., Hopkin, M., McArthur, E. et Hansen, L. (1994). Plant distribution and the temperature coefficient of metabolism. *Plant, Cell & Environment*, 17(3), 233-243.
- Crofts, A. L. et Brown, C. D. (2020). The importance of biotic filtering on boreal conifer recruitment at alpine treeline. *Ecography*, 43(6), 914-929.
- Demarez, V. (1999). Seasonal variation of leaf chlorophyll content of a temperate forest. Inversion of the PROSPECT model. *International Journal of Remote Sensing*, 20(5), 879-894.
- Diaconescu, E. P., Mailhot, A., Brown, R. et Chaumont, D. (2018). Evaluation of CORDEX-Arctic daily precipitation and temperature-based climate indices over Canadian Arctic land areas. *Climate Dynamics*, 50, 2061-2085.
- Drumm-Herrel, H. et Mohr, H. (1985). Photosensitivity of seedlings differing in their potential to synthesize anthocyanin. *Physiologia Plantarum*, 64(1), 60-66.
- Esteban, R., Balaguer, L., Manrique, E., Rubio de Casas, R., Ochoa, R., Fleck, I., Pintó-Marijuan, M., Casals, I., Morales, D. et Jiménez, M. S. (2009). Alternative methods for sampling and preservation of photosynthetic pigments and tocopherols in plant material from remote locations. *Photosynthesis Research*, 101, 77-88.
- Faraway, J. J. (2016). *Extending the linear model with R: generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models*. CRC press.
- Fournier, R. A., Rich, P. M., & Landry, R. . (1997). Hierarchical characterization of canopy architecture for boreal forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 102(D24), 29445-29454.
- Gamon, J. et Surfus, J. (1999). Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *The New Phytologist*, 143(1), 105-117.

- Gilmore, A. M. et Ball, M. C. (2000). Protection and storage of chlorophyll in overwintering evergreens. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(20), 11098-11101.
- Gitelson, A. A. et Merzlyak, M. N. (1997). Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves. *International Journal of Remote Sensing*, 18(12), 2691-2697.
- Gitelson, A. A., Merzlyak, M. N. et Chivkunova, O. B. (2001). Optical properties and nondestructive estimation of anthocyanin content in plant leaves. *Photochemistry and photobiology*, 74(1), 38-45.
- Gould, K. S., Jay-Allemand, C., Logan, B. A., Baissac, Y. et Bidel, L. P. (2018). When are foliar anthocyanins useful to plants? Re-evaluation of the photoprotection hypothesis using *Arabidopsis thaliana* mutants that differ in anthocyanin accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, 154, 11-22.
- Hastie, T. et Tibshirani, R. (1987). Generalized additive models: some applications. *Journal of the American Statistical Association*, 82(398), 371-386.
- Hastie, T. et Tibshirani, R. (1990). Exploring the nature of covariate effects in the proportional hazards model. *Biometrics*, 1005-1016.
- Hoch, W. A., Zeldin, E. L. et McCown, B. H. (2001). Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence. *Tree physiology*, 21(1), 1-8.
- Hörtensteiner, S. et Kräutler, B. (2011). Chlorophyll breakdown in higher plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1807(8), 977-988.
- Jordan, B., James, P., Strid, Å. et Anthony, R. (1994). The effect of ultraviolet-B radiation on gene expression and pigment composition in etiolated and green pea leaf tissue: UV-B-induced changes are gene-specific and dependent upon the developmental stage. *Plant, Cell & Environment*, 17(1), 45-54.
- Ju, J. et Masek, J. G. (2016). The vegetation greenness trend in Canada and US Alaska from 1984–2012 Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, 176, 1-16.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. et Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated.
- Lavallée, C. (2013). *Impact de l'augmentation du couvert ligneux érigé et d'un réchauffement expérimental sur la productivité d'Empetrum nigrum L., Vaccinium uliginosum L. et V. vitis-idaea L., à Kangiqsujuaq et Kangiqsualujuaq (Nunavik)* [Université du Québec à Trois-Rivières].
- Lee, D. W. et Lowry, J. B. (1980). Young-leaf anthocyanin and solar ultraviolet. *Biotropica*, 12(1), 75-76.
- Lévesque, E., Hermanutz, L., Gérin-Lajoie, J., Bell, T., Boudreau, S., Cuerrier, A., Jacobs, J., Laroque, C., Lavallée, C. et Collier, L. S. (2012). Trends in vegetation dynamics and impacts on berry productivity. *Nunavik and Nunatsiavut: From Science to Policy. An Integrated Regional Impact Study (IRIS) of Climate Change and Modernization*. ArcticNet Inc, Quebec City, 223-247.
- Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophyll fluorescence signatures of leaves during the autumnal chlorophyll breakdown. *Journal of Plant Physiology*, 131(1-2), 101-110.
- Lussier, I. (2017). *Impact de l'arbustation récente sur l'abondance et la productivité de Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea et Empetrum nigrum à Umiujaq (Nunavik)* [Université du Québec à Trois-Rivières].
- Matile, P., Hörtensteiner, S. et Thomas, H. (1999). Chlorophyll degradation. *Annual review of plant biology*, 50(1), 67-95.

- McManus, K. M., Morton, D. C., Masek, J. G., Wang, D., Sexton, J. O., Nagol, J. R., Ropars, P. et Boudreau, S. (2012). Satellite-based evidence for shrub and graminoid tundra expansion in northern Quebec from 1986 to 2010. *Global change biology*, 18(7), 2313-2323.
- McWilliam, J. et Naylor, A. (1967). Temperature and plant adaptation. I. Interaction of temperature and light in the synthesis of chlorophyll in corn. *Plant physiology*, 42(12), 1711-1715.
- MELCC. (2022). *Changement climatique, Normales climatiques 1981-2010, climat du Québec*. .
- Mooney, H. et West, M. (1964). Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. *American Journal of Botany*, 51(8), 825-827.
- Murray, J. R. et Hackett, W. P. (1991). Dihydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase *Hedera helix* L. *Plant physiology*, 97(1), 343-351.
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmsking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K. D., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U. et Lévesque, E. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4), 045509.
- Ni, Y., Chen, H., Liu, D., Zeng, L., Chen, P. et Liu, C. (2021). Discovery of genes involved in anthocyanin biosynthesis from the rind and pith of three sugarcane varieties using integrated metabolic profiling and RNA-seq analysis. *BMC Plant Biology*, 21(1), 1-15.
- Oberbauer, S. F. et Starr, G. (2002). The role of anthocyanins for photosynthesis of Alaskan arctic evergreens during snowmelt.
- Parsons, A. N., Welker, J. M., Wookey, P., Press, M. C., Callaghan, T. V. et Lee, J. A. (1994). Growth responses of four sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental change. *Journal of Ecology*, 307-318.
- Pattison, R. R., Jorgenson, J. C., Reynolds, M. K. et Welker, J. M. (2015). Trends in NDVI and tundra community composition in the Arctic of NE Alaska between 1984 and 2009. *Ecosystems*, 18, 707-719.
- Pop, E. W., Oberbauer, S. F. et Starr, G. (2000). Predicting vegetative bud break in two arctic deciduous shrub species, *Salix pulchra* and *Betula nana*. *Oecologia*, 124, 176-184.
- Porra, R., Thompson, W. a. A. et Kriedemann, P. (1989). Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 975(3), 384-394.
- Prescott, J. et Richard, P. (2016). *Mammifères du Québec et de l'est du Canada-Édition revue et augmentée*. Éditions Michel Quintin.
- Ressources naturelles et Faune, M., Claude, Couillard, P.-L., Laflamme, J. et Major, M. (2021). *Classification écologique du territoire québécois* (publication n° 255089426X).
- Saucier, J., Robitaille, A., Bergeron, J. et Gosselin, J. (2011). Les régions écologiques du Québec méridional (4^{ème} version), Carte à l'échelle de 1/1 250 000. *Direction des inventaires forestiers, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec*.

- Savitch, L., Leonardos, E., Krol, M., Jansson, S., Grodzinski, B., Huner, N. et Öquist, G. (2002). Two different strategies for light utilization in photosynthesis in relation to growth and cold acclimation. *Plant, Cell & Environment*, 25(6), 761-771.
- Scherl, M., Müller, T. et Kräutler, B. (2012). Chlorophyll catabolites in senescent leaves of the lime tree (*Tilia cordata*). *Chemistry & Biodiversity*, 9(11), 2605-2617.
- Schnitzler, J., Tim P, Heller, W., KÖFFERLEIN, M., Hutzler, P., Heinzmann, U., Schmelzer, E., Ernst, D., Langebartels, C. et Sandermann Jr, H. (1996). Tissue localization of UV-B-screening pigments and of chalcone synthase mRNA in needles of Scots pine seedlings. *New phytologist*, 132(2), 247-258.
- Serreze, M., Walsh, J., Chapin, F., Osterkamp, T., Dyrgerov, M., Romanovsky, V., Oechel, W., Morison, J., Zhang, T. et Barry, R. (2000). Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment. *Climatic change*, 46, 159-207.
- Sims, D. A. et Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81(2-3), 337-354.
- Tape, K., Sturm, M. et Racine, C. (2006). The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global change biology*, 12(4), 686-702.
- Tremblay, B., Lévesque, E. et Boudreau, S. (2012). Recent expansion of erect shrubs in the Low Arctic: evidence from Eastern Nunavik. *Environmental Research Letters*, 7(3), 035501.
- Tyystjärvi, E. et Aro, E. (1996). The rate constant of photoinhibition, measured in lincomycin-treated leaves, is directly proportional to light intensity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(5), 2213-2218.
- Walker, M. D., Wahren, C. H., Hollister, R. D., Henry, G. H., Ahlquist, L. E., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Calef, M. P., Callaghan, T. V. et Carroll, A. B. (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(5), 1342-1346.
- Wilson, J. W. (1966). An analysis of plant growth and its control in arctic environments. *Annals of Botany*, 30(3), 383-402.
- Zhang, T.-J., Chow, W. S., Liu, X.-T., Zhang, P., Liu, N. et Peng, C.-L. (2016). A magic red coat on the surface of young leaves: anthocyanins distributed in trichome layer protect *Castanopsis fissa* leaves from photoinhibition. *Tree physiology*, 36(10), 1296-1306.

