

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

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

PAR
ISABELLE LUSSIER

IMPACT DE L'ARBUSTATION RÉCENTE SUR L'ABONDANCE ET LA
PRODUCTIVITÉ DE *VACCINIUM ULIGINOSUM*, *VACCINIUM VITIS-IDAEA* ET
EMPETRUM NIGRUM À UMIUJAQ (NUVAVIK)

AVRIL 2017

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

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

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 ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tous les gens qui m'ont encouragée durant ces deux années de travail. Ma directrice, Dre Esther Lévesque, a été d'un grand soutien moral avec son enthousiasme et son dynamisme, merci pour ton écoute. Merci également à mon codirecteur, Dr Stéphane Boudreau, pour son engagement et son appui. Je vous remercie de m'avoir choisie pour ce formidable projet et soutenue tout au long de ce périple. Vous m'avez également donné la chance de découvrir le nord de notre belle province, un voyage privilégié qui est marqué à jamais.

Un grand merci aussi à mon comité d'orientation composé de Drs Esther Lévesque, Stéphane Boudreau, Vincent Maire et Raphaël Proulx qui ont suscité des conversations constructives tout au long de mon cheminement qui ont permis de faire progresser mes réflexions et de ce fait mon projet.

Merci à Guillaume Rheault, Ariane Bisson, Marc-André Lemay pour leur aide cruciale sur le terrain ainsi qu'à Taroulik pour son énergie débordante et son soutien moral. Merci également à Amélie Lapointe et Mélanie Normandeau Bonneau d'avoir fait preuve d'une grande patience à compter et peser des fruits durant tout l'automne 2015. Et finalement, je tiens à remercier la communauté d'Umiujaq (Nunavik) pour leur accueil et leur générosité.

Ce projet a été possible grâce à la contribution financière des organismes subventionnaires suivants : le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) par les programmes frontières à la découverte – ADAPT, le réseau des Centre d'Excellence ArcticNet et le Programme de formation FONCER du CRSNG en sciences environnementales nordiques (EnviroNord), le Centre d'études nordiques via ses stations de recherche et le programme Hudson21, le Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN) et le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT).

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise a été réalisé sous la direction du Dre Esther Lévesque de l'Université du Québec à Trois-Rivières et la codirection du Dr Stéphane Boudreau de l'Université Laval. Il comprend quatre sections, soit une introduction générale suivie de deux articles scientifiques (Les impacts négatifs du couvert arbustif sur l'abondance et la productivité *d'Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea* à Umiujaq (Nuvavik); Conditions environnementales favorisant l'abondance et la productivité *d'Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea* à Umiujaq (Nuvavik)) et d'une conclusion générale. Des informations complémentaires dans huit annexes.

RÉSUMÉ

Dans le contexte actuel du réchauffement climatique, la végétation arctique près de la limite des arbres change, la couche d'arbustes érigés a augmenté et domine maintenant les environnements autrefois ouverts. Ainsi, la performance d'espèces moins compétitives, tels les arbustes producteurs de petits fruits, pourrait être réduite par une concurrence accrue pour la lumière, l'eau et les nutriments.

L'objectif de cette étude était de quantifier l'impact des arbustes érigés sur la fréquence, le couvert, la productivité et le mûrissement de trois espèces productrices de petits fruits présentes à proximité d'Umiujaq où une augmentation arbustive a été documentée : *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher, *Vaccinium uliginosum* L. et *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (Loddiges, G. Loddiges & W. Loddiges) Hultén.

Pour ce faire, deux méthodologies complémentaires ont été utilisées afin de répondre à deux sous objectifs, soit les effets directs des arbustes érigés sur les espèces à petits fruits ainsi que la distribution des espèces à petits fruits par rapport aux conditions environnementales et aux peuplements arbustifs érigés.

Pour le premier objectif, 402 sites ont été sélectionnés par échantillonnage aléatoire stratifié couvrant les milieux arbustifs adjacents à des milieux ouverts dans des zones où au moins une espèce à petits fruits est présente aux alentours d'Umiujaq, Nunavik. La fréquence, le recouvrement (%), la productivité (g/m²) et le degré de mûrissement des espèces productrices de petits fruits ont été comparés en quatre conditions : sous arbustes, en marge intérieure et extérieure ainsi qu'en milieux ouverts. Au moins une des trois espèces à petits fruits était présente dans 91 % des quadrats échantillonnés. Généralement, malgré des réponses variables des trois espèces, les quatre variables étudiées étaient affectées négativement par la présence des arbustes érigés. *Vaccinium vitis-idaea* était la seule à être avantageée à la marge des arbustes érigés.

Le second objectif était de déterminer les conditions environnementales favorisant l'abondance et la productivité de *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea* et *Empetrum nigrum* à travers un gradient de couvert et de hauteur d'arbustes érigés. Pour celui-ci, 32 grandes parcelles homogènes variant en humidité, en productivité de petits fruits ainsi qu'en couverture et en hauteur d'arbustes érigés ont été sélectionnées. Les conditions environnementales favorisant la performance d'espèces à petits fruits différaient entre les espèces. Par leur grande plasticité, les arbustes érigés couvraient la majeure partie du gradient favorisant la performance des espèces à petits fruits. Le recouvrement des espèces à petits fruits variait de 0,1 % à 91 % entre les sites et celui-ci était très faible lorsque le couvert d'arbustes érigés était important (> 50 %).

Mots-clés : arbustation, *Vaccinium*, *Empetrum*, arbustes érigés, changements climatiques, petits fruits, Nunavik, Toundra, *Betula glandulosa*.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
AVANT-PROPOS	iii
RÉSUMÉ	iv
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX	x
CHAPITRE I	
INTRODUCTION	1
1.1 Mise en contexte du site d'étude	1
1.2 Espèces productrices de petits fruits.....	3
1.2.1 <i>Empetrum nigrum</i>	3
1.2.2 <i>Vaccinium uliginosum</i>	4
1.2.3 <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4
1.3 Effets potentiels des changements climatiques sur les espèces productrices de petits fruits	4
1.3.1 Température	4
1.3.2 Changements hydrologiques.....	5
1.3.3 Nutriments	6
1.4 Expansion arbustive.....	6
1.5 Impacts potentiels de la présence d'arbustes érigés sur les espèces productrices de petits fruits.....	7
1.5.1 Compétition	7
1.5.2 Facilitation	10
1.6 Les impacts d'une diminution de productivité de fruits	10
1.6.1 Communautés inuites.....	10
1.6.2 Communautés animales	11
1.7 Objectifs et hypothèses.....	11
1.8 Méthodes	12
1.8.1 Objectif 1	12
1.8.2 Objectif 2	13

1.9 Résultats.....	14
1.9.1 Objectif 1	14
1.9.2 Objectif 2	15
CHAPITRE II	
LES IMPACTS NÉGATIFS DU COUVERT ARBUSTIF SUR L'ABONDANCE	
ET LA PRODUCTIVITÉ D'<i>EMPETRUM NIGRUM</i>, <i>VACCINIUM</i>	
<i>ULIGINOSUM</i> ET <i>VACCINIUM VITIS-IDAEA</i> À UMIUJAQ (NUVAVIK)	16
Résumé.....	17
Introduction	17
Méthodologie	21
Résultats.....	25
Discussion	30
Remerciements.....	35
Références	36
CHAPITRE III	
CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES FAVORISANT L'ABONDANCE ET	
LA PRODUCTIVITÉ D'<i>EMPETRUM NIGRUM</i>, <i>VACCINIUM</i> <i>ULIGINOSUM</i>	
ET <i>VACCINIUM VITIS-IDAEA</i> À UMIUJAQ (NUVAVIK).....	44
Résumé.....	45
Introduction	45
Méthodologie	48
Résultats.....	51
Discussion	58
Remerciements.....	61
Références	62
CHAPITRE IV	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	68
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	70
ANNEXE A	
VARIABILITÉ DU PATRON OBSERVÉ POUR LE RECOUVREMENT ET LA	
PRODUCTIVITÉ DES ESPÈCES À PETITS FRUITS EN FONCTION DES	
COMPOSANTES ENVIRONNEMENTALES ET ARBUSTIVES ÉTUDIÉES	77

ANNEXE B	
RÉSULTATS DES TESTS DE CHI-CARRÉ ET DES TESTS À POSTERIORI DE CHI CARRÉ SUR L'OCCURRENCE DES ESPÈCES À PETITS FRUITS DANS LES QUATRES POSITIONS ÉTUDIÉES À UMIUJAQ (NUNAVIK).....	85
ANNEXE C	
RÉSULTATS DES TESTS DE FRIEDMAN ET DES TESTS À POSTERIORI DE WILCOXON, NEMENYI, MCDONALD-THOMPSON COMPARANT LA VARIANCE DU RECOUVREMENT ET DE LA PRODUCTIVITÉ DES ESPÈCES À PETITS FRUITS À UMIUJAQ, NUNAVIK.....	87
ANNEXE D	
EFFET DE L'AUGMENTATION EN HAUTEUR ET DE LA DENSIFICATION DE LA STRATE ARBUSTIVE ÉRIGÉE SUR LE RECOUVREMENT ET LA PRODUCTIVITÉ DES ESPÈCES À PETITS FRUITS.....	89
ANNEXE E	
OCCURRENCE ET COOCCURRENCES DES ESPÈCES À PETITS FRUITS À UMIUJAQ, NUNAVIK.....	92
ANNEXE F	
COMPARAISON DE LA PRODUCTIVITÉ PAR COUVERT DES ESPÈCES À PETITS FRUITS ENTRE LES QUATRE POSITIONS À UMIUJAQ, NUNAVIK	95
ANNEXE G	
COMPARAISON DE LA PRODUCTIVITÉ EN PETITS FRUITS ENTRE LES ANNÉES 2014 ET 2015.....	100
ANNEXE H	
EFFICACITÉ DE L'ESTIMATION VISUELLE DE LA PRODUCTIVITÉ PAR COUVERT	103

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
<u>Chapitre I</u>		
1.1	Changements des températures moyennes en hiver (gauche) et en été (droite) entre 1970 et 2009 à travers l'Amérique du Nord boréale (McManus <i>et al.</i> 2012).....	1
1.2	Exemple de la diversité du paysage dans la zone d'étude près d'Umiujaq, Nunavik.....	2
1.3	Espèces productrices de petits fruits à l'étude : <i>Empetrum nigrum</i> ssp. <i>hermaphroditum</i> (gauche), <i>Vaccinium vitis-idaea</i> (centre) et <i>Vaccinium uliginosum</i> (droite).....	3
1.4	Influence de l'augmentation arbustive sur les processus écosystémiques et leurs conséquences sur les espèces à petits fruits	8
<u>Chapitre II</u>		
1	Sites échantillonnés (n = 352) près de la communauté d'Umiujaq, répartis entre la côte de la Baie d'Hudson et la vallée Tasiapik	22
2	Méthode utilisée pour déterminer aléatoirement la localisation des sites d'échantillonnage	23
3	Fréquence d'occurrence de quadrats sans (vides) et avec les espèces à petits fruits (<i>Empetrum nigrum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> et <i>Vaccinium vitis-idaea</i>) avec (teintes plus foncées) et sans (teintes plus claires) fruit, par position (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert). n = 352.....	26
4	Recouvrement (A, %; n = 352) et productivité (B, g/m ² ; n = 299) d' <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> et <i>Vaccinium vitis-idaea</i> par position (1-sous un arbuste, à la marge 2-intérieure et 3-extérieure ainsi qu'en 4-milieu ouvert)	28
5	Moyennes et erreurs types du recouvrement (%; A) et de la productivité (g/m ² ; B) de <i>Vaccinium vitis-idaea</i> séparées par milieux à dominance lichénique et les autres environnements	29

6	Moyennes et erreurs types du taux de mûrissement d' <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> et <i>Vaccinium vitis-idaea</i> dans les milieux fermés (F : positions 1 et 2) et ouverts (O : positions 3 et 4).....	30
---	--	----

Chapitre III

1	Sites échantillonnés (n = 38) près de la communauté d'Umiujaq, répartis entre la côte de la Baie d'Hudson et la vallée Tasiapik	49
2	Distribution du recouvrement (%) des trois espèces à petits fruits en fonction des variables environnementales étudiées : Humidité (%), pH, azote (%), phosphore total (ppm), carbone organique (%), profondeur de matière organique (cm), degrés jours (sur 361 jours) ainsi que le recouvrement (%) et la hauteur (cm) des arbustes érigés étant considérés ici comme faisant partie de l'environnement des arbustes à petits fruits	53
3	Distribution de la productivité (g/m ²) des trois espèces à petits fruits en fonction des variables environnementales étudiées : Humidité (%), pH, azote (%), phosphore total (ppm), carbone organique (%), profondeur de matière organique (cm), degrés jours (sur 360 jours) et le recouvrement des arbustes érigés (%) étant considéré ici comme faisant partie de l'environnement des arbustes à petits fruits.....	54
4	Graphique d'ordination des deux premiers axes de l'analyse de correspondances (DCA) avec 11 espèces (ou groupes fonctionnel) pour 38 sites variant en termes de dominance arbustive érigées et d'abondance d'espèces à petits fruits, Umiujaq (Nunavik).....	56
5	Deux premiers axes de l'analyse canonique de correspondance (CCA) montrant la variation de la composition des communautés végétales (11 espèces ou groupes fonctionnels) en fonction des huit variables environnementales des 38 sites étudiés, Umiujaq (Nunavik)	57

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page	
<u>Chapitre III</u>		
1	Descriptions et statistiques (moyenne, écart-type, minimum et maximum) des huit variables environnementales et des recouvrements (%) des huit espèces (arbustes érigés et à petits fruits) et des trois groupes fonctionnels utilisés dans les analyses d'ordination (DCA et CCA) sur 38 sites variant en termes de dominance arbustive érigées et d'abondance d'espèces à petits fruits, Umiujaq (Nunavik).....	52
2	Résultats de la DCA et de la CCA sur 38 sites variant en termes de dominance arbustive érigées et d'abondance d'espèces à petits fruits, Umiujaq (Nunavik)	55

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Mise en contexte du site d'étude

En Amérique du Nord, le climat s'est réchauffé significativement depuis 1970 (Serreze *et al.* 2000), et ce, de manière plus importante en hiver qu'en été (Fig. 1.1; McManus *et al.* 2012). De plus, la saison de croissance s'est allongée de 6.2 jours entre 1950 et 2011 (Barichivich *et al.* 2013). Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC / IPCC) prévoit que ce réchauffement climatique sera plus important à de hautes latitudes (IPCC 2013).

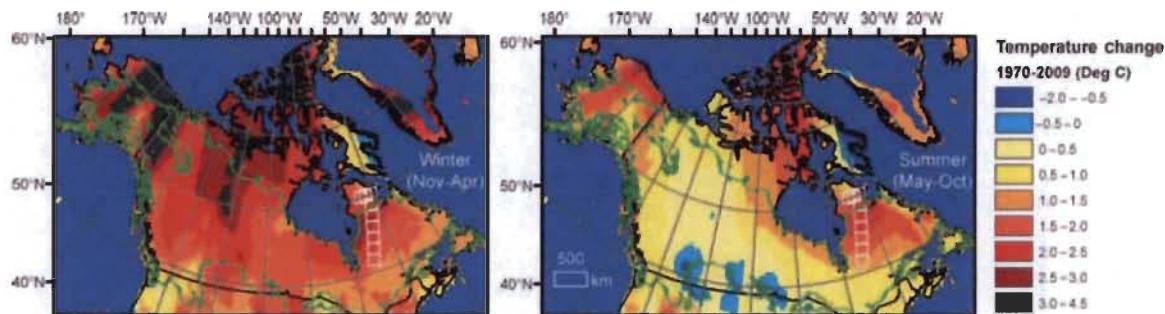


Figure 1.1 Changements des températures moyennes en hiver (gauche) et en été (droite) entre 1970 et 2009 à travers l'Amérique du Nord boréale (McManus *et al.* 2012).

La zone d'étude se retrouve dans ce contexte de réchauffement climatique sur la côte Est de la Baie d'Hudson, dans les environs de la communauté inuite d'Umiujaq au Nunavik ($56^{\circ} 33' \text{N}$ $76^{\circ} 30' \text{O}$). Des travaux sur la dégradation du pergélisol dans la région ont démontré un réchauffement à long terme dans la région par une augmentation d'environ 1°C en profondeur (15 m – 20 m) entre 1998 et 2005 (Aubé-Maurice 2007). Pour l'ensemble du Nunavik, une augmentation de 1.5 à 2°C l'été et de 3 à 5°C l'hiver est prévue d'ici l'an 2050 (Brown & Lemay 2013).