CHAPITRE III

DISTINCTION DES ARBUSTES PRODUCTEURS DE PETITS FRUITS EN MILIEU NORDIQUE À L'AIDE DE L'IMAGERIE HYPERSPEC- TRALE

Cette section est l'ébauche d'un article scientifique. Pour des contraintes techniques nous n'avons pas pu obtenir les extractions correspondantes aux feuilles photographiées comme prévu, cependant les résultats obtenus uniquement avec l'imagerie hyperspectrale apportaient un complément d'information non négligeable pour l'ensemble du projet de recherche.

RÉSUMÉ

L'imagerie satellitaire est largement utilisée pour suivre la dynamique de l'arbustation en Arctique. Grâce à cette méthode, il est possible de capter la réflectance des pigments de chlorophylles en utilisant l'indice de végétation par différence normalisé (NDVI) mais toute la végétation verte est englobée dans cette caractérisation sans aucune distinction et il est moins évident de déterminer les changements spécifiquement associés aux arbustes producteurs de petits fruits comme certaines éricacées. Ces arbustes prostrés produisent dans leurs feuilles une teneur élevée d'anthocyanines qui permettrait de détecter leur dynamique grâce à un indice satellitaire sensible aux anthocyanines, le NARI. L'objectif de notre étude est d'étudier la variabilité intra et interspèce des signatures spectrales et des indices de végétation grâce à l'imagerie hyperspectrale afin de tester la distinction possible entre les arbustes producteurs de petits fruits et le reste de la végétation en milieu nordique.

Les sites à l'étude sont au Nord de La Tuque en Haute-Mauricie dans des parcelles de culture de bleuet sauvage. L'échantillonnage régulier de mai à octobre porte sur des espèces productrices de petits fruits et sur les espèces de la végétation associée. Nous avons photographié les feuilles en laboratoire avec une caméra hyperspectrale, Les mesures de réflectance ont permis de produire les signatures spectrales ainsi que les indices de végétation NARI et NDVI pour chaque feuille.

Les résultats ont montré des variations intraspécifiques plus importantes pour les espèces à petits fruits et une homogénéité pour le reste de la végétation. Les signatures spectrales et les indices permettaient de faire une distinction entre les espèces productrices de petits fruits et le reste de la végétation, enfin nous avons montré que l'utilisation des indices NARI et NDVI à des dates spécifiques devait être complémentaire pour optimiser la distinction entre les groupes d'espèces que nous cherchons à différencier.

Ces résultats à l'échelle de la feuille sont essentiels pour passer à d'autres échelles spatiales qui permettraient de mieux comprendre les dynamiques végétales des régions difficiles d'accès comme en Arctique où les espèces productrices de petits fruits sont une ressource vitale pour la faune sauvage et les Inuits.

Mots-clés : Arbustes producteurs de petits fruits, NARI, NDVI, Anthocyanines, Chlorophylles, Végétation nordique.

INTRODUCTION

Des températures plus clémentes dues au réchauffement climatique entraînent une modification des communautés végétales de la toundra, notamment en augmentant l'abondance et la couverture des espèces d'arbustes érigés tel que le bouleau (Myers-Smith et al., 2011; Walker et al., 2006), repoussant ainsi la limite des zones de végétation des arbustes prostrés producteurs de petits fruits particulièrement importants pour les communautés inuites et la faune sauvage. La dynamique temporelle de l'arbustation est visible grâce aux images satellitaires et l'utilisation de l'indice de végétation par différence normalisé (NDVI), mais il est moins évident de déterminer les changements particulièrement associés aux arbustes à petits fruits comme certaines éricacées. Ces arbustes prostrés augmentent la teneur en anthocyanines dans leurs feuilles lorsque l'activité photosynthétique est ralentie par des températures froides ou une faible quantité de chlorophylles due à la diminution de la luminosité (Chalker-Scott, 1999; Gamon et Surfus, 1999; Hoch et al., 2001). Ce phénomène pourrait permettre de détecter leur présence grâce à un nouvel indice sensible aux anthocyanines: l'indice NARI (*Normalized Anthocyanin Reflectance Index*). Cet outil a permis avec succès de faire la distinction entre les arbustes éricacées et des graminées dans les Alpes françaises (Bayle, 2019). Cependant pour tester cet indice prometteur dans un nouvel environnement et avec d'autres espèces arbustives, il faut caractériser des signatures spectrales entre les individus d'une même espèce et entre les espèces au sein de la communauté pour toute la saison de végétation. Cela permettra de déterminer si les espèces productrices de petits fruits de la famille des éricacées ont une signature et des indices de végétation NDVI et NARI particuliers qui pourraient les distinguer des autres arbustes érigés. Cette étape permettra de tester, à l'échelle de la feuille, les indices NDVI/NARI avant de les observer à plus large échelle.

OBJECTIF

Le but de cette étude est de caractériser la signature spectrale des feuilles d'espèces qui sont productrices de petits fruits et d'autres espèces associées à l'aide d'une caméra hyperspectrale en milieu contrôlé et de vérifier le potentiel des indices de végétation NDVI et NARI.

Objectif 1 : Comparer les variabilités intraspécifiques des espèces de la famille des éricacées et des espèces fréquemment rencontrées au sein de la communauté.

Objectif 1.1 : Comparer les signatures spectrales de feuilles d'individus différents des trois espèces contrastées (*G. procumbens*, *Salix* sp. et *Cetraria* sp.).

Objectif 1.2 : Comparer les indices de végétation NDVI et NARI de feuilles d'individus de trois espèces étudiées.

Objectif 2 : Comparer les variabilités temporelles interspécifiques au sein de la communauté végétale.

Objectif 2.1 : Comparer les variabilités temporelles des indices de végétation NDVI et NARI des espèces étudiées.

MÉTHODES

Sites

Les sites sont sur deux parcelles de culture de bleuet sauvage situées dans la région de la Haute-Mauricie au Québec, Canada dans le sous-bassin versant de la Rivière Saint-Maurice (MELCC, 2022b) à moins de 30 km et 52 km au nord de municipalité de La Tuque. Le premier site est dans le secteur du lac Slide (Figure 3.1 c) nommé ici LS (47.85°N, 72.70°O) à 230 m d'élévation et l'autre est aux abords de la rivière Croche (Figure 3.1 d), nommé ici RC (47.663°N, 72.7545°O) à 191 m d'élévation. Le climat de la région de La Tuque est de type continental humide sans saison sèche et correspond à « Dfb » selon la classification Köppen-Geiger (MELCC, 2022b). Les précipitations annuelles moyennes relevées par la station météorologique de La Tuque (entre 1981 et 2010) sont de 923 mm (24 % sous forme de neige, tombant d'octobre à avril). La

température annuelle moyenne est de 3,5°C, avec 191 jours de gel (de septembre à juin), et 1677 degrés-jours au-dessus de 5°C (MELCC, 2022b).



Figure 3.1. Localisation de la ville de La Tuque en Haute-Mauricie au sud du Québec (a), agrandissement de l'échelle (b), Localisation des sites d'échantillonnage : lac Slide (11 ha) (c), et rivière Croche (5,5 ha) (d). Source: Québec: MECC, Sites: Google Earth, 2020.

Les sites sont dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest (Saucier et al., 2011). C'est une région agroforestière particulièrement privilégiée pour la culture du bleuet sauvage. Les zones exploitées pour la culture des petits fruits sauvages sont déforestées, brûlées et puis les plants de bleuets (*V. angustifolium*, *V. myrtilloïdes*) présents auparavant en sous-bois repoussent en milieux nouvellement ouverts. Tous les deux ans, environ deux mois après la récolte des fruits, l'entièreté des arbustes est fauchée pour favoriser la repousse des jeunes tiges plus

productives à partir des rhizomes (Ismail, 1981; Warman, 1987). Cela signifie que les producteurs allouent une année à la croissance végétative et une autre au récoltes (Chiasson et Agrall, 1996). La communauté végétale associée aux parcelles est constituée d'autres plantes éricacées (*Kalmia angustifolia* L., *G. procumbens* L.), d'arbustes érigés décidus (e.g., *Salix* spp., *Comptonia peregrina* L.), de graminoides (*Carex* spp., *Fetuca* spp.) et de quelques phorbes (e.g., *Solidago* spp.). Les parcelles sont entrecoupées par des zones arborées brise-vent dans lesquelles sont plantés des pins (*Pinus strobus* L.) et où pousse de la végétation indigène (e.g., *Picea mariana* Miller, Lichens et Bryophytes). Ce mélange permet de réduire les stress hydriques, éoliens et thermiques sur les cultures (Percival et al., 2000), mais favorise aussi les insectes pollinisateurs qui y trouvent un habitat diversifié (Moisan-DeSerres et al., 2015).

Échantillonnage

L'échantillonnage était aléatoire, dix (± 3) feuilles provenant d'individus différents ont été récoltées, mise dans un sachet hermétique avec un papier absorbant humide et placées dans une glacière pour conserver leur fraîcheur. Les feuilles ont été photographiées sous lumière halogène au laboratoire en écologie végétale de l'UQTR le jour même de la cueillette ou le lendemain, auquel cas elles étaient entreposées au réfrigérateur à 4°C pour moins de 8h. La collecte des feuilles s'est échelonnée sur la saison de végétation de fin juin à début octobre 2020, constituant quatre périodes pour lesquelles nous avons des photos.

Photos hyperspectrales

L'imagerie hyperspectrale est une méthode non invasive qui permet d'obtenir les caractéristiques de réflectance des objets ciblés. La lumière réfléchiée des feuilles est enregistrée avec une haute résolution spectrale. Nous avons capté les images avec la caméra Specim IQ (Specim Ltd., Oulu, Finland). Pour chacune des images, chaque pixel a 204 bandes consécutives d'environ 3 nm, contenant les valeurs de réflectance de la cible pour des longueurs d'onde spécifiques appelées signature spectrale (Behmann et al., 2018). Des capteurs sont spécifiques à la partie visible du spectre électromagnétique (400-700 nm, VIS) et d'autres (VISNIR) sont également capables de mesurer la longueur d'onde du

proche infrarouge (700-1000 nm, NIR). Lors du choix des pixels, nous avons standardisé la méthode en sélectionnant une surface rectangulaire ajustée à la taille des feuilles et nous avons fait une moyenne de l'ensemble des pixels sélectionnés. Ainsi chaque feuille se voit caractérisée par une signature spectrale avec des réflectances moyennes pour le spectre de 400 à 1000 nm. Les données brutes des images et les signatures spectrales ont été traitées avec le logiciel MATLAB version : 9.13.0 (R2021b).

Indices de végétation

Indice de végétation normalisé (NDVI)

Les feuilles vertes absorbent dans le spectre du visible la plupart du rouge, appelée *Red* en anglais, mais réfléchissent la plupart des longueurs d'onde du spectre du proche infrarouge, appelé NIR (de l'anglais : *Near infrared*) (Jackson et Huete, 1991), cet indice est considéré comme un bon Proxi de la productivité primaire à l'échelle mondiale. Dans notre cas, cela permet de détecter la végétation verte qui constitue la communauté étudiée. Il est obtenu selon le calcul mentionné dans le premier chapitre (Eq 1.1). Pour l'étude nous avons fait une moyenne des bandes de 645,98 à 684,67 nm) et dans le proche infrarouge (786,60 à 908,24 nm). Nous avons utilisé les bandes spectrales qui correspondent à celles fournies par le satellite Sentinel-2 et utilisées dans l'étude qui a mis au point l'indice sensible aux anthocyanines (Bayle, 2019). Étant donné la très haute résolution des bandes de la caméra Specim IQ, nous avons fait une moyenne pour que les largeurs de bandes des deux outils concordent.

Indice normalisé de réflectance sensible aux anthocyanines (NARI)

Les anthocyanines sont des pigments connus pour être responsables des couleurs violettes, bleues et rouges que l'on trouve dans de nombreux tissus végétaux. Les espèces de la famille des éricacées productrices de petits fruits font partie des végétaux qui synthétisent ces métabolites secondaires (Ștefănescu et al., 2019). Les pigments d'anthocyanines sont détectables avec la réflexion des bandes spectrales du vert et du bord de rouge (plus communément appelé « red-edge ») (Gitelson et Merzlyak, 1997; Gitelson et al., 2001). Gitelson a produit un indice de réflectance des anthocyanines (ARI, de l'anglais *Anthocyanin Reflectance Index*) (Gitelson et al., 2001) puis il a été normalisé (Bayle,

2019) comme vu précédemment dans le chapitre I (Eq. 1.2) pour donner ce nouvel indice NARI.

Pour la bande du Vert (*Green*), nous avons fait une moyenne des bandes entre 536,82 nm et 583,85 nm) et pour la bande du bord de rouge (*Red-edge*) nous avons fait une moyenne des bandes entre 690 nm et 714,55 nm. Pour la même raison que celle citée précédemment, nous avons utilisé les bandes spectrales qui correspondent à celles fournies par le satellite Sentinel-2.

RÉSULTATS

Variations intraspécifiques

Nous avons retenu les signatures spectrales et les variations des indices de la gaulthérie (*G. procumbens*) pour la même date puisque c'est l'espèce d'intérêt qui a la variance la plus élevée ($\text{var}=0,047$). Il y a trois types de signatures distinctes (Figure 3.2): les feuilles qui apparaissent en rouge sur l'image RGB (F1 et F2), les feuilles qui apparaissent vertes sur l'image RGB (F3.F4, F8 et F10) et les feuilles qui sont plus foncées qui correspondent au dernier type de signature (F5, F6, F7, F9 et F11).

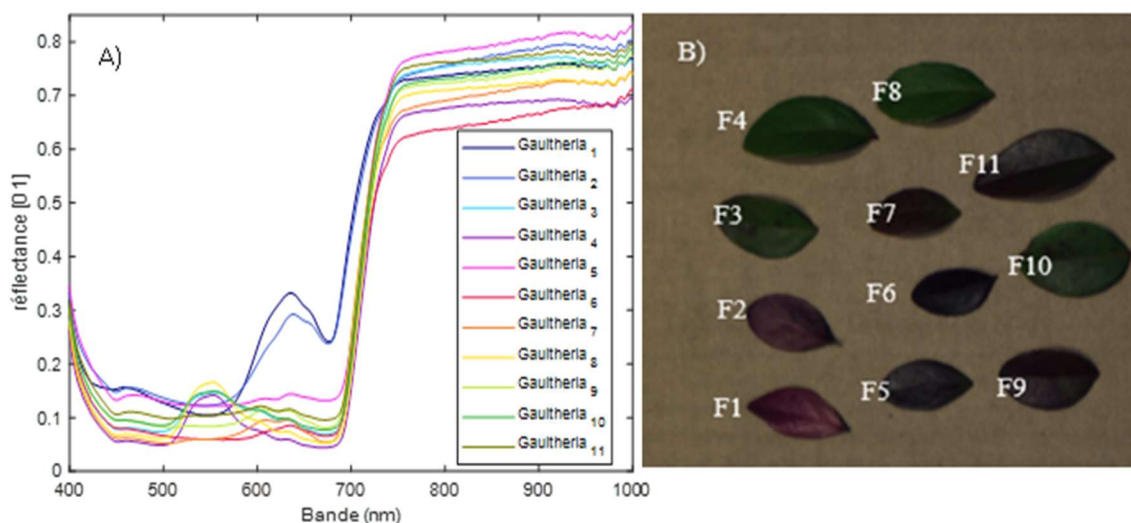


Figure 3.2. Différences observées entre des feuilles de gaulthérie couchée (*Gaultheria procumbens*) récoltées sur 11 individus le 1^{er} octobre 2020 sur le site de la rivière Croche en Haute-Mauricie, Québec. La figure de gauche (A) représente les indices de réflectance en fonction des longueurs d'onde capturées par la caméra Specim IQ. Chaque courbe constitue la signature spectrale des feuilles (identifiées F1 à F11) correspondant à l'image

de droite (B).

Les signatures spectrales des feuilles de saules sont assez homogènes (Figure 3.3 C), seule la feuille F9 possède une signature légèrement différente. En réalité c'est la seule qui apparaît jaunâtre et en dégradation sur l'image RGB. Les signatures de lichen (Figure 3.3 D) montrent une réflectance forte dans le spectre du visible (de 400 à 700 nm) et une réflectance dans le NIR plus basse que pour les autres espèces. On remarque que les feuilles de saule et les feuilles de gaulthérie vertes ont le même type de signature, mais les valeurs de réflectance de ces dernières sont tout de même plus basses dans la bande du rouge (550 nm).