Le site d'étude se trouve en toundra arbustive près de la limite des arbres où le paysage est très diversifié, passant des dunes sur la côte aux milieux humides de la vallée Tasiapik surplombée par deux immenses Cuestas (Fig. 1.2). La strate arbustive de la région est dominée par le bouleau glanduleux (*Betula glandulosa* Michx.), mais également composée en bonne partie de saules (*Salix* spp.) et de l'aulne crispé (*Alnus viridis* subsp. *crispa* (Aiton) Turrill; nomenclature selon Brouillet *et al.* 2010+). Ce territoire est également très riche en petits fruits prisés par la communauté locale, les occasionnels touristes et les animaux résidents ou de passage.

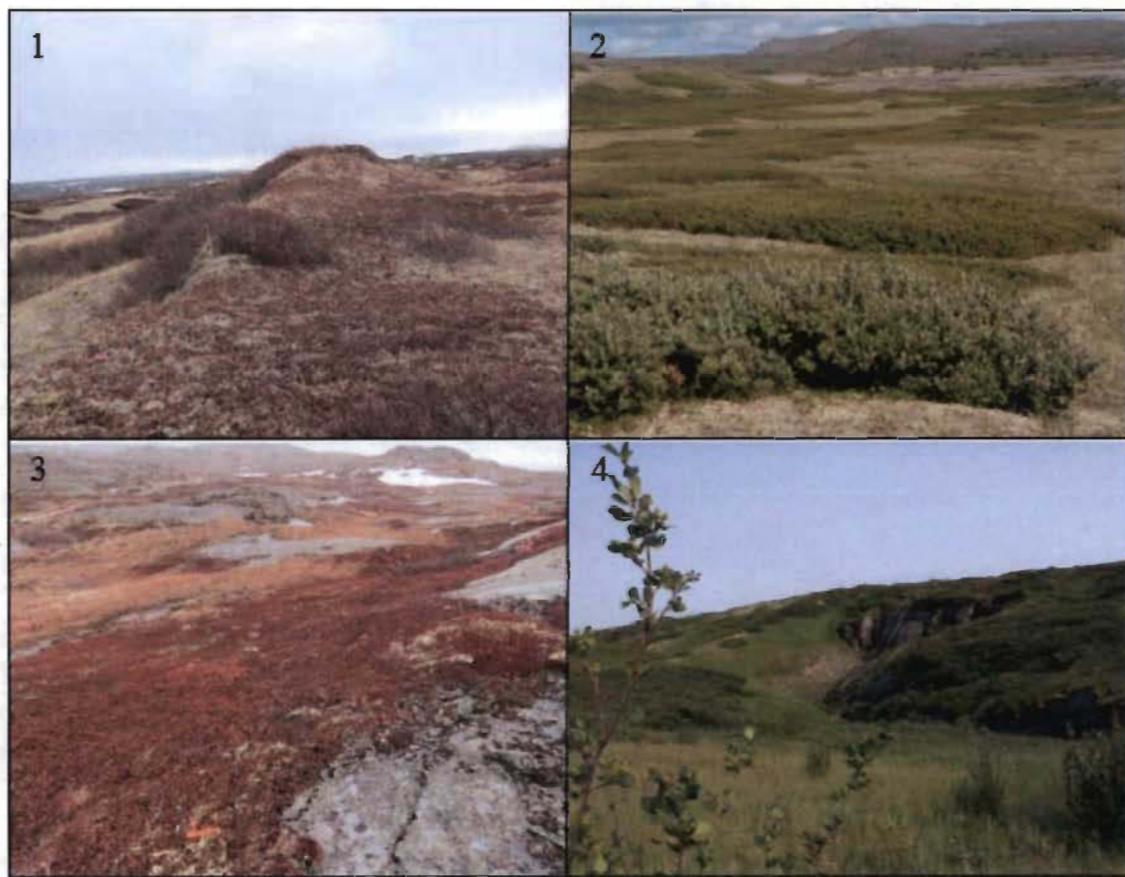


Figure 1.2 Exemple de la diversité du paysage dans la zone d'étude près d'Umiujaq, Nunavik. Dunes de la côte (1), milieu mésique à lichen avec arbustes érigés (2), Versant de roc (3) et milieu humide à végétation herbacée (4).

1.2 Espèces productrices de petits fruits

Les trois espèces d'éricacées à l'étude sont *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher, *Vaccinium uliginosum* L. et *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (Loddiges, G. Loddiges & W. Loddiges) Hultén (Fig. 1.3; Brouillet *et al.* 2010+). Celles-ci se reproduisent beaucoup de manière végétative, ce qui favorise leur survie lors de conditions défavorables ainsi que la possibilité de tirer profit des périodes où la disponibilité en nutriments est grande et de recycler les éléments nutritifs entre les ramets. (Sonesson & Callaghan 1991, Shevtsova & Ojala 1995, Wookey *et al.* 1995, Jacquemart 1996).



Figure 1.3 Espèces productrices de petits fruits à l'étude : *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum* (gauche), *Vaccinium uliginosum* (centre) et *Vaccinium vitis-idaea* (droite).

1.2.1 *Empetrum nigrum*

Empetrum nigrum ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher (ci-après *Empetrum nigrum*), la camarine noire, est un arbuste nain prostré à feuilles persistantes avec des ramifications densément feuillues qui tolère un ombrage faible, mais préfère un plein ensoleillement (Bell & Tallis 1973, Shevtsova & Ojala 1995, Nilsson *et al.* 2000). La camarine se développe bien sur les terrains humides, acides, sablonneux et pauvres en nutriments, mais étant modérément riches en matière organique (Bell & Tallis 1973, Goetz 2006, Tela-Botanica 2014a).

1.2.2 *Vaccinium uliginosum*

Vaccinium uliginosum, l'airelle des marais est un arbuste nain souvent érigé, quoique prostré dans certains habitats. C'est un arbuste tolérant au froid et à l'ombre partielle poussant dans des sols acides d'humidité moyenne, légèrement pauvres en nutriments et préférant des terrains composés d'argile limoneuse riche en matière organique (Jacquemart 1996, Tela-Botanica 2014b).

1.2.3 *Vaccinium vitis-idaea*

Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus* (Loddiges, G. Loddiges & W. Loddiges) Hultén (ci-après *V. vitis-idaea*), l'airelle rouge, communément appelée canneberge, est un arbuste nain aux tiges rampantes. Plusieurs segments peuvent pousser annuellement sur une tige de l'année précédente, ceux-ci portent les feuilles de l'année qui peuvent persister durant plusieurs saisons (Shevtsova & Ojala 1995). La canneberge est plus tolérante au froid et à l'ombre qu'*Empetrum nigrum* (Chapin & Shaver 1985), elle préfère les sols acides, légèrement humides, sablonneux, pauvres en nutriments et moyennement riches en matière organique (Shevtsova 1997, GRET 2007, Tela-Botanica 2014c).

1.3 Effets potentiels des changements climatiques sur les espèces productrices de petits fruits

1.3.1 Température

L'activité des plantes et les événements phénologiques clés (débourrement végétatif, floraison, mûrissement des fruits) sont sensibles aux variations de température induites par le réchauffement climatique récent (Aerts *et al.* 2006). En général, suite à un réchauffement expérimental, les réponses observées au niveau des espèces sont une croissance accélérée, une augmentation du couvert végétal, un meilleur succès reproducteur et l'avancement de la phénologie (p. ex. Chapin & Shaver 1996, Arft *et al.* 1999, ACIA 2004, Aerts *et al.* 2006, Henry *et al.* 2012).

Le réchauffement expérimental altère également la phénologie de nos trois espèces en devançant l'émergence des feuilles et en retardant leur sénescence (Suzuki & Kudo 2000). En ce sens, les résidants de Kangiqsualujuaq au Nunavik ont aussi constaté que les espèces à petits fruits commençaient à pousser, fleurir et mûrir plus tôt dans la saison (Cuerrier *et al.* 2015). La température à court et à moyen terme a un effet positif sur la floraison des espèces productrices de petits fruits (Suzuki & Kudo 2000, Kudo & Suzuki 2003). Par conséquent, le réchauffement climatique actuel pourrait engendrer un plus grand succès reproducteur en l'absence d'autres contraintes environnementales (Wookey *et al.* 1995, Lévesque *et al.* 2013). L'élévation de la température affecte également positivement la croissance de *V. vitis-idaea*, *E. nigrum* et *V. uliginosum* (Parsons *et al.* 1994, Shevtsova 1997, Kudo & Suzuki 2003, Angers-Blondin 2014).

1.3.2 Changements hydrologiques

La quantité annuelle de précipitation a augmenté tant sous forme de neige (23 %) que de pluie (17 %) entre 1950 et 2001 au Nunavik et celle-ci se poursuivra dans le futur (Brown & Lemay 2013). Un sol plus humide est bénéfique pour *V. vitis-idaea* et *V. uliginosum*, mais diminue la croissance d'*E. nigrum* (Jacquemart 1996, Shevtsova 1997). Cependant, malgré l'augmentation des précipitations, la dégradation du pergélisol, observable dans la région (Aubé-Maurice 2007), permet à l'eau de percoler plus facilement, le sol est alors plus sec que sur pergélisol (Hinzman *et al.* 2005).

L'augmentation du couvert nival peut avoir des effets positifs en protégeant les méristèmes de l'abrasion et de la dessiccation hivernale (Gerdol *et al.* 2013). Suite à un hiver avec beaucoup d'accumulation de neige, les gens de Kangiqsuuaq ont observé une plus grande quantité de petits fruits l'été suivant (Cuerrier *et al.* 2015). Cependant, s'il est trop épais, il peut retarder le début de la saison de croissance (Schmidt *et al.* 2002, Mallik *et al.* 2011), ce qui nuit entre autres à la croissance et à la reproduction d'*E. nigrum* (Angers-Blondin 2014).

1.3.3 Nutriments

En région toundrique, suite à une augmentation de la température du sol, la minéralisation de l'azote et du phosphore est plus grande (Schmidt *et al.* 2002, Aerts *et al.* 2006). Considérant la limitation en nutriment en hautes latitudes (Press *et al.* 1998), des changements au niveau de la quantité de nutriments assimilables par les plantes dans le sol pourraient avoir un effet bénéfique sur la croissance de celles-ci (Shaver & Chapin 1995). La masse de tiges des trois espèces à l'étude est augmentée suite à l'ajout d'azote, de phosphore et de potassium durant une saison de croissance (Parsons *et al.* 1994). Cette disponibilité en nutriments accrue, combinée à une élévation de la température augmente d'autant plus la réponse de ces trois espèces (Parsons *et al.* 1994).

1.4 Expansion arbustive

Au cours des 20 dernières années, les changements climatiques ont entraîné un verdissement de l'hémisphère Nord qui est en grande partie dû à une expansion rapide et très répandue de la strate arbustive dans la zone circumpolaire (p. ex., Shabanov *et al.* 2002, Jia *et al.* 2003, Tømmervik 2004, Myers-Smith *et al.* 2011, McManus *et al.* 2012, Ju & Masek 2016). L'avancée récente des espèces arbustives dans la toundra implique surtout des arbustes érigés décidus, en particulier des bouleaux, saules et aulnes (Myers-Smith *et al.* 2011).

Une augmentation arbustive fut observée au cours des dernières décennies au Nunavik (Ropars & Boudreau 2012, Tremblay *et al.* 2012, Provencher-Nolet *et al.* 2015). Notamment, dans la vallée Tasiapik et sur la côte au sud du village d'Umiujaq, la strate arbustive a considérablement pris de l'ampleur entre 1990 et 2010, surtout dans les zones de pergélisol en dégradation (Provencher-Nolet *et al.* 2015). Les espèces productrices de petits fruits dans la zone d'étude se développent en compagnie d'arbustes érigés décidus (*Betula glandulosa* Michx, *Salix* spp. et *Alnus viridis* subsp. *crispa* (Aiton) Turrill). Ces espèces arbustives possèdent un taux de croissance élevé, une grande plasticité phénotypique. Elles sont présentes dans la majorité des milieux de la région et

sont très bien adaptées pour coloniser rapidement le milieu lors de légères variations environnementales favorables (Uchytil 1991, Aerts *et al.* 2006, Aiken *et al.* 2007, Tollefson 2007, Myers-Smith *et al.* 2011). Le bouleau glanduleux, *Betula glandulosa* Michx., est l’arbuste le plus présent dans le paysage et semble être la principale espèce associée à ce changement (Tremblay *et al.* 2012).

Ce changement rapide de la strate arbustive pourrait avoir des conséquences non négligeables au niveau de la structure et de la dynamique des écosystèmes toundriques. Entre autres, ce phénomène diminue la température au sol l’été par ombrage, augmente la captation de neige et diminue la richesse spécifique (Sturm *et al.* 2005, Cornelissen *et al.* 2007, Myers-Smith *et al.* 2011).

1.5 Impacts potentiels de la présence d’arbustes érigés sur les espèces productrices de petits fruits

1.5.1 Compétition

Les changements de distribution varient selon les seuils physiologiques de chaque espèce (Woodward 1987). C’est pourquoi certaines espèces tels les arbustes décidus qui ont une croissance rapide suivront les tendances décennales de réchauffement rapidement en prenant de l’expansion en hauteur, en largeur ainsi qu’en altitude et en latitude alors que d’autres en seront incapables (Aerts *et al.* 2006, Myers-Smith *et al.* 2011). De plus, avec l’augmentation des températures, la disponibilité en nutriments peut être plus élevée, ce qui favorise d’autant plus les espèces à croissance rapide (van Wijk *et al.* 2004).

En toundra arbustive, les espèces opportunistes, comme les arbustes érigés, profitent beaucoup des changements climatiques, envahissent le milieu, déplacent les autres espèces moins compétitives et intolérantes à l’ombre et diminuent ainsi la richesse spécifique de cet habitat (Fig. 1.4; Wilson & Nilsson 2009, Pajunen *et al.* 2011). L’augmentation du couvert arbustif érigé engendre une compétition interspécifique pour

les ressources (Nutriments, lumière, eau; Shevtsova *et al.* 1997, Gerdol *et al.* 2000) et modifie les facteurs abiotiques du milieu (Fig. 1.4; Forseth *et al.* 2001).

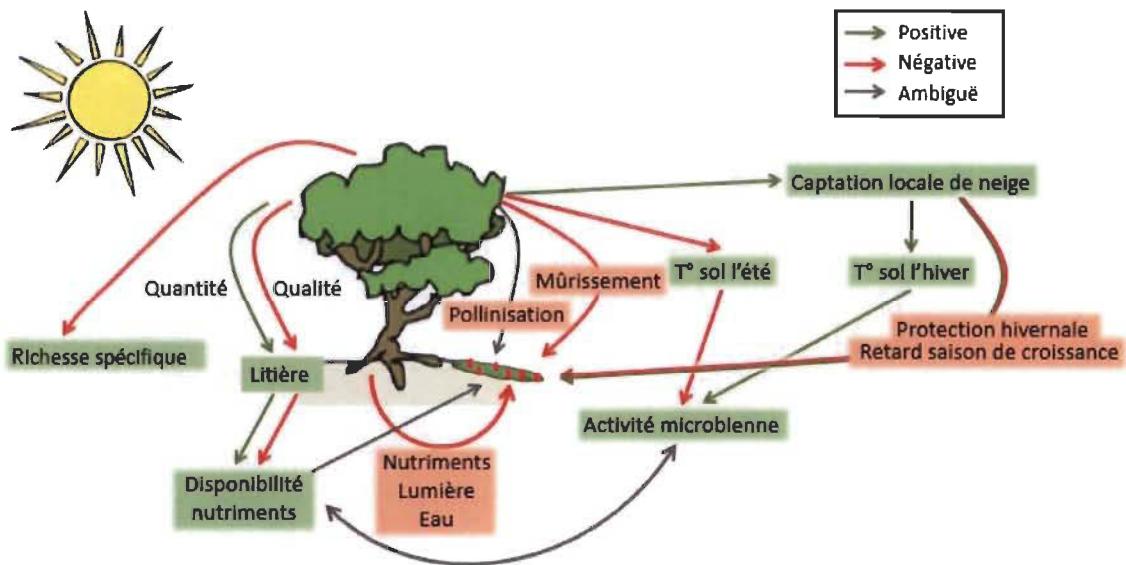


Figure 1.4 Influence de l'augmentation arbustive sur les processus écosystémiques et leurs conséquences sur les espèces à petits fruits. Les flèches rouges indiquent des relations négatives, les vertes des relations positives et les grises des influences encore ambiguës (modifié de Myers-Smith *et al.* 2011).

Cette compétition grandissante (lumière, eau et nutriments) peut ralentir la croissance (Parsons *et al.* 1994, Press *et al.* 1998) ou inhiber la reproduction des espèces présentes avant l'envahissement tel les espèces à petits fruits (Wookey *et al.* 1995, Jacquemart 1996, van Wijk *et al.* 2004).