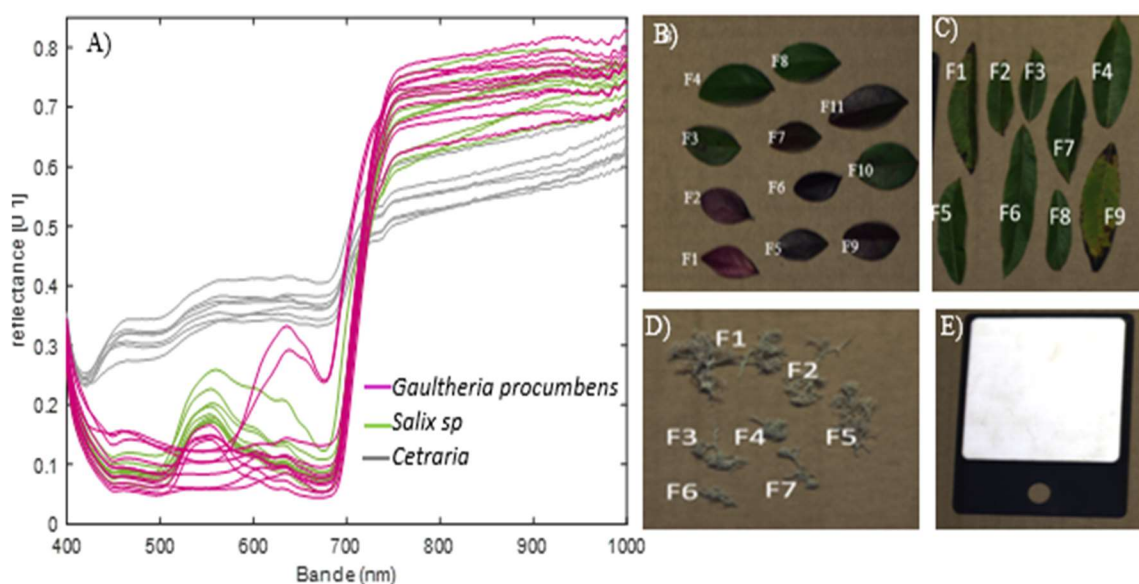


Figure 3.3. Différences observées entre des feuilles de gaulthérie couchée (*G. procumbens*), de saule (*Salix* sp.) et de lichen (*Cetraria* sp.) récoltées le 1^{er} octobre 2020 sur le site de la rivière Croche en Haute-Mauricie. La figure de gauche (A) représente les signatures spectrales des feuilles correspondant aux images RGB de droite. (B) *G. procumbens*, (C) *Salix* sp. (D) *Cetraria* sp. (E) standard de réflectance.

Le lichen a un indice NDVI faible ($\leq 0,25$) pour l'ensemble des échantillons (Figure 3.4 D). L'indice est élevé pour toutes les feuilles aussi bien pour celle d'arbuste décidu (*Salix* sp.) et d'arbustes de la famille des éricacées (*G. procumbens*) ($\geq 0,70$) sauf pour les deux feuilles rouges de gaulthérie F1 et F2 pour lesquelles l'indice NDVI est inférieur à 0,50 (Figure 3.4 B).

L'indice NARI (Figure 3.4 B) est très faible pour le lichen ($\leq 0,15$), il reste faible pour toutes les feuilles de saule ($\leq 0,22$) enfin, les indices sont variables pour les feuilles de gaulthérie, mais demeurent supérieurs à 0,22. Les indices plus faibles correspondent aux feuilles qui apparaissent vertes sur l'image RGB (Figure 3.3 B).

Puisque les distributions n'étaient pas normales, nous avons fait des tests de corrélations Kendall, et les résultats montrent que NDVI et NARI ne sont pas corrélées avec une faible présomption ($r = -0,09$, $p\text{-value} = 0,76$).

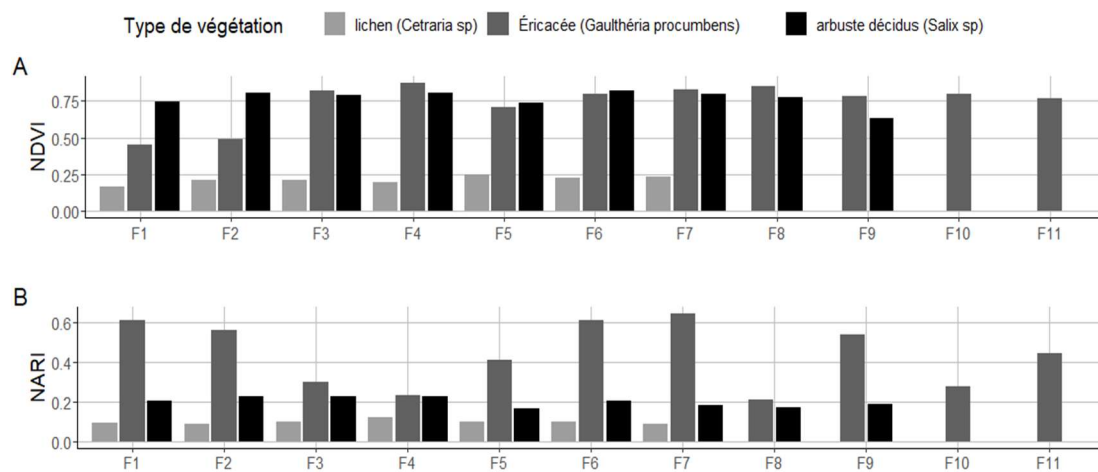


Figure 3.4. Comparaison des indices de végétation entre des feuilles de trois types de végétation présente dans les écosystèmes boréaux: lichen (*Cetraria sp.*), gaulthérie couchée (*G. procumbens*) et un arbuste décidu (*Salix sp.*), récoltées sur des individus différents le 1^{er} octobre 2020 sur le site de la rivière Croche en Haute-Mauricie, Québec. Les figures (A) et (B) correspondent respectivement aux résultats de NDVI et NARI calculés à partir des mesures de réflectance capturées par la caméra Specim IQ.

Variations interspécifiques et temporelles

Les variations des deux indices pour chaque espèce ont été constatées pour deux dates lorsque la végétation a terminé le développement des jeunes feuilles (fin juin) et en fin de saison (septembre) lorsque la luminosité baisse et que les feuilles commencent à réduire leur activité photosynthétique (Figure 3.5). La fluctuation autour de la médiane correspond aux valeurs différentes des individus. ($3 < n < 10$). Pour l'espèce de conifère (*Pinus banksiana*) la graminéoïde (*Carex sp.*), le Lichen (*Cetraria sp.*) et la bryophyte (*Pleurozium schreberi*) les valeurs de NDVI (Figure 3.5 A) sont faibles ($\leq 0,5$). La gaulthérie a un indice NDVI qui diminue fortement entre le début de saison et la fin de

saison ($\Delta = 0,58$). Les autres espèces, qu'elles soient éricacées ou arbustes décidus, ont une diminution de l'indice en fin de saison, mais restent entre 0,5 et 0,83. Les valeurs de NARI (Figure 3.5 B) sont assez contrastées entre juin et septembre pour les bleuets à feuille étroite (*V. angustifolium*) et l'airelle fausse-myrtille (*V. myrtilloide*) ($\Delta = 0,32$ et $0,26$), la gaulthérie ($\Delta = 0,31$) et le cerisier de virginie (*P. virginica*) ($\Delta = 0,10$). Le lichen (*Cetraria* sp.), le carex, le pin gris (*P. banksiana*) et *Pleurozium shreberi* sont les espèces pour lesquelles le NARI est très faible et ne varie pas ou très peu entre les deux dates ($\Delta = 0,01$).

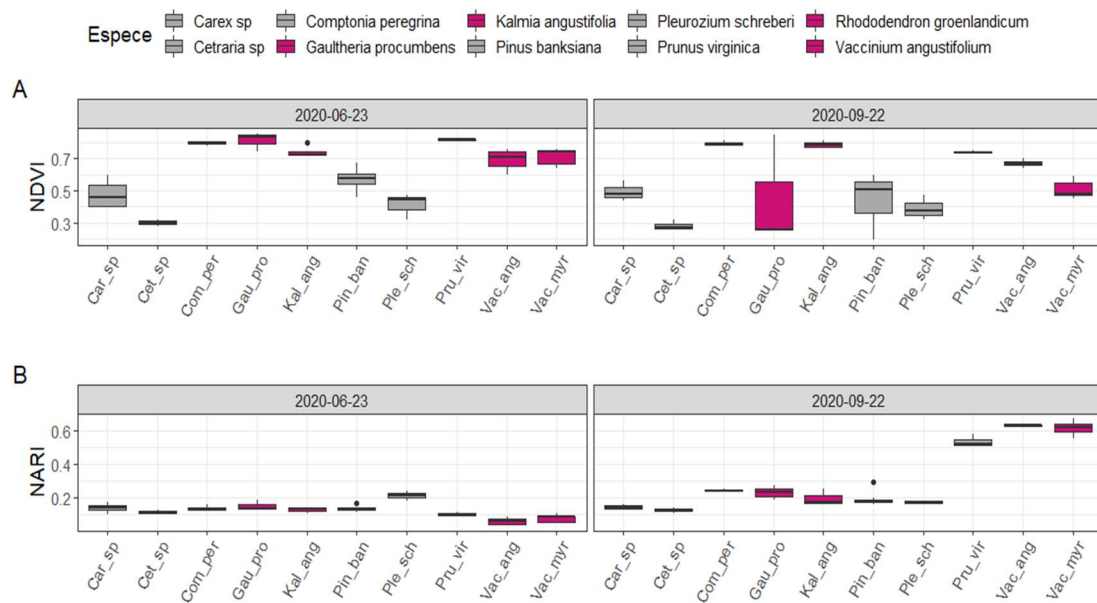


Figure 3.5. Variations interspécifiques des indices de végétation NDVI et NARI pour chacune des espèces récoltées au début de la saison (23 juin 2020, panneaux de gauche) et en fin de saison de végétation (22 septembre 2020, panneaux de droite) sur le site de la Rivière Croche, Haute-Mauricie, Québec. Les espèces colorées en rose font partie de la famille des Éricacées.

La variation temporelle des indices obtenue en soustrayant la valeur des indices de juin à celle de fin de saison le 22 septembre varie selon les indices et les espèces (Figure 3.6). On remarque que l'indice NDVI a peu d'amplitude entre les espèces, toutes les valeurs sont positives sauf pour le kalmia à feuille étroite (*K angustifolia*) ($< 0,04$), mais elles sont toutes inférieures à 0,15 sauf pour la gaulthérie et le bleuets à feuille étroite. Les valeurs absolues des indices NARI sont nettement supérieures pour le cerisier de Virginie, et les deux espèces de bleuets.

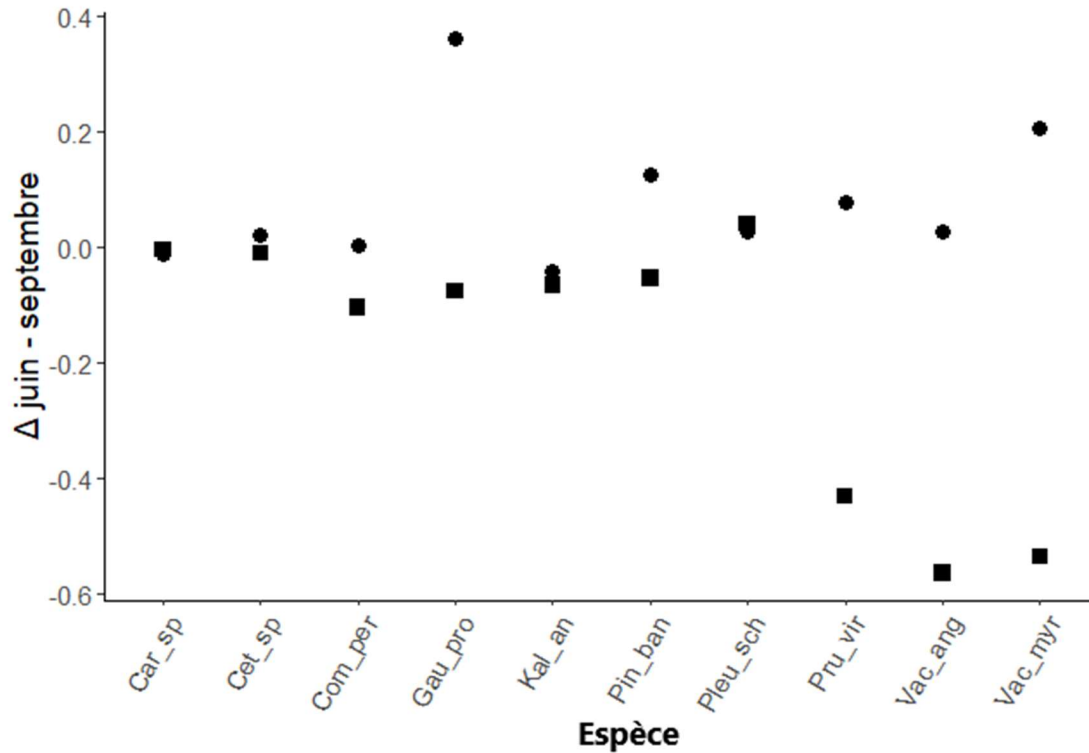


Figure 3.6. Différences des valeurs des indices entre fin juin et fin septembre 2020 pour les espèces récoltées sur le site de la Rivière Croche. Les ronds et carrés représentent respectivement le delta de NDVI et de NARI. Car_sp (*Carex* sp.), Cet_sp (*Cetraria* sp.), Com_per (*Comptonia perigrina*), Kal_an (*Kalmia angustifolia*), Pin_ban (*Pinus banksiana*), Pleu_sch (*Pleurozium schereberi*), Pru_vir (*Prunus virginiana*), Vac_ang (*Vaccinium angustifolium*), Vac_myrt (*Vaccinium myrtilloides*).

DISCUSSION

Les résultats sur les variations intraspécifiques (Figure 3.2) suggèrent que lorsque la végétation opère un changement de couleur dans le feuillage en fin de saison, on observe une hétérogénéité des signatures spectrales selon les individus. Les arbustes décidus comme le saule avaient un seul type de signature spectrale. Les plantes productrices de petits fruits comme la gaulthérie avaient une gamme de signatures spectrales plus diversifiées qui correspondaient aux bandes de réflectance des chlorophylles et des anthocyanines. Les chlorophylles jouent un rôle dans l'activité photosynthétique et les anthocyanines qui sont présentes pour protéger l'appareil photosynthétique des rayons UV (Close et al., 2001; Dodd et al., 1998). Les signatures spectrales permettent, par la valeur de réflectance dans le vert (550 nm), de constater une activité photosynthétique plus ou moins forte, ainsi que la photoprotection avec une forte réflectance à 650 nm qui

correspond à la longueur d'onde pour laquelle les anthocyanines ont une plus forte réflectance (Sims et Gamon, 2002). Le lichen montre pour cette date une activité photosynthétique forte avec des réflectances à 550 nm de 35%, mais étant donné sa structure et sa composition photochimique, les valeurs de réflectances sont élevées pour l'ensemble du spectre du visible, ce qui ne permet pas de faire une distinction de l'activité des chloroplastes à l'œil nu.

Lorsque l'on compare les indices de végétation intraspécifiques on peut voir que le saule et le lichen ont des valeurs de NDVI et NARI qui varient peu entre les individus d'une même espèce, en revanche la gaulthérie se démarque avec un indice NDVI qui varie d'une feuille à l'autre selon la coloration. Le paradigme de l'indice NDVI serait de dire que l'activité photosynthétique est plus faible pour les feuilles rouges et brunes de gaulthérie, mais reste élevée pour les feuilles vertes (F3, F4, F8, F10) pourtant lorsque l'on observe les signatures complètes des feuilles, cela ne semble pas approprié pour déceler la faible activité photosynthétique des feuilles rouge de gaulthérie. On remarque que les valeurs élevées de l'indice NARI révèlent davantage un changement de l'activité photosynthétique due à une diminution des chlorophylles et une teneur plus élevée d'anthocyanines plus qu'un changement de couleur dans le visible. C'est le choix de bande dans le *red edge* qui permet de faire cette distinction.

Les calculs d'indices pour l'ensemble des espèces permettent de constater que pour l'indice NDVI il y a une grande disparité entre les espèces et ce sont les espèces qui ont un indice NDVI faible qui varient le moins entre le début et la fin de saison (*Carex* sp., *Cetraria* sp., *Pinus banksiana* et *Pleurozium schreberi*), les espèces d'intérêts (famille des éricacées) ont un indice NDVI élevé en début de saison et connaissent une diminution de la valeur NDVI. Comme il était anticipé, l'indice NDVI ne permet effectivement pas de distinguer les espèces d'intérêt du reste de la végétation. L'indice NARI varie très peu entre les espèces lorsque la végétation connaît une forte croissance, mais des disparités apparaissent en fin de saison et permettent de mettre en évidence les espèces d'intérêt qui sont les bleuets sauvages. Le cerisier de Virginie a aussi un indice NARI plus élevé, mais il n'est pas caractéristique de la végétation nordique.

Il est intéressant de remarquer que toutes les espèces d'intérêt éricacées productrices de petits fruits (gaulthérie, et les deux espèces de bleuets) ne se distinguent pas de la même manière avec les deux indices NDVI et NARI, les différentes stratégies d'utilisation des anthocyanines ajoutent une complexité aux variations intra spécifique et interspécifiques. Le système photosynthétique serait protégé par deux mécanismes différents: les jeunes feuilles ayant une cuticule encore très fine se protégeraient des rayons UV par la production d'anthocyanines en début et fin de saison (bleuet et les jeunes feuilles de gaulthérie) alors que les feuilles coriaces de l'année précédente bénéficieraient d'une protection physique (feuille d'un an et plus de gaulthérie) (Gamon et Surfus, 1999). Ce qui laisse présager à l'échelle de la feuille en laboratoire une première dilution du signal de l'indice NARI pour l'espèce éricacée à petits fruits possédant des feuilles persistantes. Le signal pourrait être plus net pour des feuilles décidues.