Suite à l'expansion des arbustes érigés, la lumière disponible pour les plantes sous couvert pourrait grandement diminuer. L'assimilation de carbone via la photosynthèse est donc diminuée sous couvert affectant ainsi négativement la croissance, la floraison et la fructification (Chapin & Shaver 1985, Shevtsova & Ojala 1995, Bazzaz *et al.* 2000, Kudo *et al.* 2008, Wang *et al.* 2009). De plus, probablement à cause du manque de lumière, les plantes sous ombrage assimilent moins de nutriments (Chapin *et al.* 1995, Chapin & Shaver 1996).

La réduction de lumière engendrée par le couvert arbustif érigé diminue la température au sol en été (Fig. 1.4; Pelletier 2015), ce qui pourrait également défavoriser

les trois espèces productrices de petits fruits à l'étude qui sont sensibles aux changements de température. Le réchauffement artificiel accélère le débourrement végétatif et augmente la croissance et la masse des rameaux de celles-ci (Parsons *et al.* 1994, Jacquemart 1996, Shevtsova 1997).

La diminution de la lumière n'affecte pas *V. vitis-idaea*, mais diminue la masse des parties aériennes d'*E. nigrum* (Chapin et Shaver 1985). *Vaccinium uliginosum* quant à elle est une plante héliophile rarement retrouvée dans des peuplements denses où la compétition pour la lumière est forte (Jaquemart 1996). En milieu forestier les espèces à petits fruits sont plus abondantes et productives dans les milieux ouverts et lorsque la végétation dominante est basse avec une faible densité (Noyce & Coy 1989, Hébert *et al.* 2008). Cette diminution semble également être présente en milieux arbustif (Lavallée 2013).

Myers-Smith & Hik (2013) ont démontré que la strate arbustive érigée n'a pas d'impact clair sur le taux de décomposition, les flux de carbone et le cycle de l'azote. La litière d'arbustes décidus est davantage récalcitrante que celle en toundra herbacée (Hobbie 1996; Cornelissen *et al.* 2007; Baptist *et al.* 2010) ce qui implique un taux de décomposition réduit sous arbustes. Cependant, d'autres recherches ont constaté que la quantité d'azote et son taux de minéralisation étaient plus élevés sous arbustes érigés comparativement aux arbustes nains et aux milieux humides (Buckeridge *et al.* 2010, Chu & Grogan 2010). Ces résultats contrastés suggèrent que malgré une litière récalcitrante sous arbustes érigés, l'effet de l'arbustation sur la disponibilité en nutriments est encore peu compris.

L'expansion arbustive pourrait engendrer une perte localisée des espèces productrices de petits fruits. Effectivement, Pearson *et al.* (2013) prédisent que, d'ici 2050, les arbustes érigés pourraient remplacer les graminoides, les herbacés et les arbustes prostrés, et cette problématique affecterait de 50 à 70 % des communautés arctiques.

1.5.2 Facilitation

Malgré les effets négatifs potentiels de l'augmentation arbustive sur les petits fruits, les interactions plantes-plantes peuvent être facilitatrices dans des environnements aux stress élevés (Franks 2003). Effectivement, la proximité des arbres peut avoir un effet positif significatif sur le rendement en baies et l'effort de reproduction de nos trois espèces à fruit (Zvereva & Kozlov 2004). Les arbustes érigés (bouleaux, saules, aulnes) permettent l'accumulation locale de neige, ce qui isole le sol (Myers-Smith *et al.* 2011), augmente la minéralisation de l'azote en hiver (Schimel *et al.* 2004) et protège les arbustes à petits fruits sous et près de ceux-ci contre l'abrasion et le froid (Fig. 1.4; Carlsson & Callaghan 1991, Gerdol *et al.* 2013). Par conséquent, les arbustes érigés pourraient être bénéfiques pour la production de petits fruits si l'effet positif de l'accumulation de neige supplante l'effet de la compétition (Fig. 1.4). Cependant, un couvert de neige trop important peut retarder la saison de croissance et ainsi affecter négativement les espèces productrices de petits fruits (Fig. 1.4; Angers-Blondin 2014).

1.6 Les impacts d'une diminution de productivité de fruits

1.6.1 Communautés inuites

Les petits fruits sont de très bons antioxydants et offrent un apport considérable en vitamines, ils sont donc profitables pour la santé et le bien-être des communautés nordiques (Lévesque *et al.* 2013). Les fruits, feuilles et tiges (*Empetrum nigrum* et *Vaccinium vitis-idaea*) sont également utilisés traditionnellement pour leurs vertus médicinales, qu'ils soient crus, cuits, en infusion ou en jus (Goetz 2006).

La cueillette est une activité physique, favorisant les liens intergénérationnels et familiaux, qui permet le maintien des traditions et des valeurs importantes dans la culture inuite tel le partage (Furgal *et al.* 2013, Lévesque *et al.* 2013). De plus, selon Tremblay et Furgal (2008), l'économie de la région dépend en grande partie de la chasse, la pêche et ultimement de la cueillette (baies et moules). Au Nunavik, 48 % des gens participent au

moins une fois par mois à la cueillette des petits fruits durant la période où ceux-ci sont mûrs (Furgal *et al.* 2013). La Région d'Umiujaq étant très productive en petits fruits et le village ayant été créé par des Inuits désirant conserver leurs liens avec la nature (Tremblay & Furgal 2008), un changement de couverture terrestre désavantageant le rendement de fruits ou limitant l'accès aux sites de cueillette pourrait avoir un impact non négligeable sur la communauté.

1.6.2 Communautés animales

Un changement au niveau de la production de fruits pourrait également avoir des effets sur les animaux qui s'en nourrissent. Ces derniers pourraient altérer leurs habitudes alimentaires, leur migration et l'utilisation de certains milieux (Bégin 2006). La diminution de la quantité de petits fruits pourrait entre autres affecter l'ours noir dont l'alimentation estivale est surtout composée de baies (Hébert *et al.* 2008; observation des fèces sur le terrain). Le lemming d'Ungava (*Dicrostonyx hudsonius*) et quelques oiseaux résidents ou de passage (ex. : les lagopèdes, la bernache du Canada et la sterne arctique) dans la région d'Umiujaq se nourrissent aussi de baies (Hoyo *et al.* 1992, ARK 2007, Prescott & Richard 2013).

1.7 Objectifs et hypothèses

Considérant le changement de structure du couvert arbustif érigé récent dans la région d'Umiujaq et les modifications environnementales engendrées par cette augmentation, l'objectif principal de ce projet est de quantifier l'abondance et la productivité de trois espèces à petits fruits (*Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum* et *Empetrum nigrum*) dans un environnement subarctique en pleine mutation, près de la communauté d'Umiujaq, Nunavik.

En premier lieu, nous avons déterminé l'effet potentiel du développement du couvert arbustif érigé la fréquence, le couvert, la productivité et le mûrissement des espèces productrices de petits fruits. Nous proposons que c'est variables diminueront en présence de couvert arbustif érigé malgré le réchauffement climatique pouvant avoir un effet positif sur la productivité végétale. Pour tester cette hypothèse, nous avons évalué l'abondance des espèces à petits fruits ainsi que leur productivité en milieu ouvert et sous couvert arbustif. Cet objectif est élaboré dans le chapitre II de ce mémoire.

En second lieu, nous avons étudié l'importance relative de nombreux facteurs abiotiques (température, pH, humidité, nutriments, lumière, profondeur de la matière organique, topographie et exposition) en relation avec la composition végétale des sites ainsi que le couvert des espèces à petits fruits. On s'attend à ce que la performance diffère entre les espèces à petits fruits en fonction des conditions environnementales, et que celles-ci soient peu abondantes lorsque la communauté végétale sera dominée par des arbustes érigés. Cet élément est présenté dans le chapitre III.

1.8 Méthodes

1.8.1 Objectif 1

Pour répondre au premier objectif, les alentours du village d'Umiujaq, la côte (sud et nord du village) et la vallée Tasiapik ont été échantillonnés en couvrant les optimums d'humidité de chacune des espèces productrices de petits fruits (Chapitre III; Bell & Tallis 1973, Jacquemart 1996, Shevtsova *et al.* 1997). L'ensemble de la diversité environnementale des milieux arbustifs adjacents à des milieux ouverts fut couvert dans les zones où au moins une espèce à petits fruits était présente. Dans 402 sites quatre quadrats de 70 cm x 70 cm ont été échantillonnés afin de contraster quatre conditions : le centre de l'îlot arbustif, les marges intérieure et extérieure du couvert arbustif et le milieu ouvert.

Le recouvrement total et par espèce de la strate arbustive érigée ainsi que le recouvrement de chacune des espèces productrices de petits fruits a été évalué, dans chacune des conditions. La hauteur moyenne des arbustes érigés a été mesurée sous arbuste et en marge. Les caractéristiques environnementales suivantes ont été utilisées pour décrire chaque site : l'humidité du substrat (sec, mésique et humide), le type de sol (sable, minéral, organique, argileux), la pente, la présence de roche mère près du niveau du sol et l'orientation du peuplement arbustif érigé par rapport au milieu ouvert. Un sous-échantillon de fruits a été récolté dans la majorité des sites (344/402), trié par stade de mûrissement, compté et pesé. Seulement 352 des 402 sites (dont 299 récoltés) ont été utilisés pour la rédaction de l'article, car ils possédaient des données au niveau des quatre positions.

1.8.2 Objectif 2

Au niveau du second objectif, 38 grandes parcelles de taille variables (24 - 400 m²) ont été échantillonnées afin de couvrir des peuplements homogènes variant en termes d'humidité (8 - 69 %), de productivité de fruits (0 - 475 g/m²) ainsi que de recouvrement et de hauteur de la strate arbustive érigée (respectivement 0 - 100 % de couvert et 0 - 110 cm de hauteur).

Le recouvrement a été évalué par strate et par espèces pour les arbustes érigés (bouleau, aulne, saules) et à fruit. Plusieurs caractéristiques environnementales ont été prises afin de bien caractériser le milieu : la pente, la hauteur du couvert arbustif érigé, l'humidité et la température du sol sur une année complète. De plus, un échantillon de sol a été prélevé afin de déterminer la profondeur de matière organique, la quantité d'azote, de phosphore et de carbone total ainsi que le pH.

Les fruits ont été récoltés lorsque la majorité d'entre eux étaient mûrs dans un nombre variable (8 à 15) de quadrats de 70 cm x 70 cm répartis à travers la parcelle de manière à couvrir un sous-échantillon représentatif de chaque parcelle. Ils ont par la suite, été comptés et pesés par stade de mûrissement.

1.9 Résultats

1.9.1 Objectif 1

Les espèces à petits fruits étaient très abondantes dans la région étudiée (91 % de tous les quadrats) et souvent retrouvées ensemble (16 %). *Vaccinium vitis-idaea* était retrouvée dans 72 % des quadrats, suivie de *V. uliginosum* (46 %) et d'*E. nigrum* (34 %).

Au niveau de la fréquence, on retrouvait trois fois plus souvent des quadrats sans aucune espèce à petits fruits au centre de l'îlot arbustif (17 %) qu'aux trois autres positions le long du gradient étudié (entre 6 et 7 %). La fréquence d'occurrence d'*E. nigrum* et de *V. uliginosum* était affectée négativement par la présence d'arbustes érigés. Contrairement à celles-ci, *V. vitis-idaea* variait peu le long du gradient et démontrait même une faible augmentation de plants en fruits en marge fermée.

Empetrum nigrum et *V. uliginosum* étaient les espèces ayant généralement les plus forts recouvrements (recouvrement moyen : 13.0 % et 10.8 %). La présence des arbustes érigés diminuait en moyenne de 2.2 % à 8.6 % le recouvrement et de 2.9 à 4.1 g/m² la productivité d'*E. nigrum* et de *V. uliginosum*. D'autre part, *Vaccinium vitis-idaea* avait un recouvrement moyen plus faible (7.7 %) et ne suivait pas la même tendance puisqu'elle démontrait une légère augmentation en marge fermée. Cette différence était principalement attribuable à une plus forte abondance en marge arbustive dans les milieux où la strate végétale au sol est dominée par des espèces lichéniques.

Malgré quelques petites différences, l'impact de la présence arbustive sur le recouvrement et la productivité d'*E. nigrum* et de *V. uliginosum* était semblable dans la majeure partie des catégories environnementales étudiées, sauf pour les sites sur sol sec ou ayant une strate arbustive de moins de 25 cm de hauteur (Annexe A). En général, à travers la variabilité environnementale étudiée, *V. vitis-idaea*, était stable ou démontrait une augmentation en marge arbustive (Annexe A).

De manière générale, le couvert arbustif retardait le mûrissement des fruits, toutefois des différences n'étaient détectables que pour les espèces les plus tardives, *V. uliginosum* et *V. vitis-idaea*. Pour *E. nigrum*, tous les fruits étaient mûrs au moment de la récolte à la fin août 2015.

1.9.2 Objectif 2

Les espèces à petits fruits étaient performantes dans des conditions environnementales variables. Par exemple, *Vaccinium vitis-idaea* avait un plus fort couvert et était plus productive en milieux plutôt secs, *Empetrum nigrum* se retrouvait davantage sur des sols d'humidité intermédiaire tandis que *Vaccinium uliginosum* performait bien tout au long du gradient d'humidité.

Au niveau, des deux premiers axes de l'analyse canonique de correspondance, les caractéristiques environnementales étudiées expliquaient 32.6 % de la composition végétale des sites et la relation entre les variables environnementales et la composition en espèces était expliquée à 33.6 %. Les communautés très abondantes en petits fruits se retrouvaient là où la strate arbustive était inférieure à 50 %. Effectivement, *E. nigrum* n'était pratiquement pas retrouvée lorsque les arbustes érigés dominaient le site, *V. uliginosum* l'était parfois et *V. vitis-idaea* était retrouvée dans pratiquement tous les sites, mais avec un très faible couvert (< 5 %) lorsque le site était dominé par les arbustes érigés (Chapitre III).

CHAPITRE II

LES IMPACTS NÉGATIFS DU COUVERT ARBUSTIF SUR L'ABONDANCE ET LA PRODUCTIVITÉ D'*EMPETRUM NIGRUM*, *VACCINIUM ULIGINOSUM* ET *VACCINIUM VITIS-IDAEA* À UMIUJAQ (NUVAVIK)

L'article scientifique contenu dans ce chapitre sera soumis en anglais à la revue *Environmental Research Letters*. Les auteurs de celui-ci sont Isabelle Lussier, Esther Lévesque et Stéphane Boudreau. J'ai rédigé l'article en français sous la supervision d'E. Lévesque et S. Boudreau. Afin de pouvoir publier, je traduirai l'article en anglais. De par mon implication dans ce projet, je serai le premier de cet article, suivi de ma directrice (E. Lévesque), puis de mon codirecteur (S. Boudreau).

Résumé

Dans le contexte des changements climatiques actuels, une augmentation arbustive est observée dans la toundra près de la limite des arbres. Les arbustes hauts dominent maintenant dans des environnements qui étaient encore récemment ouverts. Avec l'augmentation du couvert arbustif, la concurrence pour la lumière, l'eau et les nutriments pourrait limiter la croissance et la reproduction des espèces moins compétitives telles que les espèces de petits fruits.

L'objectif de cette étude était d'évaluer les effets des arbustes érigés sur la fréquence, le couvert, la productivité et le mûrissement de *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum* et *Empetrum nigrum* dans un environnement subarctique où l'expansion arbustive est très importante, près de la communauté d'Umiujaq, Nunavik.

Nous avons évalué 352 sites par échantillonnage stratifié aléatoire couvrant la diversité du paysage arbustif adjacent à des milieux ouverts aux alentours d'Umiujaq. Dans chacun de ceux-ci, nous avons étudié quatre conditions (sous arbuste, en marge intérieure et extérieure ainsi qu'en milieu ouvert) à travers lesquelles nous avons comparé la fréquence, le couvert, la productivité et le mûrissement des espèces à petits fruits.

Les espèces à petits fruits étaient présentes dans presque 95 % des parcelles échantillonnées. Généralement les arbustes avaient des effets négatifs sur les quatre variables étudiées. Néanmoins, les trois espèces répondaient différemment à la présence des arbustes érigés. *Empetrum nigrum* et *V. uliginosum* étaient diminuées sous arbustes tandis que *Vaccinium vitis-idaea* avait une plus forte productivité et un recouvrement plus grand en marge intérieure ($p < 0,05$). Cependant, réponse globale était grandement influencée par les milieux à dominance lichénique où la croissance et la productivité de *V. vitis-idaea* sont stimulées sous arbustes ($p < 0,05$).