BIBLIOGRAPHIE

- Bayle, A., Carlson, B. Z., Thierion, V., Isenmann, M., & Choler, P. . (2019). Improved mapping of mountain shrublands using the sentinel-2 red-edge band. *Remote Sensing*, *11*(23), 2807.
- Behmann, J., Acebron, K., Emin, D., Bennertz, S., Matsubara, S., Thomas, S., Bohnenkamp, D., Kuska, M. T., Jussila, J. et Salo, H. (2018). Specim IQ: Evaluation of a new, miniaturized handheld hyperspectral camera and its application for plant phenotyping and disease detection. *Sensors*, *18*(2), 441.
- Buschmann, C. et Nagel, E. (1993). In vivo spectroscopy and internal optics of leaves as basis for remote sensing of vegetation. *International Journal of Remote Sensing*, *14*(4), 711-722.
- Chalker-Scott, L. (1999). Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and photobiology*, *70*(1), 1-9.
- Chiasson, G. et Agrall, J. (1996). Croissance et développement du bleuet sauvage. *Feuille d'information A*, *2*, 5.
- Close, D. C., Davies, N. W. et Beadle, C. L. (2001). Temporal variation of tannins (galloylglucoses), flavonols and anthocyanins in leaves of *Eucalyptus nitens* seedlings: implications for light attenuation and antioxidant activities. *Functional Plant Biology*, *28*(4), 269-278.
- Dodd, I., Critchley, C., Woodall, G. et Stewart, G. (1998). Photoinhibition in differently coloured juvenile leaves of *Syzygium* species. *Journal of Experimental Botany*, *49*(325), 1437-1445.
- Gamon, J. et Surfus, J. (1999). Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *The New Phytologist*, *143*(1), 105-117.
- Gitelson, A. A. et Merzlyak, M. N. (1997). Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves. *International Journal of Remote Sensing*, *18*(12), 2691-2697.
- Gitelson, A. A., Merzlyak, M. N. et Chivkunova, O. B. (2001). Optical properties and nondestructive estimation of anthocyanin content in plant leaves. *Photochemistry and photobiology*, *74*(1), 38-45.
- Hoch, W. A., Zeldin, E. L. et McCown, B. H. (2001). Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence. *Tree physiology*, *21*(1), 1-8.
- Ismail, A. A., Smagula, John M, Yarborough, David E ISMAIL, AMR A. (1981). Influence of pruning method, fertilizer and terbacil on the growth and yield of the lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, *61*(1), 61-71.
- Jackson, R. D. et Huete, A. R. (1991). Interpreting vegetation indices. *Preventive veterinary medicine*, *11*(3-4), 185-200.
- MELCC. (2022). *Changement climatique, Normales climatiques 1981-2010, climat du Québec*. <http://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/climat-qc.htm>.
- Moisan-DeSerres, J., Chagnon, M. et Fournier, V. (2015). Influence of windbreaks and forest borders on abundance and species richness of native pollinators in lowbush blueberry fields in Québec, Canada. *The Canadian Entomologist*, *147*(4), 432-442.
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K. D., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U. et Lévesque, E. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, *6*(4), 045509.

- Percival, D., Eaton, L., Stevens, D. et Privé, J. (2000). Use of windbreaks in lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.) production. Dans. VII International Symposium on Vaccinium Culture 574.
- Saucier, J., Robitaille, A., Bergeron, J. et Gosselin, J. (2011). Les régions écologiques du Québec méridional (4^{ème} version), Carte à l'échelle de 1/1 250 000. *Direction des inventaires forestiers, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec*.
- Sims, D. A. et Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81(2-3), 337-354.
- Ștefănescu, B. E., Szabo, K., Mocan, A. et Crișan, G. (2019). Phenolic compounds from five Ericaceae species leaves and their related bioavailability and health benefits. *Molecules*, 24(11), 2046.
- Walker, M. D., Wahren, C. H., Hollister, R. D., Henry, G. H., Ahlquist, L. E., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Calef, M. P., Callaghan, T. V. et Carroll, A. B. (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(5), 1342-1346.
- Warman, P. (1987). The effects of pruning, fertilizers, and organic amendments on lowbush blueberry production. *Plant and soil*, 101, 67-72.

CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les écosystèmes des milieux arctiques sont parmi les plus affectés par les changements environnementaux et le verdissement de la toundra induit par des hausses des températures est largement étudié. On connaît la dynamique de l'arbustation lié à l'expansion des arbustes érigée au détriment des espèces prostrées productrices de petits fruits, mais la télédétection dans ces milieux difficiles d'accès ne nous permet pas encore de faire un suivi spécifique de la dynamique de ces espèces primordiales pour l'écosystème (faunique et humain). Nous avons donc choisi de donner aux espèces productrices de petits fruits une place centrale dans cette étude. Nous nous sommes basés sur la particularité qu'ont ces espèces à produire des pigments d'anthocyanines donnant aux feuilles une coloration rouge pour tenter de les distinguer du reste de la végétation. L'objectif était de caractériser les variations d'anthocyanines et de chlorophylles à l'échelle de la feuille tout en considérant la saisonnalité, le site et les espèces. Les résultats de cette étude sont étoffés grâce à deux méthodes utilisant les caractéristiques chimiques des feuilles avec les teneurs pigmentaires et les caractéristiques spectrales des feuilles avec les signatures et les indices de végétation NARI et NDVI.

Cette étude nous a permis de cibler la période de contraste durant laquelle il y a de fortes teneurs en anthocyanines et des teneurs plus faibles en chlorophylles. Peu importe le site, cette période était entre mi-septembre et fin octobre et les variations saisonnières étaient similaires cependant, nos résultats montrent que les teneurs en anthocyanines étaient plus élevées pour les sites nordiques et inversement, celles des chlorophylles étaient plus faibles. Cela signifie que les seuils de détection devront être ajustés aux sites. Les résultats du chapitre II montrent que les espèces expliquent la plus grande partie de la variabilité pigmentaire et les résultats du chapitre III montrent qu'il y a une plus grande variabilité intraspécifique au sein des espèces productrices de petits fruits donc c'est le groupe d'espèces de chaque milieu qui déterminera les variations. Cependant, les résultats des teneurs pigmentaires et des indices NARI et NDVI ont montré une distinction possible

entre les groupes d'espèces productrices de petits fruits et le reste de la végétation en milieu nordique et boréal.

Les résultats d'extractions pigmentaires exposés dans le chapitre II ont permis de broser un portrait précis des variations qui donnent la coloration aux feuilles durant la saison de croissance et l'étude exploratoire utilisant la méthode de caractérisation spectrale présentée dans le chapitre III a permis de décortiquer et de connaître davantage le fonctionnement, les intérêts et les limites de l'indice NARI. La réalisation des signatures spectrales a apporté une vision globale et en même temps très précise des bandes qui sont susceptibles d'être utilisées pour capter les caractéristiques des pigments d'anthocyanines et de chlorophylles. L'étape suivante sera de mettre en relation les pigments foliaires par unité de surface avec les valeurs des indices de végétation et de passer à d'autres échelles spatiales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control*, 19(6), 716-723.
- Andersson, M. (1976). Population ecology of the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus* Vieill.). *The Journal of Animal Ecology*, 537-559.
- Archetti, M. (2000). The origin of autumn colours by coevolution. *Journal of Theoretical Biology*, 205(4), 625-630.
- Archetti, M. et Brown, S. P. (2004). The coevolution theory of autumn colours. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1545), 1219-1223.
- Archetti, M., Döring, T. F., Hagen, S. B., Hughes, N. M., Leather, S. R., Lee, D. W., Lev-Yadun, S., Manetas, Y., Ougham, H. J. et Schaberg, P. G. (2009). Unravelling the evolution of autumn colours: an interdisciplinary approach. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 166-173.
- Bayle, A., Carlson, B. Z., Thierion, V., Isenmann, M., & Choler, P. . (2019). Improved mapping of mountain shrublands using the sentinel-2 red-edge band. *Remote Sensing*, 11(23), 2807.
- Behmann, J., Acebron, K., Emin, D., Bennertz, S., Matsubara, S., Thomas, S., Bohnenkamp, D., Kuska, M. T., Jussila, J. et Salo, H. (2018). Specim IQ: Evaluation of a new, miniaturized handheld hyperspectral camera and its application for plant phenotyping and disease detection. *Sensors*, 18(2), 441.
- Billings, W. D. et Mooney, H. A. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological reviews*, 43(4), 481-529.
- Blok, D., Schaepman-Strub, G., Bartholomeus, H., Heijmans, M. M., Maximov, T. C. et Berendse, F. (2011). The response of Arctic vegetation to the summer climate: relation between shrub cover, NDVI, surface albedo and temperature. *Environmental Research Letters*, 6(3), 035502.
- Bonferroni, C. (1936). Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilita. *Pubblicazioni del R Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze*, 8, 3-62.
- Boulanger-Lapointe, N., Gérin-Lajoie, J., Siegwart Collier, L., Desrosiers, S., Spiech, C., Henry, G. H., Hermanutz, L., Lévesque, E. et Cuerrier, A. (2019). Berry plants and berry picking in Inuit Nunangat: Traditions in a changing socio-ecological landscape. *Human Ecology*, 47, 81-93.
- Buschmann, C. et Nagel, E. (1993). In vivo spectroscopy and internal optics of leaves as basis for remote sensing of vegetation. *International Journal of Remote Sensing*, 14(4), 711-722.
- Bushway, R., Gann, D. M., Cook, W. et Bushway, A. (1983). Mineral and vitamin content of lowbush blueberries (*Vaccinium angustifolium* Ait.). *Journal of Food Science*, 48(6), 1878-1878.
- Cadioux, M.-C., Gauthier, G. et Hughes, R. J. (2005). Feeding ecology of Canada Geese (*Branta canadensis interior*) in sub-arctic inland tundra during brood-rearing. *The Auk*, 122(1), 144-157.

- Card, D. H., Peterson, D. L., Matson, P. A. et Aber, J. D. (1988). Prediction of leaf chemistry by the use of visible and near infrared reflectance spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 26(2), 123-147.
- Chalker-Scott, L. (1999). Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and photobiology*, 70(1), 1-9.
- Chapin, F. (1983). Direct and indirect effects of temperature on arctic plants. *Polar Biology*, 2, 47-52.
- Chapin, F. et Körner, C. (1995). Patterns, causes, changes, and consequences of biodiversity in arctic and alpine ecosystems. Dans *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences* (p. 313-320). Springer.
- Chiasson, G. et Agrall, J. (1996). Croissance et développement du bleuet sauvage. *Feuille d'information A*, 2, 5.
- Close, D. C., Beadle, C. L., Holz, G. K. et Brown, P. H. (2002). Effect of shade cloth tree shelters on cold-induced photoinhibition, foliar anthocyanin and growth of *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* seedlings during establishment. *Australian Journal of Botany*, 50(1), 15-20.
- Close, D. C., Davies, N. W. et Beadle, C. L. (2001). Temporal variation of tannins (galloylglucoses), flavonols and anthocyanins in leaves of *Eucalyptus nitens* seedlings: implications for light attenuation and antioxidant activities. *Functional Plant Biology*, 28(4), 269-278.
- Cochrane, M. (2000). Using vegetation reflectance variability for species level classification of hyperspectral data. *International Journal of Remote Sensing*, 21(10), 2075-2087.
- Criddle, R., Hopkin, M., McArthur, E. et Hansen, L. (1994). Plant distribution and the temperature coefficient of metabolism. *Plant, Cell & Environment*, 17(3), 233-243.
- Crofts, A. L. et Brown, C. D. (2020). The importance of biotic filtering on boreal conifer recruitment at alpine treeline. *Ecography*, 43(6), 914-929.
- Cuerrier, A., Clark, C. et Norton, C. H. (2019). Inuit plant use in the eastern Subarctic: comparative ethnobotany in Kangiqsualujjuaq, Nunavik, and in Nain, Nunatsiavut. *Botany*, 97(5), 271-282.
- Cunliffe, A. M., Assmann, J. J., Daskalova, G. N., Kerby, J. T. et Myers-Smith, I. H. (2020). Aboveground biomass corresponds strongly with drone-derived canopy height but weakly with greenness (NDVI) in a shrub tundra landscape. *Environmental Research Letters*, 15(12), 125004.
- Curran, P. J., Dungan, J. L. et Gholz, H. L. (1990). Exploring the relationship between reflectance red edge and chlorophyll content in slash pine. *Tree physiology*, 7(1-2-3-4), 33-48.
- Demarez, V. (1999). Seasonal variation of leaf chlorophyll content of a temperate forest. Inversion of the PROSPECT model. *International Journal of Remote Sensing*, 20(5), 879-894.
- Diaconescu, E. P., Mailhot, A., Brown, R. et Chaumont, D. (2018). Evaluation of CORDEX-Arctic daily precipitation and temperature-based climate indices over Canadian Arctic land areas. *Climate Dynamics*, 50, 2061-2085.
- Dodd, I., Critchley, C., Woodall, G. et Stewart, G. (1998). Photoinhibition in differently coloured juvenile leaves of *Syzygium* species. *Journal of Experimental Botany*, 49(325), 1437-1445.

- Drumm-Herrel, H. et Mohr, H. (1985). Photosensitivity of seedlings differing in their potential to synthesize anthocyanin. *Physiologia Plantarum*, 64(1), 60-66.
- Dyck, M. G. et Kebreab, E. (2009). Estimating the energetic contribution of polar bear (*Ursus maritimus*) summer diets to the total energy budget. *Journal of Mammalogy*, 90(3), 585-593.
- Esteban, R., Balaguer, L., Manrique, E., Rubio de Casas, R., Ochoa, R., Fleck, I., Pintó-Marijuan, M., Casals, I., Morales, D. et Jiménez, M. S. (2009). Alternative methods for sampling and preservation of photosynthetic pigments and tocopherols in plant material from remote locations. *Photosynthesis Research*, 101, 77-88.
- Faraway, J. J. (2016). *Extending the linear model with R: generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models*. CRC press.
- Gamon, J. et Surfus, J. (1999). Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *The New Phytologist*, 143(1), 105-117.
- Gerdol, R., Brancaloni, L., Menghini, M. et Marchesini, R. (2000). Response of dwarf shrubs to neighbour removal and nutrient addition and their influence on community structure in a subalpine heath. *Journal of Ecology*, 88(2), 256-266.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P. et Hanski, I. (2006). Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos*, 113(2), 193-216.
- Gilmore, A. M. et Ball, M. C. (2000). Protection and storage of chlorophyll in overwintering evergreens. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(20), 11098-11101.
- Gitelson, A. A. et Merzlyak, M. N. (1997). Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves. *International Journal of Remote Sensing*, 18(12), 2691-2697.
- Gitelson, A. A., Merzlyak, M. N. et Chivkunova, O. B. (2001). Optical properties and nondestructive estimation of anthocyanin content in plant leaves. *Photochemistry and photobiology*, 74(1), 38-45.
- Gould, K. S., Jay-Allemand, C., Logan, B. A., Baissac, Y. et Bidel, L. P. (2018). When are foliar anthocyanins useful to plants? Re-evaluation of the photoprotection hypothesis using *Arabidopsis thaliana* mutants that differ in anthocyanin accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, 154, 11-22.
- Grace, S., Logan, B. et Adams, W. (1998). Seasonal differences in foliar content of chlorogenic acid, a phenylpropanoid antioxidant, in *Mahonia repens*. *Plant, Cell & Environment*, 21(5), 513-521.
- Hastie, T. et Tibshirani, R. (1987). Generalized additive models: some applications. *Journal of the American Statistical Association*, 82(398), 371-386.
- Hastie, T. et Tibshirani, R. (1990). Exploring the nature of covariate effects in the proportional hazards model. *Biometrics*, 1005-1016.
- Hoch, W. A., Zeldin, E. L. et McCown, B. H. (2001). Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence. *Tree physiology*, 21(1), 1-8.
- Hörtensteiner, S. et Kräutler, B. (2011). Chlorophyll breakdown in higher plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1807(8), 977-988.
- Hughes, N. M. et Smith, W. K. (2007). Seasonal photosynthesis and anthocyanin production in 10 broadleaf evergreen species. *Functional Plant Biology*, 34(12), 1072-1079.

- Hupp, J., Brubaker, M., Wilkinson, K. et Williamson, J. (2015). How are your berries? Perspectives of Alaska's environmental managers on trends in wild berry abundance. *International journal of circumpolar health*, 74(1), 28704.
- Ismail, A. A., Smagula, John M, Yarborough, David E ISMAIL, AMR A. (1981). Influence of pruning method, fertilizer and terbacil on the growth and yield of the lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 61(1), 61-71.
- Jackson, R. D. et Huete, A. R. (1991). Interpreting vegetation indices. *Preventive veterinary medicine*, 11(3-4), 185-200.
- Jordan, B., James, P., Strid, Å. et Anthony, R. (1994). The effect of ultraviolet-B radiation on gene expression and pigment composition in etiolated and green pea leaf tissue: UV-B-induced changes are gene-specific and dependent upon the developmental stage. *Plant, Cell & Environment*, 17(1), 45-54.
- Ju, J. et Masek, J. G. (2016). The vegetation greenness trend in Canada and US Alaska from 1984–2012 Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, 176, 1-16.
- Kähkönen, M. P., Hopia, A. I. et Heinonen, M. (2001). Berry phenolics and their antioxidant activity. *Journal of agricultural and food chemistry*, 49(8), 4076-4082.
- Kellogg, J., Wang, J., Flint, C., Ribnicky, D., Kuhn, P., De Mejia, E. G., Raskin, I. et Lila, M. A. (2010). Alaskan wild berry resources and human health under the cloud of climate change. *Journal of agricultural and food chemistry*, 58(7), 3884-3900.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. et Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated.
- Krause, a. G. et Weis, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual review of plant biology*, 42(1), 313-349.
- Kriegler, F., Malila, W., Nalepka, R. et Richardson, W. (1969). Preprocessing transformations and their effects on multispectral recognition. *Remote sensing of environment*, VI, 97.
- Lavallée, C. (2013). *Impact de l'augmentation du couvert ligneux érigé et d'un réchauffement expérimental sur la productivité d'Empetrum nigrum L., Vaccinium uliginosum L. et V. vitis-idaea L., à Kangiqsujuaq et Kangiqsualujjuaq (Nunavik)* [Université du Québec à Trois-Rivières].
- Lee, D. W. et Lowry, J. B. (1980). Young-leaf anthocyanin and solar ultraviolet. *Biotropica*, 12(1), 75-76.
- Lévesque, E., Hermanutz, L., Gérin-Lajoie, J., Bell, T., Boudreau, S., Cuerrier, A., Jacobs, J., Laroque, C., Lavallée, C. et Collier, L. S. (2012). Trends in vegetation dynamics and impacts on berry productivity. *Nunavik and Nunatsiavut: From Science to Policy. An Integrated Regional Impact Study (IRIS) of Climate Change and Modernization. ArcticNet Inc, Quebec City*, 223-247.
- Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophyll fluorescence signatures of leaves during the autumnal chlorophyll breakdown. *Journal of Plant Physiology*, 131(1-2), 101-110.
- Lussier, I. (2017). *Impact de l'arbustation récente sur l'abondance et la productivité de Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea et Empetrum nigrum à Umiujuaq (Nunavik)* [Université du Québec à Trois-Rivières].
- Matile, P., Hörtensteiner, S. et Thomas, H. (1999). Chlorophyll degradation. *Annual review of plant biology*, 50(1), 67-95.
- McManus, K. M., Morton, D. C., Masek, J. G., Wang, D., Sexton, J. O., Nagol, J. R., Ropars, P. et Boudreau, S. (2012). Satellite-based evidence for shrub and