Mots-clés : arbustation, *Vaccinium*, *Empetrum*, arbustes érigés, changements climatiques.

Introduction

L'avancée des espèces arbustives érigées est le principal phénomène responsable du verdissement observé à l'échelle circumpolaire (Myers-Smith *et al.* 2011). Que ce soit dans l'ouest de l'Amérique du Nord (Sturm *et al.* 2001, Tape *et al.* 2006, Myers-Smith 2011), dans l'Est canadien (Ropars *et al.* 2012, Tremblay *et al.* 2012, Provencher-Nolet *et al.* 2015), au nord de l'Europe (Bar *et al.* 2008, Hallinger *et al.* 2010) ou en Russie (Forbes *et al.* 2010), les peuplements arbustifs sont de plus en plus abondants. Il est généralement accepté que cette « arbustation » des paysages nordiques regroupe trois phénomènes distincts, soit la densification des peuplements arbustifs préétablis, le développement d'une structure arbustive érigée et la colonisation de sites préalablement dépourvus de couvert arbustif (Myers-Smith *et al.* 2011). Ces processus seraient une réponse aux effets directs (effet positif des températures plus chaudes sur le taux de photosynthèse) et indirects (augmentation de la disponibilité des nutriments suite à une activité accrue des micro-organismes de la décomposition) des changements climatiques observés à ces latitudes (Chapin 1983). Les espèces arbustives érigées pourraient ainsi profiter du nouveau contexte climatique puisqu'elles croissent rapidement, sont opportunistes et démontrent une grande plasticité phénotypique (Aerts *et al.* 2006).

Ce développement de la structure verticale de la strate arbustive a le potentiel de modifier l'environnement abiotique des écosystèmes terrestres (Forseth *et al.* 2001), mais également d'altérer la dynamique des communautés végétales toundriques par ses impacts sur les interactions de compétition entre les différentes espèces (Klanderud 2005, Myers-Smith *et al.* 2011). Au niveau abiotique, le développement d'une structure érigée influencera significativement le régime thermique du sol, tant en hiver (via une accumulation supérieure de neige sous les arbustes) qu'en été (en raison de l'ombre créée par la voûte arbustive) bien que les effets hivernaux sont généralement considérés comme plus importants (Sturm *et al.* 2005, Myers-Smith & Hik 2013, Domine *et al.* 2015, Paradis *et al.* 2016). Les propriétés isolantes de la neige devraient maintenir la température du sol plus élevée en hiver, ce qui devrait limiter les transferts de chaleur du sol vers l'atmosphère et ainsi favoriser la dégradation du pergélisol (Sturm *et al.* 2005, Callaghan *et al.* 2011, Domine *et al.* 2015, Park *et al.* 2015). Une couche active plus profonde devrait également favoriser une activité accrue des micro-organismes de la décomposition,

phénomène se traduisant par une plus grande disponibilité des nutriments pouvant être utilisés rapidement par les espèces arbustives (Chapin 1983, Schimel *et al.* 2004, van Wijk *et al.* 2004).

Du point de vue biotique, l'augmentation du couvert arbustif érigé engendre une compétition interspécifique accrue pour les différentes ressources (nutriments, lumière, eau) nécessaires à la croissance des espèces végétales (Shevtsova *et al.* 1997, Gerdol *et al.* 2000). Cette augmentation des interactions de compétition suite au développement d'un couvert arbustif érigé devrait affecter négativement la croissance et la reproduction des espèces végétales basses de la toundra herbacée, très tolérantes à la rigueur des conditions climatiques et à la pauvreté des sols, mais possédant généralement de faibles habiletés compétitives (p. ex. Parsons *et al.* 1994, Shevtsova & Ojala 1995, Press *et al.* 1998, Bazzaz *et al.* 2000, Kudo *et al.* 2008). Par conséquent, l'avancée des espèces arbustives érigées pourrait engendrer une diminution de la performance (croissance, reproduction) des espèces basses, dont les espèces productrices de petits fruits, et mener éventuellement à l'extinction locale de certaines espèces.

Les espèces productrices de petits fruits sont une composante importante de la flore nordique et ont une grande importance, tant pour le maintien de l'intégrité écologique des écosystèmes que pour les populations humaines vivant dans les régions arctiques et subarctiques (Bégin 2006, Goetz 2006, Furgal *et al.* 2013, Lévesque *et al.* 2013, Cuerrier *et al.* 2015). En effet, les petits fruits qu'elles produisent constituent une importante source de nourriture pour plusieurs espèces de mammifères et d'oiseaux (Hoyo *et al.* 1992, ARK 2007, Prescott & Richard 2013). Une diminution de leur productivité pourrait donc altérer le régime alimentaire, l'utilisation de certains habitats et même les voies migratoires de ces espèces (Bégin 2006). En milieu arctique et subarctique, les espèces arbustives sont également une composante importante de la diète des populations humaines. Ces petits fruits offrent en effet un apport considérable en vitamines et représentent une bonne source d'antioxydants, ce qui est bénéfique pour la santé des communautés humaines nordiques (Lévesque *et al.* 2013). De plus, leur cueillette permet le maintien des traditions et des valeurs importantes dans la culture inuite et favorise les liens intergénérationnels et

familiaux (Furgal *et al.* 2013, Lévesque *et al.* 2013). Or, ces espèces productrices de petits fruits se retrouvent fréquemment dans les milieux où l'on observe le phénomène d'arbustation et, par conséquent, elles risquent de subir une compétition interspécifique accrue.

L'objectif de cette étude était d'évaluer l'impact du développement d'une structure arbustive érigée sur la performance d'espèces à petits fruits. Pour ce faire, nous avons évalué l'abondance (fréquence et recouvrement) et la production de fruits (nombre et mûrissement) de trois espèces arbustives à petits fruits, soit la camarine noire (*Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher), l'airelle des marais (*Vaccinium uliginosum* L) et l'airelle rouge (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (Loddiges, G. Loddiges & W. Loddiges) Hultén) le long d'un gradient de compétition avec les espèces arbustives érigées. Nous avons ainsi récolté des données à quatre positions, soit sous couvert arbustif (centre arbustif, marge arbustive) et en milieu ouvert (marge ouverte, centre ouvert) dans 352 sites répartis aux environs d'Umiujaq. Notre hypothèse de recherche est que la présence d'espèces arbustives érigées limite la performance des espèces arbustives à petits fruits. Nous prédisons donc que la fréquence, le recouvrement, la productivité et le degré de mûrissement des fruits des espèces arbustives à petits fruits seront inférieurs sous couvert arbustif qu'en milieu ouvert. De plus, nous prédisons que cette diminution de performance sera exacerbée à la position centre arbustif comparativement à la marge arbustive. Nous prédisons de plus la performance des espèces arbustives sera supérieure en marge ouverte qu'en milieu centre ouvert puisque la marge ouverte est un habitat offrant une meilleure protection en saison hivernale due à l'accumulation supérieure de neige à proximité des arbustes érigés.

Méthodologie

Aire d'étude

L'étude a été réalisée à l'été 2015 près de la communauté inuite d'Umiujaq, au Nunavik ($56^{\circ} 33' N$, $76^{\circ} 33' O$). La région est caractérisée par la présence de pergélisol discontinu (RN CAN 1995), recouvert d'une végétation de toundra arbustive, dominée par *Betula glandulosa* Michx. (MRN 2003, Provencher-Nolet *et al.* 2015). Des peuplements forestiers bien développés sont toutefois présents à quelques kilomètres au sud et à l'est du village (CEN 2013). Le climat y est de type subarctique (Environment and Climate Change Canada 2010) et est grandement influencé par la proximité de la baie d'Hudson d'où proviennent généralement les masses d'air. La température moyenne annuelle de l'air est de $-3^{\circ}C$ et les précipitations annuelles oscillent entre 500 et 600 mm (CEN 2013; 2002 - 2013). L'épaisseur moyenne de neige au sol est de 50 cm (Aubé-Maurice 2007), bien que suite à la redistribution par le vent, cette dernière soit supérieure sous et à proximité des arbustes (Domine *et al.* 2015, Paradis *et al.* 2016).

Sélection des sites

Afin de s'assurer de couvrir les optimums d'humidité des espèces productrices de petits fruits sélectionnées et d'avoir des fruits dont la maturité était suffisamment avancée (Chapitre III; Bell & Tallis 1973, Jacquemart 1996, Shevtsova *et al.* 1997), un total de 352 sites ont été échantillonnés dans 3 types de milieux (secs, mésiques et humides) répartis entre la côte et la vallée Tasiapik (Fig. 1), à la fin de la saison de croissance 2015 (du 13 au 29 août).



Figure 1 Sites échantillonnés ($n = 352$) près de la communauté d'Umiujaq, répartis entre la côte de la Baie d'Hudson et la vallée Tasiapik.

Les sites d'échantillonnage ont été déterminés à l'aide de la méthodologie suivante. À partir d'un point aléatoire, un déplacement était effectué le long d'un vecteur dont la direction (entre 0° et 180°) et la distance (entre 20 et 50 pas) étaient déterminées à l'aide d'une table de nombres aléatoires. Au point d'arrivée, la marge arbustive la plus près était sélectionnée si elle répondait aux critères suivants : dimension $> 2,1$ m de diamètre et un couvert arbustif homogène présentant un degré de fermeture $> 25\%$ (Fig. 2). Toutefois, si la distance entre la fin du déplacement et la marge arbustive la plus près était > 10 m ou si le déplacement aboutissait dans une zone non propice à au moins une espèce productrice de petits fruits (milieux herbacés denses, peuplements continus d'arbustes érigés, peuplements forestiers), un nouveau déplacement aléatoire était effectué. La localisation géographique des sites a été enregistrée à l'aide d'un GPS (eTrex Legend ® HCx) afin de pouvoir spatialiser les données recueillies.

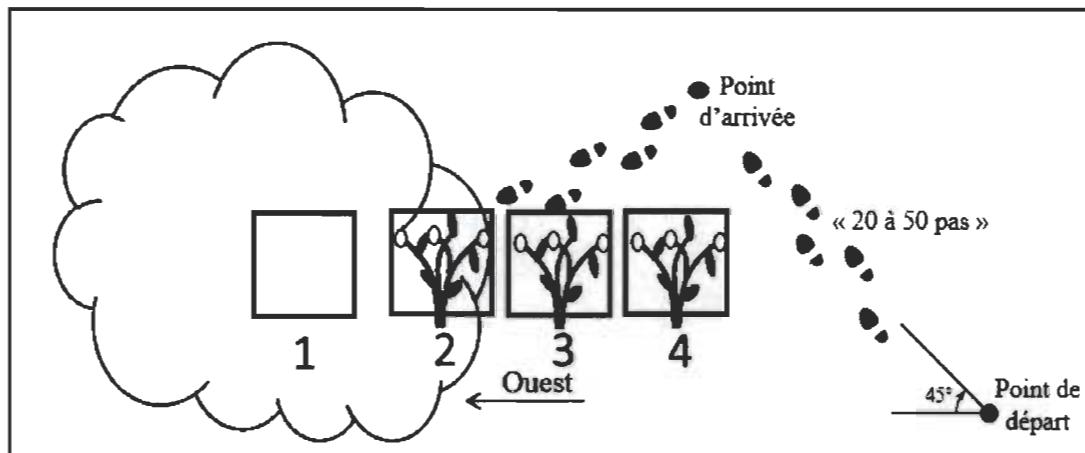


Figure 2 Méthode utilisée pour déterminer aléatoirement la localisation des sites d'échantillonnage. Un déplacement était effectué selon un vecteur (0-180°) et un nombre de pas (20-50 pas) aléatoires. Une fois la marge arbustive déterminée, l'échantillonnage était effectué sous arbustes (1. centre arbustif, 2. marge arbustive) et en milieu ouvert (3. marge ouverte, 4. centre ouvert). Dans ce cas-ci, l'îlot arbustif est à l'ouest du milieu ouvert.

Dispositif d'échantillonnage

La performance des espèces productrices de petits fruits a été évaluée à chaque site à l'intérieur de quadrats de 0,49 m² disposés de façon à capturer le gradient de compétition avec les espèces arbustives érigées. Le positionnement des quadrats a été effectué comme suit : P1) sous couvert arbustif, à plus de 70 cm de la marge arbustive, référencé par après à l'intérieur de l'îlot arbustif, P2) sous la marge arbustive, P3) en milieu ouvert adjacent à la marge arbustive et P4) en milieu ouvert à une distance minimale de 70 cm de la marge arbustive (Fig. 2). Le quadrat en milieu ouvert devait toujours être situé à au moins 70 centimètres de tout autre peuplement arbustif.

Dans chacun des quadrats, le recouvrement de la strate arbustive érigée ainsi que celui des espèces productrices de petits fruits ont été évalués par classe de recouvrement de 5 %, ce qui permet de capturer la variabilité du recouvrement des espèces à petits fruits dans les sites où celui-ci est faible. La hauteur moyenne des arbustes érigés a été mesurée aux positions P1 et P2.

La présence ou l'absence de fruits a été notée dans tous les sites pour chaque espèce ($n = 352$) alors que la production (g/m^2) et le mûrissement des fruits ont été évalués dans une majorité de sites (299/352). Lorsque présents, les fruits ont été récoltés à l'intérieur de quatre sous-parcelles circulaires de 50 cm^2 (8 cm de diamètre) disposées systématiquement à l'intérieur des quadrats utilisés pour évaluer le recouvrement. Les fruits ont par la suite été dénombrés, triés par stade de mûrissement (1 : verts, 2 : en mûrissement, 3 : mûr, 4 : flétri; avortement éminent), pesés (frais), séchés (48 heures à 60°C) et pesés à nouveau. Un indice de mûrissement a été calculé pour chacune des positions le long du gradient de compétition à l'aide de la formule suivante :

$$\text{Mûrissement} = \frac{(n \text{ stade 1*0}) + (n \text{ stade 2*0.5}) + (n \text{ stade 3*1})}{n \text{ fruits total}} \quad \text{éq. 1}$$

Analyses statistiques

Les données de végétation ont été utilisées pour déterminer la fréquence d'occurrence et de cooccurrence (plant et plant en fruits) des espèces à petits fruits (présence de l'espèce, présence de fruits). Afin de déterminer si les différences d'occurrence observées le long du gradient de compétition étaient significatives, un test d'indépendance de chi-carré a été utilisé (balancé, $n = 352$). Par la suite, des comparaisons par paires (chi carré), corrigées pour comparaisons multiples (Bonferroni 1936) afin de tenir compte de la structure du dispositif expérimental, furent utilisées comme test a posteriori, pour identifier où se situaient les différences significatives (McDonald & Gardner 2000). En raison de la non-normalité des distributions pour le recouvrement et la production de fruits (poids des fruits par m^2), un test de Friedman à deux facteurs (Friedman 1937, Hollander & Wolfe 1999) a été réalisé. Un test post-hoc de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson a ensuite été utilisé afin de déterminer où se trouvaient les différences significatives (NSM3 sous l'environnement R avec 2500 itérations de Monte-Carlo; Hollander and Wolfe 1999, Schneider *et al.* 2016).

Suite à des observations personnelles sur le terrain qui suggéraient une réponse différentielle de *V. vitis-idaea* en fonction de la nature de la végétation au sol (dominance

lichénique ou autre), nous avons projeté *a posteriori* les sites d'échantillonnage sur une série de photographies aériennes couvrant la région d'étude (Orthophotos couleurs, 15 cm de résolution, prises le 12 août 2010, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs). Cet exercice nous a permis de classifier les sites en fonction de la dominance (ou non) des lichens dans la strate végétale au sol. Un test de Friedman à deux facteurs, suivi d'un test post-hoc de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson ont ensuite été réalisés pour déterminer si le recouvrement et la production de fruits de *V. vitis-idaea* différaient significativement entre les milieux avec et sans lichen.

Dû au faible nombre de sites ayant des fruits de la même espèce dans les quatre positions le long du gradient ($n < 10$), les positions fermées (P1 et P2) et ouvertes (P3 et P4) ont été regroupées pour calculer l'indice de mûrissement (éq. 1) des fruits de chaque espèce (*E. nigrum* $n = 40$, *V. uliginosum* $n = 71$, *V. vitis-idaea* $n = 47$). Celui-ci a par la suite été comparé pour chaque espèce entre les positions fermées (P1 + P2) et ouvertes (P3 + P4) à l'aide d'un test de Wilcoxon sur des données appariées.

Toutes les analyses ont été réalisées sous l'environnement R (R Development Core Team 2014).