- graminoid tundra expansion in northern Quebec from 1986 to 2010. *Global change biology*, 18(7), 2313-2323.
- McWilliam, J. et Naylor, A. (1967). Temperature and plant adaptation. I. Interaction of temperature and light in the synthesis of chlorophyll in corn. *Plant physiology*, 42(12), 1711-1715.
- MELCC. (2022a). *Changement climatique, Normales climatiques 1981-2010*.
- MELCC. (2022b). *Changement climatique, Normales climatiques 1981-2010, climat du Québec*. <http://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/climat-qc.htm>.
- Moisan-DeSerres, J., Chagnon, M. et Fournier, V. (2015). Influence of windbreaks and forest borders on abundance and species richness of native pollinators in lowbush blueberry fields in Québec, Canada. *The Canadian Entomologist*, 147(4), 432-442.
- Montandon, L. et Small, E. (2008). The impact of soil reflectance on the quantification of the green vegetation fraction from NDVI. *Remote Sensing of Environment*, 112(4), 1835-1845.
- Mooney, H. et West, M. (1964). Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. *American Journal of Botany*, 51(8), 825-827.
- Murray, J. R. et Hackett, W. P. (1991). Dihydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase *Hedera helix* L. *Plant physiology*, 97(1), 343-351.
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K. D., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U. et Lévesque, E. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4), 045509.
- Ni, Y., Chen, H., Liu, D., Zeng, L., Chen, P. et Liu, C. (2021). Discovery of genes involved in anthocyanin biosynthesis from the rind and pith of three sugarcane varieties using integrated metabolic profiling and RNA-seq analysis. *BMC Plant Biology*, 21(1), 1-15.
- Norton, C. H. (2019). Inuit ethnobotany in the North American Subarctic and Arctic: Celebrating a rich history and expanding research into new areas using biocultural diversity.
- Oberbauer, S. F. et Starr, G. (2002). The role of anthocyanins for photosynthesis of Alaskan arctic evergreens during snowmelt.
- Pajunen, A., Oksanen, J. et Virtanen, R. (2011). Impact of shrub canopies on understory vegetation in western Eurasian tundra. *Journal of Vegetation Science*, 22(5), 837-846.
- Parsons, A. N., Welker, J. M., Wookey, P., Press, M. C., Callaghan, T. V. et Lee, J. A. (1994). Growth responses of four sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental change. *Journal of Ecology*, 307-318.
- Pattison, R. R., Jorgenson, J. C., Reynolds, M. K. et Welker, J. M. (2015). Trends in NDVI and tundra community composition in the Arctic of NE Alaska between 1984 and 2009. *Ecosystems*, 18, 707-719.
- Penuelas, J., Baret, F. et Filella, I. (1995). Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance. *Photosynthetica*, 31(2), 221-230.
- Percival, D., Eaton, L., Stevens, D. et Privé, J. (2000). Use of windbreaks in lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.) production. Dans. VII International Symposium on *Vaccinium* Culture 574.

- Pettorelli, N., Ryan, S., Mueller, T., Bunnefeld, N., Jędrzejewska, B., Lima, M. et Kausrud, K. (2011). The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate research*, 46(1), 15-27.
- Pirotti, F., Parraga, M. A., Sturaro, E., Dubbini, M., Masiero, A. et Ramanzin, M. (2014). NDVI from Landsat 8 vegetation indices to study movement dynamics of *Capra ibex* in mountain areas. *The International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 40(7), 147.
- Pop, E. W., Oberbauer, S. F. et Starr, G. (2000). Predicting vegetative bud break in two arctic deciduous shrub species, *Salix pulchra* and *Betula nana*. *Oecologia*, 124, 176-184.
- Porra, R., Thompson, W. a. A. et Kriedemann, P. (1989). Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 975(3), 384-394.
- Prescott, J. et Richard, P. (2016). *Mammifères du Québec et de l'est du Canada-Édition revue et augmentée*. Éditions Michel Quintin.
- Price, J. C. (1994). How unique are spectral signatures? *Remote Sensing of Environment*, 49(3), 181-186.
- Renner, S. S. et Zohner, C. M. (2019). The occurrence of red and yellow autumn leaves explained by regional differences in insolation and temperature. *New phytologist*, 224(4), 1464-1471.
- Ressources naturelles et Faune, M., Claude, Couillard, P.-L., Laflamme, J. et Major, M. (2021). *Classification écologique du territoire québécois* (publication n° 255089426X).
- Saucier, J., Robitaille, A., Bergeron, J. et Gosselin, J. (2011). Les régions écologiques du Québec méridional (4^{ème} version), Carte à l'échelle de 1/1 250 000. *Direction des inventaires forestiers, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec*.
- Savitch, L., Leonardos, E., Krol, M., Jansson, S., Grodzinski, B., Huner, N. et Öquist, G. (2002). Two different strategies for light utilization in photosynthesis in relation to growth and cold acclimation. *Plant, Cell & Environment*, 25(6), 761-771.
- Scherl, M., Müller, T. et Kräutler, B. (2012). Chlorophyll catabolites in senescent leaves of the lime tree (*Tilia cordata*). *Chemistry & Biodiversity*, 9(11), 2605-2617.
- Schnitzler, J., Tim P, Heller, W., KÖFFERLEIN, M., Hutzler, P., Heinzmann, U., Schmelzer, E., Ernst, D., Langebartels, C. et Sandermann Jr, H. (1996). Tissue localization of UV-B-screening pigments and of chalcone synthase mRNA in needles of Scots pine seedlings. *New phytologist*, 132(2), 247-258.
- Serreze, M., Walsh, J., Chapin, F., Osterkamp, T., Dyrgerov, M., Romanovsky, V., Oechel, W., Morison, J., Zhang, T. et Barry, R. (2000). Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment. *Climatic change*, 46, 159-207.
- Sims, D. A. et Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81(2-3), 337-354.
- Smith, N. G., Keenan, T. F., Colin Prentice, I., Wang, H., Wright, I. J., Niinemets, Ü., Crous, K. Y., Domingues, T. F., Guerrieri, R. et Yoko Ishida, F. (2019). Global

- photosynthetic capacity is optimized to the environment. *Ecology letters*, 22(3), 506-517.
- Ștefănescu, B. E., Szabo, K., Mocan, A. et Crișan, G. (2019). Phenolic compounds from five Ericaceae species leaves and their related bioavailability and health benefits. *Molecules*, 24(11), 2046.
- Tape, K., Sturm, M. et Racine, C. (2006). The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global change biology*, 12(4), 686-702.
- Tremblay, B., Lévesque, E. et Boudreau, S. (2012). Recent expansion of erect shrubs in the Low Arctic: evidence from Eastern Nunavik. *Environmental Research Letters*, 7(3), 035501.
- Tyystjärvi, E. et Aro, E. (1996). The rate constant of photoinhibition, measured in lincomycin-treated leaves, is directly proportional to light intensity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(5), 2213-2218.
- Walker, M. D., Wahren, C. H., Hollister, R. D., Henry, G. H., Ahlquist, L. E., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Calef, M. P., Callaghan, T. V. et Carroll, A. B. (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(5), 1342-1346.
- Warman, P. (1987). The effects of pruning, fertilizers, and organic amendments on lowbush blueberry production. *Plant and soil*, 101, 67-72.
- Weeden, R. B. (1969). Foods of rock and willow ptarmigan in central Alaska with comments on interspecific competition. *The Auk*, 86(2), 271-281.
- Wilson, J. W. (1966). An analysis of plant growth and its control in arctic environments. *Annals of Botany*, 30(3), 383-402.
- Zhang, T.-J., Chow, W. S., Liu, X.-T., Zhang, P., Liu, N. et Peng, C.-L. (2016). A magic red coat on the surface of young leaves: anthocyanins distributed in trichome layer protect *Castanopsis fissa* leaves from photoinhibition. *Tree physiology*, 36(10), 1296-1306.