Résultats

Occurrence des espèces

Les arbustes à petits fruits étaient très abondants sur l'ensemble du territoire étudié, avec au moins une des trois espèces à petits fruits d'intérêt (*E. nigrum*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*) observée dans 91 % des quadrats échantillonnés. L'espèce la plus ubiquiste était *V. vitis-idaea* qui se retrouvait dans 72 % des quadrats (Fig. 3), suivie de *V. uliginosum* (46 %) et d'*E. nigrum* (34 %). Alors que l'on retrouvait simultanément les trois espèces dans 16 % des quadrats, *V. vitis-idaea* était retrouvée seule dans 35 % des quadrats, loin devant *V. uliginosum* (9 %) et *E. nigrum* (3 %). Les quadrats ne comportant aucune espèce à petits fruits étaient près de trois fois plus abondants au centre de l'îlot

arbustif (17 %) qu'aux trois autres positions le long du gradient étudié (entre 6 et 7 %; Fig. 3).

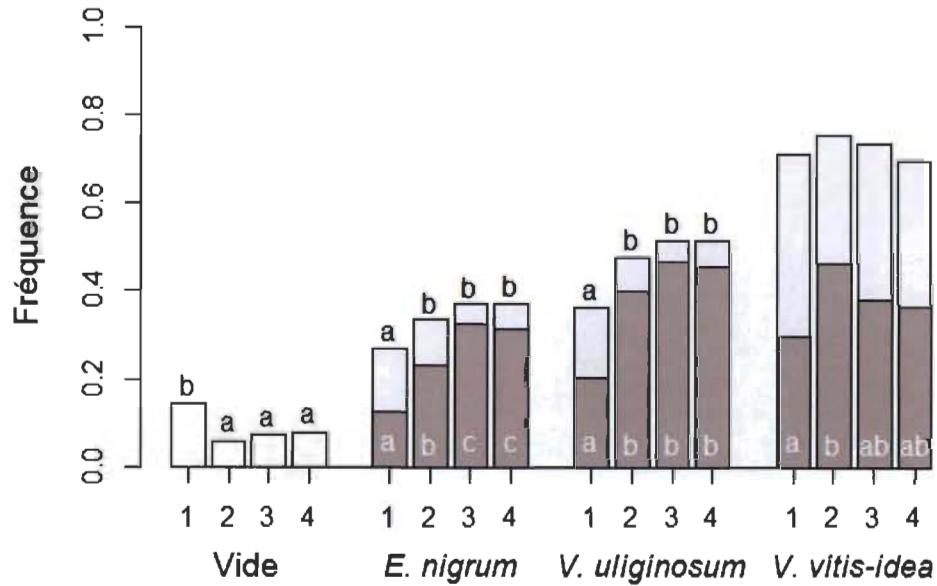


Figure 3 Fréquence d'occurrence de quadrats sans (vides) et avec les espèces à petits fruits (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea*) avec (teintes plus foncées) et sans (teintes plus claires) fruit, par position (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert). $n = 352$. Les lettres mettent en évidence les différences significatives (chi carré; $p < 0,05/6$, ajustée pour des comparaisons multiples, Bonferroni) entre les positions au sein de chaque espèce (Annexe B).

La fréquence d'occurrence d'*E. nigrum* et de *V. uliginosum* (avec ou sans fruits) variait le long du gradient de compétition observé (Fig. 3, respectivement $X^2 = 12.62$, $p = 0.006$ et $X^2 = 23.17$, $p < 0.001$). En effet, ces deux espèces étaient retrouvées moins fréquemment au centre des îlots arbustifs qu'aux trois autres positions le long du gradient de compétition observé (Fig. 3). Ce patron n'était toutefois pas observé pour *V. vitis-idaea* pour laquelle la fréquence d'occurrence ne variait pas le long du gradient (ca. 70 % d'occurrence aux différences positions; $X^2 = 3.42$, $p = 0.331$; Fig. 3).

De manière générale, la fréquence d'occurrence des individus en fruits des trois espèces variait significativement le long du gradient de compétition (*E. nigrum*: $X^2 = 49.32$, $p < 0.001$; *V. uliginosum*: $X^2 = 66.62$, $p < 0.001$; *V. vitis-idaea*: $X^2 = 20.63$,

$p < 0.001$; Fig. 3). Elle était généralement plus faible sous couvert arbustif érigé, bien que cette relation variait légèrement entre les trois espèces (Fig. 3). Pour *E. nigrum*, il y avait moins de plants avec fruits en milieu fermé (P1-2 : 12-23 %) qu'en milieu ouvert (P3-4 : 31 - 32 %; Fig. 3). Pour *V. uliginosum*, la fréquence d'occurrence avec fruits était plus faible (20 %) à l'intérieur des îlots arbustifs (P1) qu'aux trois autres positions (P2-4: 40 - 46 %). Enfin, pour *V. vitis idaea*, la fréquence d'occurrence d'individus porteurs de fruits diminuait sous arbustes (P1 : 30 %) comparativement à la marge arbustive (P2 : 46 %) alors qu'elle était intermédiaire en milieu ouvert (P3,4 : 36 - 38 %).

Recouvrement, productivité de petits fruits et mûrissement

Le recouvrement (Friedman = 69.32, $p < 0.001$) et la productivité (Friedman = 38.56, $p < 0.001$) d'*E. nigrum* variaient le long du gradient observé (Fig. 4). Le recouvrement de cette espèce était inférieur à l'intérieur de l'îlot arbustif (P1) et légèrement supérieur en marge ouverte (P3) lorsque comparé aux deux autres positions (P2 et P4). La production de fruits était toutefois supérieure en milieu ouvert (P3-P4) qu'en milieu arbustif (P1-P2).

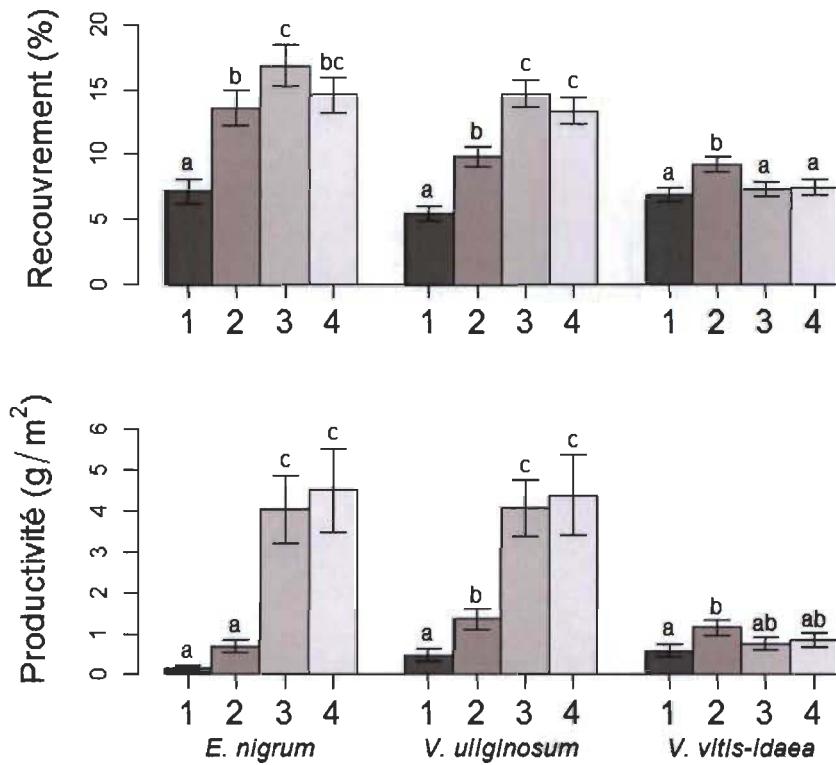


Figure 4 Recouvrement (A, %; n = 352) et productivité (B, g/m²; n = 299) d'*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea* par position (1-sous un arbuste, à la marge 2-intérieure et 3-extérieure ainsi qu'en 4-milieu ouvert). Moyennes et erreurs types. Les lettres représentent les différences significatives (test post-hoc de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson; p < 0,05) entre les traitements au sein de chaque espèce (Annexe C).

Pour *V. uliginosum*, le recouvrement (Friedman = 121.04, p < 0.001) et la productivité (Friedman = 98.42, p < 0.001) variaient également le long du gradient de compétition (Fig. 4). Tous deux étaient inférieurs à l'intérieur de l'îlot arbustif (P1) et supérieurs en milieux ouverts (P3-P4) lorsque comparés à la marge arbustive (P2).

Finalement, le recouvrement (Friedman = 32.93, p < 0.001) et la productivité (Friedman = 19.58, p < 0.001) de *V. vitis-idaea* ne suivaient pas la même tendance que pour les deux autres espèces. Son recouvrement était plus élevé sous la marge arbustive (P2) qu'aux trois autres positions (P1, P3-4). Sa productivité était plus élevée en marge arbustive (P2) qu'au centre arbustif (P1) alors qu'elle était intermédiaire en milieux ouverts (P3-4). Cette productivité supérieure en marge était principalement observée lorsque la

strate végétale au sol était dominée par des espèces lichéniques (Fig. 5). Effectivement, le patron observé était plutôt comparable à celui des autres espèces, c.-à-d. un recouvrement et une production de fruits plus faibles à l'intérieur de l'îlot arbustif (P1), dans les sites où la strate au sol n'était pas dominée par des espèces lichéniques.

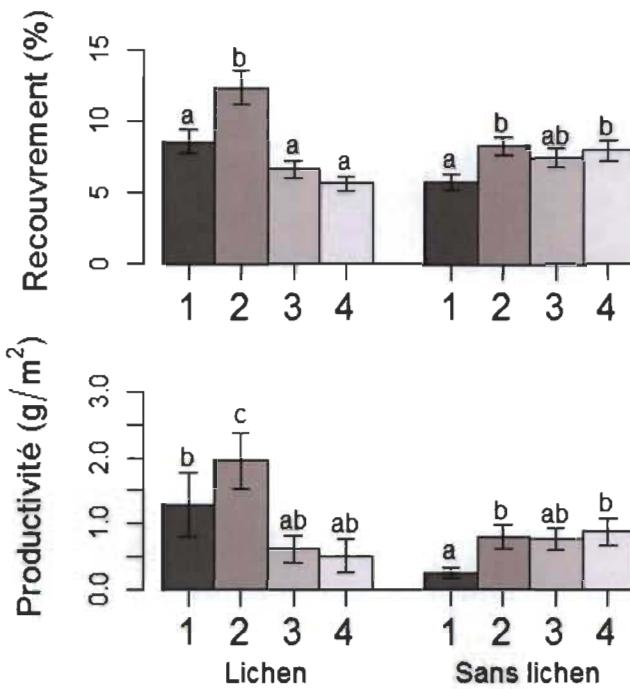


Figure 5 Moyennes et erreurs types du recouvrement (%; A) et de la productivité (g/m²; B) de *Vaccinium vitis-idaea* séparées par milieux à dominance lichénique et les autres environnements. Les positions représentent les 4 positions : 1-sous un arbuste, à la marge 2-intérieure et 3-extérieure ainsi qu'en 4-milieu ouvert. Les lettres représentent les différences significatives (test post-hoc de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson; $p < 0,05$; $ddl = 3$) entre les traitements. Recouvrement : $n = 100$ lichen; $n = 252$ autres. Productivité : $n = 87$ lichen; $n = 212$ autres.

Cette diminution de performance des espèces à petits fruits sous arbustes par rapport aux milieux ouverts n'est pas affectée par la densification et l'augmentation en hauteur de la strate arbustive érigée (Annexe A). Aucune relation n'est observable tant pour le recouvrement que la productivité des espèces à petits fruits en fonction de recouvrement de la strate arbustive érigée. Cependant, une faible diminution est observable pour ces variables avec l'augmentation de la hauteur des arbustes érigés et au-dessus de certains

seuils les espèces à petits fruits présentes en plant ne produisaient pas de fruits (Annexe D; $n = 12 - 26$; *E. nigrum* : 100 cm; *V. uliginosum* : 120 cm; *V. vitis-idaea* : 100 cm).

Le degré de mûrissement d'*E. nigrum* qui est l'espèce la plus hâtive n'était pas influencé par le couvert arbustif (Fig. 6; Wilcoxon = 322, $p = 0.346$) comparativement aux deux autres espèces dont le mûrissement est plus tardif (Fig. 6; *V. uliginosum* : -11 %, Wilcoxon = 353.5, $p = 0.002$; *V. vitis-idaea* : -25 %, Wilcoxon = 12, $p < 0.001$).

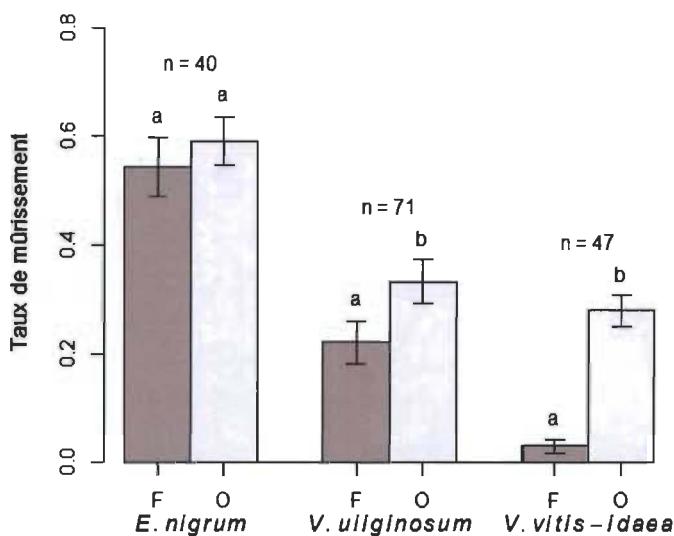


Figure 6 Moyennes et erreurs types du taux de mûrissement d'*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea* dans les milieux fermés (F : positions 1 et 2) et ouverts (O : positions 3 et 4). Les lettres représentent les différences significatives (Wilcoxon pairé; $p < 0,005$) entre les milieux au sein de chaque espèce.

Discussion

L'arbustation qui semble généralisée à l'échelle circumpolaire (Myers-Smith *et al.* 2011) est très importante près de la limite des arbres à Umiujaq (Provencher-Nolet *et al.* 2015). Nous avons ici testé l'hypothèse selon laquelle la présence des arbustes érigés avait des effets négatifs à travers toute la variabilité environnementale et arbustive des habitats étudiés sur les trois espèces à petits fruits en diminuant leur fréquence d'occurrence (plants et fruits), leur productivité, leur recouvrement et/ou leur mûrissement.

L'analyse comparative de la performance des espèces à petits fruits à travers le gradient étudié démontre une réduction du recouvrement et de la productivité sous arbustes érigés à travers tout le gradient de recouvrement et de hauteur de la strate arbustive érigée démontre que seulement par leur présence, les arbustes érigés ont le potentiel de diminuer l'abondance et la productivité des espèces à petits fruits (Annexe A). Les réponses varient légèrement entre les espèces, l'impact du couvert arbustif diminue clairement la performance pour *E. nigrum* et *V. uliginosum* ainsi que pour *V. vitis-idaea* dans les milieux où le couvert au sol n'est pas dominé par le lichen (> 84.5 % du temps). Ces résultats démontrent que les conditions environnementales sont en général plus favorables pour les trois espèces en milieux ouverts qu'en milieu fermé.

Lors d'une augmentation de la compétition interspécifique, il est fréquent d'observer une diminution de la richesse spécifique au détriment des espèces plus basses et moins compétitives (Parsons *et al.* 1994, Chapin *et al.* 1995, Jumpponen *et al.* 1998, Bret-Harte *et al.* 2001, Totland *et al.* 2004, Pajunen *et al.* 2011). Nos résultats sont cohérents avec des études qui ont démontré que la densité, la croissance, la biomasse aérienne et l'effort reproducteur d'arbustes nains tels qu'*E. nigrum*, *V. uliginosum* et *V. vitis-idaea* pouvaient être diminués sous arbustes érigés, en milieu forestier et par ombrage artificiel (Iason & Hester 1993, Tolvanen 1995, Totland 2002, Pajunen *et al.* 2011). Cette réduction de performance pourrait être attribuable à la diminution de la lumière accessible et de la température estivale sous arbustes (Kuusipalo 1988, Wookey *et al.* 1993, Shevtsova 1997, Totland & Esaete. 2002).

L'augmentation de la température favorise de manière générale la croissance végétative des espèces à l'étude (Parsons *et al.* 1994, Shevtsova *et al.* 1997, Wada *et al.* 2002, Kudo & Suzuki 2003), il est donc cohérent que le couvert des espèces à petits fruits soit généralement supérieur en milieu ouvert où les conditions sont plus chaudes en été (Myers-Smith & Hik 2013, Paradis *et al.* 2016, Pelletier 2015). Les espèces à feuilles pérennes, telles que *V. vitis-idaea* et *E. nigrum*, peuvent profiter de la lumière accessible avant le débourement de l'espèce compétitrice dès la fonte du couvert nival pour assimiler du carbone (p. ex. Billings & Mooney 1968, Aerts *et al.* 2006, Letts *et al.* 2012).

Cependant, la diminution du couvert de *V. vitis-idaea* dans les milieux non dominés par le lichen et d'*E. nigrum* porte à croire que cet avantage n'est pas suffisant pour compenser l'impact compétitif des arbustes érigés. Cette réduction de l'allocation dans la croissance végétative peut diminuer le potentiel de survie, la croissance et la reproduction dans le futur (Pitelka & Ashmun 1985 *in* Tolvanen & Laine 1997).

Au niveau de la productivité, en milieu subarctique et alpin, l'augmentation de la température peut favoriser l'effort reproducteur (nombre de fleurs; Arft *et al.* 1999, Kudo & Suzuki 2003, Aerts *et al.* 2004). De plus, si les conditions environnementales sous arbustes limitent l'assimilation de nutriments, d'eau ou de carbone (lumière), la capacité du plant à fournir les ressources nécessaires à la production de fruits est réduite et l'avortement des fruits est possible afin d'investir cette énergie dans d'autres fonctions (Stephenson 1981, Devlin 1988, Niesenbaum 1993).

Sous arbustes, *E. nigrum* et *V. uliginosum* persistent bien sous forme végétative, cependant pour un même couvert, ils produisent beaucoup moins de fruits par rapport aux milieux ouverts (Fig. 4; Annexe F). Le principe d'allocation des ressources propose que par la limitation des ressources, l'investissement dans une fonction limite l'investissement ailleurs (Gadgil & Bossert 1970, Reznick 1985). Ainsi, ce qui est alloué à la reproduction chez certaines plantes pérennes, diminue la croissance courante (p. ex. *Fragaria chiloensis*, Hancock & Bringhurst 1980) ou la reproduction future (p. ex. *Salix alaxensis*, Fox & Stevens 1991) et peut même diminuer les chances de survie de l'individu (Hemborg et Karlsson 1998). Les espèces à petits fruits pourraient être trop limitées sous arbuste pour investir beaucoup dans la reproduction sexuée. Par contre, cette baisse pourrait aussi être influencée par une réduction du taux de pollinisation soit par le fait que sous arbustes les fleurs sont moins visibles pour les polliniseurs ou que le vent y est diminué. Effectivement, *E. nigrum* possède des fleurs dioïques anémophiles et les deux autres espèces (*V. uliginosum* et *V. vitis-idaea*) nécessitent l'intervention d'insectes polliniseurs (Jaquemart 1996, McNeil 2006). Des expériences de pollinisation manuelles ou des décomptes de fleurs le long du gradient étudié auraient été nécessaires pour déterminer si ce facteur est déterminant.

Vaccinium vitis-idaea en milieux à dominance lichénique

Dans les milieux où le lichen, majoritairement du genre *Cladonia*, est dominant autour des arbustes, en dépit d'une diminution lumineuse et de la température estivale sous arbustes (Shevtsova *et al.* 1997, Gerdol *et al.* 2000, Pelletier 2015), le recouvrement et la productivité de *V. vitis-idaea* augmentent considérablement en marge fermée (P2) et de manière non significative en milieu fermé (P1; Fig. 5).

Dans des environnements au stress élevé, les interactions interspécifiques peuvent être facilitatrices (Franks 2003). En milieu aride, lorsque plusieurs facteurs de stress sont présents en milieu ouvert, malgré la diminution de la lumière, les espèces de sous-étages ont tendance à s'associer aux arbres et arbustes érigés. Ceux-ci leur apportent des conditions plus favorables qu'à l'extérieur, ils y sont même parfois plus performants (Chapin *et al.* 1995, Callaway 1994, Pugnaire *et al.* 1996, Zvereva & Kozlov 2004).

L'envahissement des tapis de lichens terricoles par les plantes vasculaires est rarement observé et celles-ci sont souvent absentes de ces milieux. (Hobbs 1985, Brodo *et al.* 2001, Sedia & Ehrenfeld 2005). Effectivement, le lichen peut diminuer la croissance et la germination des plantes vasculaires par la sécrétion de composés phénoliques ou par des mécanismes physiques (Allen 1929, Hobbs 1985, Favero-Longo & Piervittori 2010). En ce sens, dans la zone d'étude, le bris du lichen par un passage occasionnel de véhicules tous terrains favorise le couvert de *V. vitis-idaea*. Tel que déjà mentionné dans la littérature, il a été observé sur le terrain que les espèces lichéniques ne peuvent se maintenir sous couvert arbustif érigé (Chapin *et al.* 1995, Cornelissen *et al.* 2001, Walker *et al.* 2006) et sont remplacées par différentes espèces de mousses tolérantes à l'ombre (Pajunen *et al.* 2011, Elmendorf *et al.* 2012). L'augmentation du recouvrement et de la productivité sous arbustes dans ce type de milieu pourrait être expliquée par le fait que le lichen qui n'est plus présent sous arbustes, est un environnement difficile pour la performance de *V. vitis-idaea* et que celle-ci est peu affectée par la diminution de la lumière (Chapin & Shaver 1985).

Les milieux dont la strate au sol est dominée par le lichen représentent 15.5 % du territoire étudié (Provencher-Nolet *et al.* 2015), donc l'avantage en marge arbustive pour *V. vitis-idaea* est probablement négligeable à l'échelle du paysage. De plus, dans le contexte d'expansion arbustive, la marge intérieure est une zone temporaire qui pourrait devenir un milieu fermé après quelques années. Par conséquent, il s'agirait d'un effet bénéfique temporaire pour *V. vitis-idaea* seulement dans les milieux à dominance lichéniques, là où l'augmentation arbustive est la plus importante à Umiujaq (Provencher-Nolet *et al.* 2015).

Mûrissement

L'impact du couvert arbustif érigé sur le mûrissement des fruits était marqué pour *V. uliginosum* et *V. vitis-idaea* tandis que pour l'espèce la plus hâtive *E. nigrum* il n'y avait pas de différence (Henry & Molau 1997, Shevtsova *et al.* 1997). Cette stabilité d'*E. nigrum* est fort probablement due au fait que la majorité des fruits étaient mûrs dans les quatre positions pour l'ensemble des sites lors de la récolte (13 au 19 août 2015). La différence qui est plus grande chez *V. vitis-idaea* que pour *V. uliginosum* suit également la phénologie de ces espèces. Comme les fruits sont des organes puits qui importent une quantité importante de photoassimilats durant leurs phases de croissance et de maturation (Srivastava 2002), on peut s'attendre à ce que celles-ci soient retardées sous arbustes, là où la lumière est limitée (Totland & Esaete 2002). En ce sens, plusieurs études ont démontré que la diminution de la température et de la lumière retardait la maturation des fruits (e.i. Nothmann 1986, DeKoning 1994, Uzun 2007).

Pour conclure, dans le futur, l'expansion des arbustes érigés en cours pourrait réduire la fréquence, l'abondance, la productivité et le mûrissement d'*E. nigrum*, de *V. uliginosum* et de *V. vitis-idaea* au niveau du paysage. Afin de prédire ces changements les données compilées ici contribueront à l'effort de modélisation de l'arbustation dans la région afin de déterminer dans quels habitats l'expansion arbustive sera plus importante et où les arbustes à petits fruits seront le plus diminués.

Remerciements

Nous remercions la communauté d'Umiujaq pour leur accueil ainsi que Guillaume Rheault, Ariane Bisson et Marc-André Lemay pour leur aide durant la campagne terrain. Un grand merci également à Amélie Lapointe et Mélanie Normandeau-Bonneau pour l'aide en laboratoire. Le soutien financier a été fourni par les organisations suivantes : CEN-Hudson21, EnviroNord, PFSN, CRSNG par les programmes frontières à la découverte – ADAPT, le réseau des Centre d'Excellence ArcticNet et le groupe de recherche en biologie végétale de l'UQTR (GRBV).

Références

- Aerts R, Cornelissen J H C and Dorrepaal E 2006 Plant Performance in a Warmer World: General Responses of Plants from Cold, Northern Biomes and the Importance of Winter and Spring Events *Plant Ecology* **182** 65-77.
- Allen A E 1929 Influence of Cladonia Ground Cover on the Establishment of Seedlings *Ecology* **10** 354-5.
- ARK 2007 *Projet de parc national des Lacs-Guillaume-Delisle-et-à-l'Eau-Claire. État des connaissances*. ed Sdrr Administration régionale Kativik, de l'environnement et de l'aménagement du territoire, Section des parcs (Kuujjuaq), Québec 273 p.
- Aubé-Maurice B 2007 *Dégradation du pergélisol sensible aux changements climatiques entre 1957, 1983 et 2005 près d'Umiujaq, Nunavik (Québec)* Msc thesis Université Laval (Québec) 91 p.
- Bär A, Pape R, Bräuning A and Löffler J 2008 Growth-ring variations of dwarf shrubs reflect regional climate signals in alpine environments rather than topoclimatic differences *Journal of Biogeography* **35** 625-36.
- Bazzaz F A, Ackerly D D and Reekie E G 2000 *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, ed M Fenner (London, UK: CAB international) pp 1-30.
- Bégin Y 2006 Le changement climatique en cours dans le Nord du Québec *Institut national de recherche scientifique* 18 p.
- Bell J N B and Tallis J H 1973 *Empetrum nigrum L* *Journal of Ecology* **61** 289-305.
- Billings W D and Mooney H A 1968 The ecology of arctic and alpine plants *Biological Reviews* **43** 481-529.
- Bret - Harte M S, Shaver G R, Zoerner J P, Johnstone J F, Wagner J L, Chavez A S, Gunkelman R F, Lippert S C and Laundre J A 2001 Developmental plasticity allows *Betula nana* to dominate tundra subjected to an altered environment *Ecology* **82** 18-32.
- Bonferroni C E 1936 Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilità, Pubblicazioni del R Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze p 3-62.
- Brodo I M, Sharnoff S D and Sharnoff S 2001 *Lichens of North America* Yale University Press (New Haven) 795 p.

- Callaghan T *et al* 2011 Multiple Effects of Changes in Arctic Snow Cover *AMBIO* **40** 32-45.
- Callaway R M 1994 Facilitative and Interfering Effects of *Arthrocneumum Subterminale* on Winter Annuals *Ecology* **75** 681-6.
- Carlsson B A and Callaghan T V 1991 Positive Plant Interactions in Tundra Vegetation and the Importance of Shelter *Journal of Ecology* **79** 973-83.
- CEN 2013. *Station de recherche d'Umiujaq*. Centre d'études Nordiques (Quebec, Canada) <http://www.cen.ulaval.ca/page.aspx?lien=stationumiujaq> (Consultée le 2015-07-12.)
- Chapin F 1983 Direct and indirect effects of temperature on arctic plants *Polar Biology* **2** 47-52.
- Chapin F S, III, Shaver G R, Giblin A E, Nadelhoffer K J and Laundre J A 1995 Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate *Ecology* **76** 694-711.
- Chapin F S and Shaver G R 1985 Individualistic Growth Response of Tundra Plant Species to Environmental Manipulations in the Field *Ecology* **66** 564-76.
- Cornelissen J H C *et al* 2001 Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology* **89** 984-94.
- Cuerrier A, Brunet N, Gérin-Lajoie J, Downing A and Lévesque E 2015 The Study of Inuit Knowledge of Climate Change in Nunavik, Quebec: A Mixed Methods Approach *Human Ecology* **43** 379-94.
- DeKoning ANM 1994 *Development and dry matter distribution in glasshouse tomato, a quantitative approach*. PhD thesis, University of Wageningen (Netherlands) 246 p.
- Devlin B 1988 The Effects of Stress on Reproductive Characters of *Lobelia Cardinalis* *Ecology* **69** 1716-20.
- Domine F, Barrere M, Sarrazin D, Morin S and Arnaud L 2015 Automatic monitoring of the effective thermal conductivity of snow in a low-Arctic shrub tundra *The Cryosphere* **9** 1265-76.
- Elmendorf S C *et al* 2012 Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time *Ecology Letters* **15** 164-75.

- Favero-Longo S E and Piervittori R 2010 Lichen-plant interactions *Journal of Plant Interactions* **5** 163-77.
- Forbes B C, Fauria M M and Zetterberg P 2010 Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows *Global Change Biology* **16** 1542-54.
- Forseth I N, Wait D A and Casper B B 2001 Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial *Journal of Ecology* **89** 670-80.
- Fox J F and Stevens G C 1991 Costs of Reproduction in a Willow: Experimental Responses Vs. Natural Variation *Ecology* **72** 1013-23.
- Franks S 2003 Facilitation in multiple life-history stages: evidence for nucleated succession in coastal dunes *Plant Ecology* **168** 1-11.
- Friedman, Milton 1937 The use of ranks to avoid the assumption of normality implicit in the analysis of variance *Journal of the American Statistical Association*. **32** 675-701.
- Furgal C, Chan L, Tremblay M, Rajdev V, Barrett M and Sheldon T 2013 *Le Nunavik et le Nunatsiavut: De la science aux politiques publiques. Une étude intégrée d'impact régional des changements climatiques et de la modernisation* ArcticNet Inc. (Québec, Canada) 318 p.
- Gadgil M and Bossert W H 1970 Life Historical Consequences of Natural Selection *The American Naturalist* **104** 1-24.
- Gerdol R, Brancaleoni L, Menghini M and 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** 256-66.
- Gerdol R, Siffi C, Iacumin P, Gualmini M and Tomaselli M 2013 Advanced snowmelt affects vegetative growth and sexual reproduction of *Vaccinium myrtillus* in a sub-alpine heath *Journal of Vegetation Science* **24** 569-79.
- Goetz P 2006 Arctic, North American, and Northern Eurasian Berries *Phytothérapie* **4** 130-5.
- Hallinger M, Manthey M and Wilmking M 2010 Establishing a missing link: warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia *New Phytologist* **186** 890-9.

- Hancock J F and Bringhurst R S 1980 Sexual Dimorphism in the Strawberry *Fragaria chiloensis* *Evolution* **34** 762-8.
- Hemborg Å M and Karlsson P S 1998 Somatic Costs of Reproduction in Eight Subarctic Plant Species *Oikos* **82** 149-57.
- Henry G H R and Molau U 1997 Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX) *Global Change Biology* **3** 1-9.
- Hobbs R J 1985 The Persistence of Cladonia Patches in Closed Heathland Stands *The Lichenologist* **17** 103-9.
- Hollander M and Wolfe D A 1999 *Nonparametric statistical methods* Wiley (New York) 787 p.
- Hoyo J d, Elliott A, Sargatal J, Cabot J, Jutglar F and Collar N J 1992 *Handbook of the birds of the world. Volume 1-3*. ICBP (Barcelona, Espagne: Lynx Edicions).
- Jacquemart A-L 1996 *Vaccinium uliginosum* L *Journal of Ecology* **84** 771-785.
- Ju J, Masek JG 2016 The vegetation greenness trend in Canada and US Alaska from 1984-2012 Landsat data. *Remote Sensing of Environment* **176** 1-16.
- Jumpponen A, Mattson K, Trappe J M and Ohtonen R 1998 Effects of Established Willows on Primary Succession on Lyman Glacier Forefront, North Cascade Range, Washington, U.S.A.: Evidence for Simultaneous Canopy Inhibition and Soil Facilitation *Arctic and Alpine Research* **30** 31-9.
- Klanderud K 2005 Climate change effects on species interactions in an alpine plant community *Journal of Ecology* **93** 127-37.
- Kudo G, Ida T Y and Tani T 2008 Linkages between Phenology, Pollination, Photosynthesis, and Reproduction in Deciduous Forest Understory Plants *Ecology* **89** 321-31.
- Kuusipalo J 1988 Factors affecting the fruiting of bilberries: an analysis of categorical data set *Vegetatio* **76** 71-7.
- Letts M, Rodríguez-Calcerrada J, Rolo V and Rambal S 2012 Long-term physiological and morphological acclimation by the evergreen shrub *Buxus sempervirens* L. to understory and canopy gap light intensities *Trees* **26** 479-91.

- Lévesque E, Hermanutz L and Gérin-Lajoie J 2013 Chapitre 8 : Évolution dynamique de la végétation et ses répercussions sur la productivité des petits fruits *Le Nunavik et le Nunatsiavut: De la science aux politiques publiques. Une étude intégrée d'impact régional des changements climatiques et de la modernisation ArcticNet Inc.* (Québec, Canada) pp 231-57.
- MacDonald P L and Gardner R C 2000 Type I Error Rate Comparisons of Post Hoc Procedures for I x J Chi-Square Tables *Educational and Psychological Measurement* **60** 735-54.
- Mc Manus k M, Morton D C, Masek J G, Wang D, Sexton J O, Nagol J R, Ropars P and Boudreau S 2012 Satellite-based evidence for shrub and graminoid tundra expansion in northern Quebec from 1986 to 2010 *Global Change Biology* **18** 313-23.
- McNeil J N 2006 Fruit Production in Cranberry (Ericaceae: *Vaccinium macrocarpon*): a Bet-Hedging Strategy to Optimize Reproductive Effort *American Journal of Botany* **93** 910-6.
- MRN 2003 Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec Ressources naturelles Québec p. 1.
- Myers-Smith I 2011 *Shrub encroachment in arctic and alpine tundra: Patterns of expansion and ecosystem impacts.* Phd Thesis University of Alberta (Canada) 185 p.
- Myers-Smith I H et al 2011 Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities *Environmental Research Letters* **6** 2-15.
- Myers-Smith I H and Hik D S 2013 Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow–shrub interactions *Ecology and Evolution* **3** 3683-700.
- Niesenbaum R A 1993 Light or Pollen-Seasonal Limitations on Female Reproductive Success in the Understory Shrub *Lindera Benzoin* *Journal of Ecology* **81** 315-23.
- Nothmann J 1986. Fruiting of eggplant in a mild winter climate. *Acta Horticulturae* **191** 237-246.
- Pajunen A M, Oksanen J and Virtanen R 2011 Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra *Journal of Vegetation Science* **22** 837-46.
- Paradis M, Lévesque E and Boudreau S 2016 Greater effect of increasing shrub height on winter versus summer soil temperature *Environmental Research Letters* **11** 085005.

- Park H, Fedorov A, Zheleznyak M, Konstantinov P and Walsh J 2015 Effect of snow cover on pan-Arctic permafrost thermal regimes *Climate Dynamics* **44** 2873-95.
- Parsons A N, Welker J M, Wookey P A, Callaghan T V and Lee J A 1994 Growth Responses of Four Sub-Arctic Dwarf Shrubs to Simulated Environmental Change *Journal of Ecology* **82** 307-18.
- Pelletier M 2015 *Geomorphological, ecological and thermal time phase of permafrost degradation, Tasiapik, Nunavik (Québec, Canada)*. Msc Thesis Université Laval (Québec) 86 p.
- Prescott J and Richard P 2013 *Mammifères du Québec et de l'Est du Canada* (Waterloo (Québec): Éditions Michel Quintin) 479.
- Press M C, Potter J A, Burke M J W, Callaghan T V and Lee J A 1998 Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change *Journal of Ecology* **86** 315-27.
- Provencher-Nolet L, Levesque E and Bernier M 2015 Quantification des changements récents à l'écotone forêt-toundra à partir de l'analyse numérique de photographies aériennes *Ecoscience* **21** 1-15.
- Pugnaire F I, Haase P and Puigdefabregas J 1996 Facilitation between Higher Plant Species in a Semiarid Environment *Ecology* **77** 1420-6.
- Reznick D 1985 Costs of Reproduction: An Evaluation of the Empirical Evidence *Oikos* **44** 257-67.
- Ropars P and Boudreau S 2012 Shrub expansion at the forest–tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography *Environmental Research Letters* **7** 015501.
- Schimel J P, Bilbrough C and Welker J M 2004 Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities *Soil Biology and Biochemistry* **36** 217-27.
- Schneider G, Chicken E and Becvarik R 2016 NSM3: Functions and Datasets to Accompany Hollander, Wolfe, and Chicken - Nonparametric Statistical Methods, Third Edition. R package version 1.9. <https://CRAN.R-project.org/package=NSM3>
- Sedia E and Ehrenfeld J 2005 Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands *Oecologia* **144** 137-47.

Shevtsova A, Haukioja E and Ojala A 1997 Growth Response of Subarctic Dwarf Shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to Manipulated Environmental Conditions and Species Removal *Oikos* **78** 440-58.

Shevtsova A and Ojala A 1995 Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community: Annual variation and above-ground interactions with neighbours *Journal of Ecology* **83** 263-75.

Srivastava L M 2002 *Plant growth and development hormones and environment* Academic Press (Amsterdam) 772 p.

Sturm M, Schimel J, Michaelson G, Welker J M, Oberbauer S F, Liston G E, Fahnestock J and Romanovsky V E 2005 Winter Biological Processes Could Help Convert Arctic Tundra to Shrubland *BioScience* **55** 17-26.

Sturm M, Sturm M, McFadden J, Liston G, Chapin F, Racine C and Holmgren J 2001 Snow-shrub interactions in Arctic tundra: a hypothesis with climatic implications *Journal of Climate, Boston, MA* **14** 336-44.

Tape K, Sturm M and Racine C 2006 The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic *Global Change Biology* **12** 686-702.

Tolvanen A and Laine K 1997 Effects of reproduction and artificial herbivory on vegetative growth and resource levels in deciduous and evergreen dwarf shrubs *Canadian Journal of Botany* **75** 656-66.

Tolvanen A 1995 Aboveground growth habits of two *Vaccinium* species in relation to habitat *Canadian Journal of Botany* **73** 465-473.

Totland Ø and Esaete J 2002 Effects of willow canopies on plant species performance in a low-alpine community *Plant Ecology* **161** 157-66.

Totland Ø, Grytnes J A and Heegaard E 2004 Willow canopies and plant community structure along an alpine environmental gradient *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36** 428-35.

Tremblay B, Lévesque E and Boudreau S 2012 Recent expansion of erect shrubs in the low arctic: evidence from eastern Nunavik *Environmental Research Letters* **7** 035501.

Uzun S 2007 Effect of light and temperature on the phenology and maturation of the fruit of eggplant (*Solanum melongena*) grown in greenhouses *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* **35** 51-9.

- Van Wijk M T *et al* 2004 Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change *Global Change Biology* **10** 105-23.
- Wada N, Shimono M, Miyamoto M and Kojima S 2002 Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens* *Ecological Research* **17** 125-32.
- Walker M D *et al* 2006 Plant Community Responses to Experimental Warming across the Tundra Biome *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103** 1342-6.
- Wookey P A, Parsons A N, Welker J M, Potter J A, Callaghan T V and Lee J A 1993 Comparative Responses of Phenology and Reproductive Development to Simulated Environmental Change in Sub-Arctic and High Arctic Plants *Oikos* **67** 490-502.
- Zvereva E I and Kozlov M v 2004 Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution *Journal of Ecology* **92** 288-96.

CHAPITRE III

CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES FAVORISANT L'ABONDANCE ET LA PRODUCTIVITÉ D'*EMPETRUM NIGRUM*, *VACCINIUM ULIGINOSUM* ET *VACCINIUM VITIS-IDAEA* À UMIUJAQ (NUVAVIK)

L'article de ce troisième chapitre sera traduit en anglais et modifié afin de le soumettre à une revue scientifique à déterminer. J'ai rédigé l'article en français sous la supervision d'E. Lévesque et S. Boudreau. De par mon implication dans ce projet, je serai le premier auteur de cet article, suivi de ma directrice (E. Lévesque), puis de mon codirecteur (S. Boudreau).

Résumé

Avec les changements climatiques actuels, une augmentation arbustive est observée dans la toundra près de la limite des arbres. Certains environnements ouverts sont envahis par des arbustes hauts. Avec l'augmentation du couvert arbustif érigé, la croissance et la reproduction des espèces moins compétitives telles que les espèces à petits fruits pourraient être limitées par cette concurrence grandissante pour la lumière, l'eau et les nutriments.

L'objectif de cette étude était d'évaluer les composantes environnementales favorisant l'abondance et la productivité d'*Empetrum nigrum*, de *Vaccinium uliginosum* et de *Vaccinium vitis-idaea* à travers un gradient de hauteur et de densité arbustive dans un environnement subarctique en pleine mutation, près d'Umiujaq, Nunavik.

Nous avons évalué 38 sites couvrant la diversité des peuplements arbustifs continus à travers un gradient d'abondance et de productivité de petits fruits. Dans chacun de ceux-ci, nous avons étudié la composition végétale, les caractéristiques du sol (nutriments, pH, granulométrie, profondeur de la matière organique, température et humidité) et la productivité des espèces à petits fruits (2013, 2015).

Les conditions environnementales favorisant l'abondance et la productivité variaient entre les espèces. Par exemple, *Vaccinium vitis-idaea* performait bien en milieux plutôt secs, *Empetrum nigrum* se retrouvait surtout sur des sols d'humidité intermédiaire et *Vaccinium uliginosum* était abondante et productive tout au long du gradient d'humidité. L'ensemble des caractéristiques environnementales étudiées expliquaient 32.6 % de la composition végétale des sites (CCA). Les arbustes érigés, par leur grande plasticité couvraient l'entièreté des conditions environnementales étudiées à l'exception des sols très riches en azote et en phosphore qui étaient dominés par des espèces herbacées et à petits fruits. Là où les arbustes érigés dominaient (> 50 %), les espèces à petits fruits étaient très peu abondantes.

Mots-clés : arbustation, *Vaccinium*, *Empetrum*, arbustes érigés, changements climatiques
Introduction

Suite à l'augmentation des températures, un verdissement causé par l'avancée des espèces arbustives érigées, fut observé durant les dernières décennies à l'échelle circumpolaire (e.g Sturm *et al.* 2001, Shabanov *et al.* 2002, Tømmervik *et al.* 2004, Tape *et al.* 2006, Bar *et al.* 2008, Forbes *et al.* 2010, Hallinger *et al.* 2010, Myers-Smith *et al.* 2011). Cette expansion de la strate arbustive érigée est également décelée au Nunavik (Ropars and Boudreau 2012; Tremblay *et al.* 2012; Provencher-Nolet *et al.* 2015). Notamment, dans la région d'Umiujaq, la superficie couverte par des communautés à dominance arbustive (*Betula glandulosa*, *Salix* spp., *Alnus viridis* subsp. *Crispa*) a augmenté considérablement entre 1990 et 2010 (Provencher-Nolet *et al.* 2015).

Cette arbustation a la capacité d'altérer la composition des communautés végétales toundriques (Klanderud 2005, Myers-Smith *et al.* 2011) et de transformer l'environnement abiotique des écosystèmes terrestres (Forseth *et al.* 2001). L'arbustation augmente la compétition interspécifique pour les nutriments, la lumière et l'eau qui sont nécessaires à la croissance des espèces végétales (Shevtsova *et al.* 1997, Gerdol *et al.* 2000). L'augmentation de la strate arbustive érigée a donc le potentiel de diminuer la croissance et la reproduction des espèces végétales basses; qui, malgré le fait qu'elles sont très tolérantes à la pauvreté des sols et au climat subarctique, ont généralement moins d'habiletés compétitive (p. ex. Parsons *et al.* 1994, Shevtsova *et al.* 1995, Press *et al.* 1998, Bazzaz *et al.* 2000, Kudo *et al.* 2008).

Au niveau des conditions environnementales, le développement d'une structure érigée influence significativement le régime thermique du sol, par une accumulation supérieure de neige sous les arbustes en hiver et par l'ombrage en été (Sturm *et al.* 2005, Myers-Smith & Hik 2013, Domine *et al.* 2015, Paradis *et al.* 2016). En hiver, la température du sol est généralement maintenue plus élevée sous arbustes grâce à l'effet isolant de la neige, ce qui devrait contribuer à l'approfondissement de la couche active (Sturm *et al.* 2005, Callaghan *et al.* 2011, Domine *et al.* 2015, Park *et al.* 2015). Avec cette augmentation de la température, la décomposition est accélérée et une plus grande quantité de nutriments est alors disponible pour les espèces arbustives (Chapin 1983, van Wijk *et al.* 2004). En été, la diminution de la température sous arbustes

(Shevtsova *et al.* 1997, Gerdol *et al.* 2000, Pelletier 2015) peut nuire aux espèces sensibles aux changements de température, telles les espèces à petits fruits (Parsons *et al.* 1994, Shevtsova *et al.* 1997, Wada *et al.* 2002, Kudo & Suzuki 2003).

Dans la zone d'étude, les arbustes érigés sont souvent retrouvés dans les mêmes types d'habitats que les trois espèces à petits fruits ciblées : *Empetrum nigrum* ssp. *Hermaphroditum* (Hagerup) Böcher (ci-après *Empetrum nigrum*), *Vaccinium uliginosum* L. et *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (Loddiges, G. Loddiges & W. Loddiges) Hultén (ci-après *Vaccinium vitis-idaea*). Ces espèces à petits fruits qui sont fréquemment en association en milieu boréal, alpin, subarctique et arctique semblent avoir des conditions optimales de croissance légèrement différentes (Annexe E, Eriksson 1989, Jacquemart 1996, Jacquemart 1997, Hagen 2002, Wada *et al.* 2002). *Empetrum nigrum* se retrouve davantage où le sol est acide et pauvre en nutriments, dans les pessières ainsi que sur les falaises (Shevtsova *et al.*, 1997); *Vaccinium uliginosum* est généralement plus fréquente en milieu exposé ou en sols humides riches en matières organiques (Jacquemart, 1996; Blondeau & Cayouette, 2002) et *Vaccinium vitis-idaea* croît davantage sur des sols bien drainés et acides (GRET 2007). Or, les arbustes érigés qui ont une grande plasticité phénotypique (Aerts *et al.* 2006) poussent dans la majorité des milieux de la région à l'étude. Par conséquent, l'arbustation a le potentiel de réduire l'abondance et la productivité des espèces à petits fruits, ce qui pourrait mener à l'extinction locale de certaines espèces.

Les petits fruits sont très importants pour les populations humaines vivant dans les régions arctiques et subarctiques (Lévesque *et al.* 2013, Cuerrier *et al.* 2015). En effet, ils offrent un apport considérable en vitamines et en antioxydants. Leur cueillette favorise les liens intergénérationnels et familiaux par le maintien des traditions et des valeurs importantes dans la culture inuite (Lévesque *et al.* 2013; Furgal *et al.* 2013). Ainsi, une baisse du rendement en petits fruits pourrait avoir des effets négatifs sur les communautés nordiques. De plus, pour plusieurs espèces de mammifères et d'oiseaux, ces fruits sont une source importante de nourriture (Hoyo *et al.* 1992, ARK 2007, Prescott & Richard 2013). Par conséquent, face à une diminution de la productivité de petits fruits, ces espèces

pourraient altérer leur régime alimentaire, leur utilisation de certains habitats ou même leurs voies migratoires (Bégin 2006).

Le but de cette étude était de déterminer les conditions environnementales favorisant l'abondance et la productivité de petits fruits ainsi que l'abondance des arbustes érigés afin de les comparer et de déterminer dans quels types d'habitats l'expansion arbustive pourrait avoir le plus d'impact sur une ou plusieurs des espèces à petits fruits. Pour ce faire, nous avons mis en relation la composition et l'abondance des communautés végétales avec de nombreux facteurs environnementaux. Notre hypothèse de recherche est que l'arbustation dont l'ampleur varie entre les milieux de la région (Provencher Nolet *et al.* 2015) diminuera la performance des trois espèces à petits fruits ciblées de manière différentielle. Nous prédisons donc que le recouvrement et la productivité des espèces à petits fruits diminueront avec l'augmentation de la densité et de la hauteur du couvert arbustif érigé. Nous prédisons également que les arbustes couvrent la majorité des conditions environnementales où performent les arbustes à petits fruits.

Méthodologie

Sélection des sites

L'étude fut réalisée en toundra arbustive aux alentours de la communauté d'Umiujaq au Nunavik ($56^{\circ} 33' N$ $76^{\circ} 33' O$). Les données de ce projet couvrent la diversité du paysage arbustif de la région à travers 38 grandes parcelles ($24 - 400 m^2$) homogènes variant en termes de couvert et de productivité (g/m^2) d'espèces à petits fruits ainsi qu'en hauteur et en recouvrement de la strate arbustive érigée (Fig. 1). En tout, 28 de ces sites proviennent des parcelles établies lors du projet de maîtrise de Marilie Trudel en 2013. Ces sites variaient en termes de recouvrement (10 % - 100 %) et de hauteur (15 cm - 110 cm) des arbustes érigés à travers un gradient d'humidité, cependant, il n'y avait aucun site très productif pour *Vaccinium vitis-idaea* et *Empetrum nigrum*. Afin de couvrir des zones très productives en fruits, 10 sites ont été rajoutés en juin 2015.

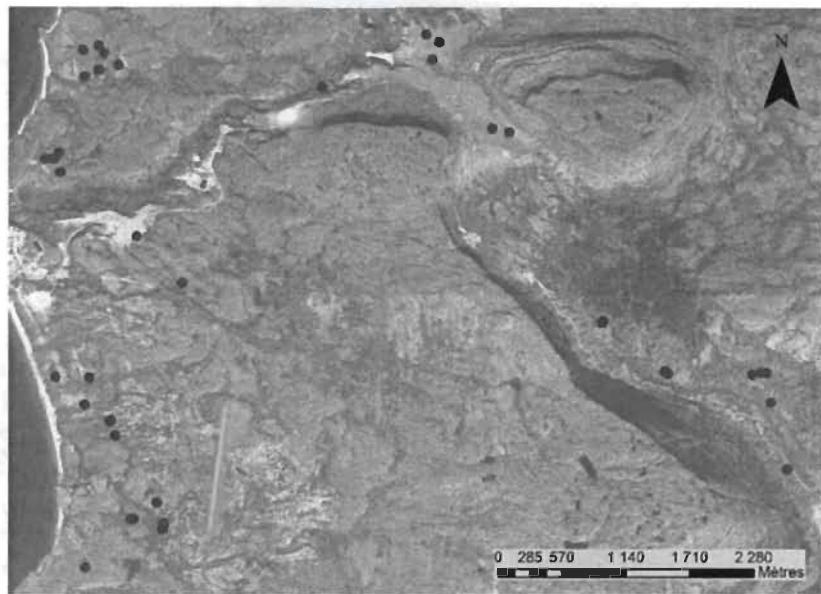


Figure 1 Sites échantillonnés ($n = 38$) près de la communauté d'Umiujaq, répartis entre la côte de la Baie d'Hudson et la vallée Tasiapik.

Caractérisation végétale et environnementale

Le pourcentage de recouvrement a été évalué par strate (eau, roc, sol nu, litière, mousse, lichen, herbacées, arbustes) ainsi que par espèces pour les arbustes érigés (*Betula glandulosa* Michx., *Alnus viridis* subsp. *crispa* (Aiton) Turrill et *Salix* spp.) et à petits fruits (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea*) selon des classes de recouvrement de 5 % afin de couvrir la faible variabilité des espèces à fruits.

Plusieurs caractéristiques environnementales ont été prises afin de bien définir le milieu. La hauteur moyenne du couvert arbustif érigé, la profondeur de neige (10 avril 2016; 5 mesures par site) ainsi que l'humidité (1 x juin et 1 x août; sonde HydroSense probe, 2015) et la température du sol (HOBO Pendant; mesures horaires prises sur une année, 2013 et 2015) ont été mesurés. Un profil de sol a été décrit (type de dépôt et profondeur de matière organique) et un échantillon de 10 cm x 10 cm a été prélevé sous la litière dans la zone racinaire afin de déterminer en laboratoire la texture, la quantité d'azote, de phosphore et de carbone total ainsi que le pH. Les échantillons ont été mis à l'étuve (60 °C), tamisés à 2 mm, séchés de nouveau, pesés jusqu'à la stabilisation du poids et analysés au laboratoire de la faculté de foresterie, de géographie et de

géomatique de l'université Laval (granulométrie à l'hydromètre, Bouyoucos 1962; l'azote par la méthode Quikchem 13-107-06-2-D, méthode de Kjeldahl; le phosphore total, Mehlich 1978; la matière organique, Yeomans & Bremner 1988 et le pH au CaCl₂, McKeague 1978).

Productivité et mûrissement des fruits

Les fruits ont été récoltés lorsque la majorité de ceux-ci étaient mûrs (entre le 24 et le 27 août 2015) dans 8 à 12 quadrats de 70 cm x 70 cm (relativement à la grandeur de la parcelle) dispersés à travers la parcelle de manière à bien représenter la variabilité de chaque site. Par la suite, ils ont été comptés et pesés (frais et secs, 48 heures à 60 °C) par stade de mûrissement (1 : verts, 2 : en mûrissement, 3 : mûr, 4 : flétris; avortement éminent). Un indice de mûrissement a été calculé à l'aide de la formule suivante :

$$Mûrissement = \frac{(n \text{ stade 1}*0)+(n \text{ stade 2}*0.5)+(n \text{ stade 3}*1)}{n \text{ fruits total}} \quad \text{éq. 1}$$

Analyses statistiques

Les données de température ont été prises en 2013 dans 26 des 28 sites déjà existants et dans 19 sites (dont les 10 nouveaux et les deux manquants en 2013) en 2015. Afin de comparer les sites entre eux, des régressions ont été établies, pour 2015, entre les degrés jours ((min+max)/2) du sol (- 5 cm) des sites étudiés et la température moyenne journalière de l'air prise à la station météorologique « Immatsiat 1 » à Umiujaq (Fortier 2015; R² : 0.827 ± 0.091). Les sites ayant une forte accumulation de neige avaient des coefficients de détermination plus faible (deux sites). Effectivement, à cause du facteur isolant de la neige, la variation de température au sol est minime par rapport à la température de l'air et peut rendre difficile l'estimation de la température du sol en hiver. Pour les deux sites dans ce cas les périodes avec et sans neige au sol ont été séparées pour améliorer la qualité de l'estimation. À l'aide des équations de régressions obtenues et de la température de l'air en 2013 (Immatsiat 1; Fortier 2015) les températures du sol pour 2013 ont été estimées. Dans sept sites, les données ont été prises sur les deux années. Les

coefficients de détermination entre les données réelles de 2013 et celles estimées à partir de régressions de 2015 variaient entre 0.77 et 0.93.

Les degrés jours de croissance (GDD avec base 5° C) furent calculés pour chaque site sur les 361 jours disponibles en 2013 (Prentice *et al.* 1992).

Par la suite, les données ont été explorées par des graphiques bivariés afin de déceler les optimums de croissance pour les espèces à petits fruit et les arbustes érigés. Une analyse de correspondances (DCA) fut utilisée pour évaluer la variabilité de la composition des communautés végétales entre les sites (Hill & Gauch 1980). Ensuite, ces communautés végétales (composition et abondance) ont été mises en relation avec les composantes environnementales étudiées par une analyse canonique des correspondances (CCA, ter Braak : 1986). Les recouvrements des espèces à petits fruits et des arbustes érigés furent projetés sur le graphique d'ordination de la CCA, ce qui permet d'afficher la variation de la composition des communautés en fonction des facteurs environnementaux. Les analyses ont été réalisées avec le paquet de programmation d'écologie communautaire "vegan" sous l'environnement R.

Résultats

Les trois espèces à petits fruits avaient des couverts variant de 0 à 76.7 % (Tableau 1). *Vaccinium vitis-idaea* était présente dans la majorité des sites (87 %), mais avait un couvert moyen très faible (< 7 %) dans 79 % des sites où elle était présente. *Vaccinium uliginosum* et *Empetrum nigrum* étaient présentes respectivement dans 68 % et 55 % des sites. *Empetrum nigrum* avait un faible recouvrement (< 10 %) dans 82 % des sites où elle était retrouvée, comparativement à *V. uliginosum* qui avait un couvert supérieur à 10 % dans 58 % des cas.

Tableau 1 : Descriptions et statistiques (moyenne, écart-type, minimum et maximum) des huit variables environnementales et des recouvrements (%) des huit espèces (arbustes érigés et à petits fruits) et des trois groupes fonctionnels utilisés dans les analyses d'ordination (DCA et CCA) sur 38 sites variant en termes de dominance arbustive érigées et d'abondance d'espèces à petits fruits, Umiujaq (Nunavik).

Abréviation	Description	\bar{x}	sd	min	max
-------------	-------------	-----------	----	-----	-----

Environnement**Sol**

Phosphore	Phosphore total (ppm)	467.2	496.5	111	2769
Azote	Azote (%)	0.2	0.2	0.01	0.9
Humidité	Humidité du sol (%)	27.6	16.4	8.4	69.3
pH	pH	4.1	0.5	3.4	5.3
MO	Profondeur de matière organique (cm)	5.0	4.6	0	20
Neige	Épaisseur de neige (cm)	41.76	23.1	13.8	115.6
GDD	Degrés jour de croissance (base 5° C)	351.1	115.9	106.3	593.4
Altitude	Altitude (m)	51.1	39.3	0	161

Communauté

(recouvrement en %)

Mousse	Mousse au sol	24.2	26.5	0	90.7
Lichen	Lichen au sol	23.3	27.1	0	89.1
Herbacée	Toutes les herbacées	9.4	8.6	1.1	34.2
Bet.gla	<i>Betula glandulosa</i>	32.6	28.1	0	82.5
Salix	Individus érigés du genre <i>Salix</i>	3.0	5.6	0	26.3
Aln.cri	<i>Alnus viridis</i> subsp. <i>Crispa</i>	0.1	0.3	0	1.7
Rho.gro	<i>Rhododendron groenlandicum</i>	0.9	2.0	0	9.7
Rho.tom	<i>Rhododendron tomentosum</i>	0.7	1.7	0	6.5
Emp.nig	<i>Empetrum nigrum</i>	8.1	17.9	0	76.7
Vac.ul	<i>Vaccinium uliginosum</i>	9.2	11.7	0	48.8
Vac.vit	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	7.5	5.6	0	63.0

Pour chaque composante environnementale, les trois espèces à petits fruits démontrent des relations unimodales qui diffèrent entre les espèces (Fig. A1-2). On remarque par exemple que *V. vitis-idaea* est présente et productive davantage sur un sol dont l'humidité est en deçà de 30 % comparativement à *V. uliginosum* qui profite de l'entièreté du gradient d'humidité. *Empetrum nigrum* quant à elle se retrouve davantage dans des milieux d'humidité intermédiaire (Fig. 2-3).

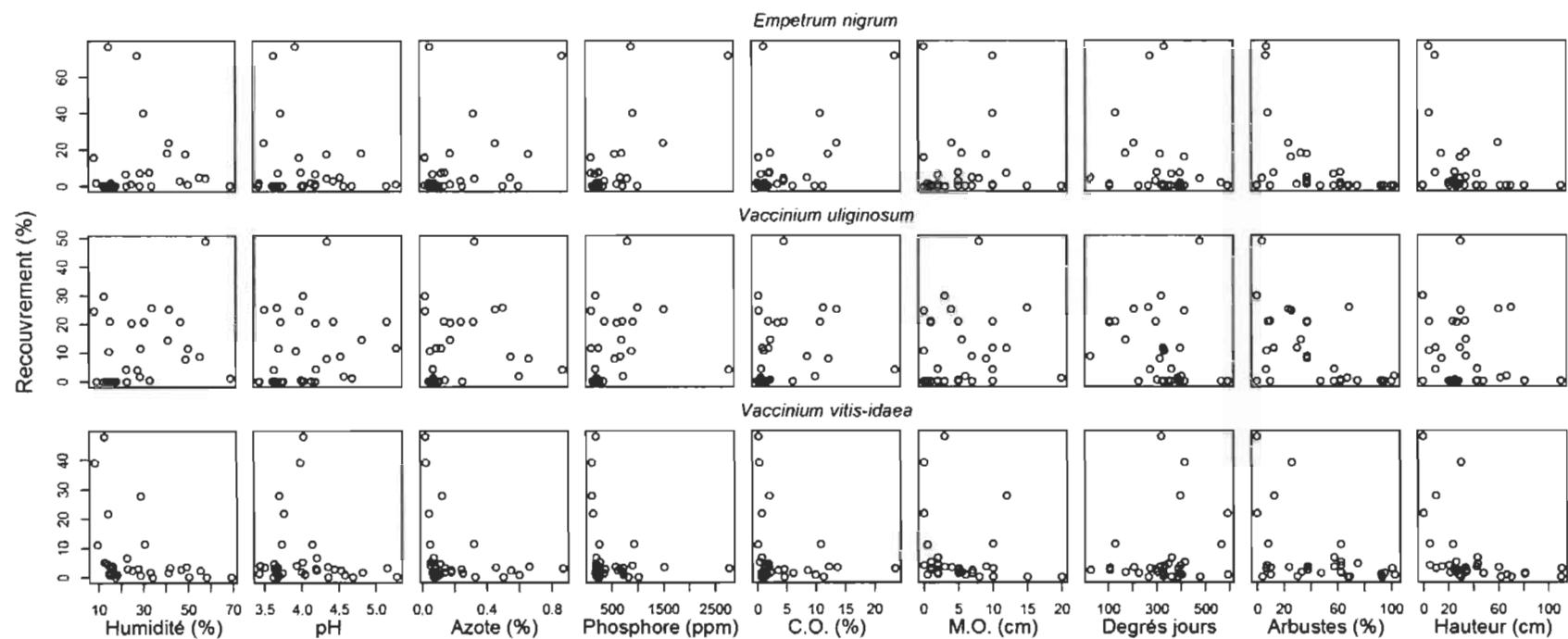


Figure 2 Distribution du recouvrement (%) des trois espèces à petits fruits en fonction des variables environnementales étudiées : Humidité (%), pH, azote (%), phosphore total (ppm), carbone organique (%), profondeur de matière organique (cm), degrés jours (sur 361 jours) ainsi que le recouvrement (%) et la hauteur (cm) des arbustes érigés étant considérés ici comme faisant partie de l'environnement des arbustes à petits fruits. n = 38.

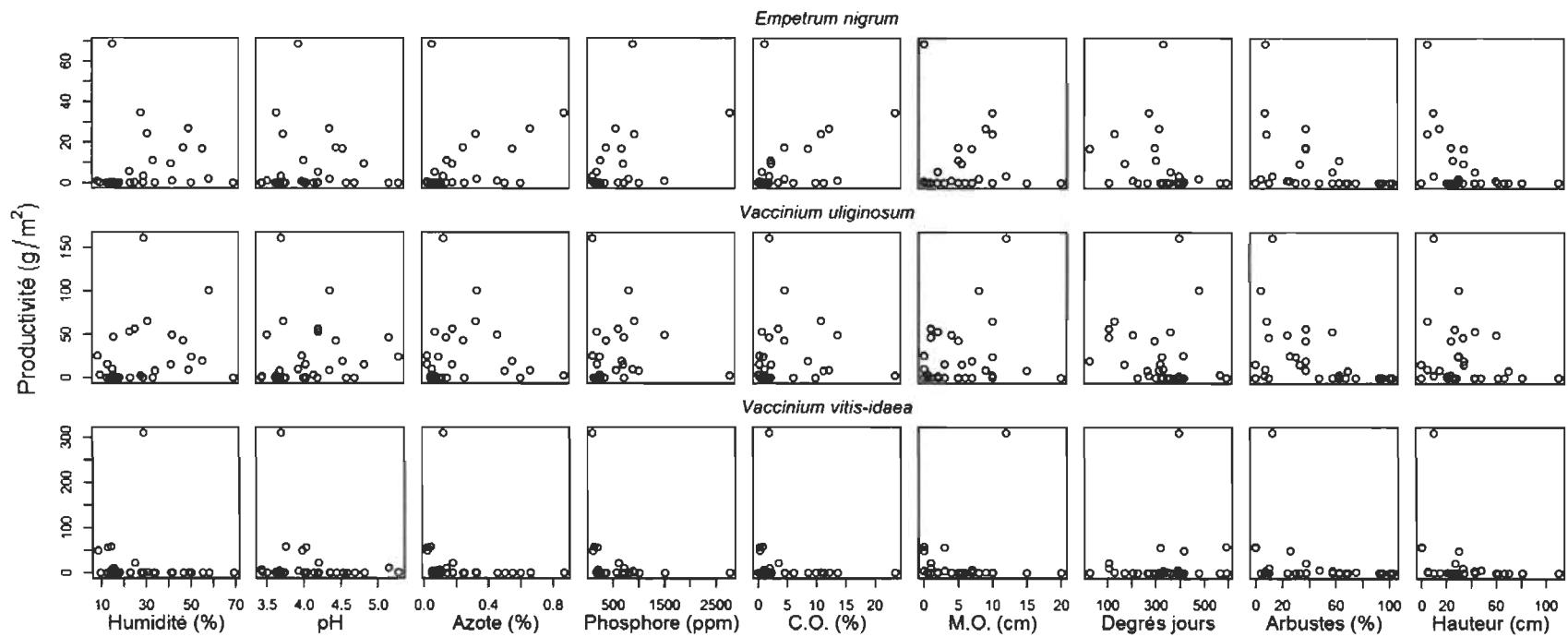


Figure 3 Distribution de la productivité (g/m²) des trois espèces à petits fruits en fonction des variables environnementales étudiées : Humidité (%), pH, azote (%), phosphore total (ppm), carbone organique (%) et profondeur de matière organique (cm), degrés jours (sur 360 jours) et le recouvrement des arbustes érigés (%) étant considéré ici comme faisant partie de l'environnement des arbustes à petits fruits. n = 38.

Au niveau des données sur les espèces végétales, les deux premiers axes de la DCA expliquent 48.3 % de la variance cumulative (Tableau 2). Les parcelles à dominance arbustive (surtout *Betula glandulosa*) se distinguent bien des parcelles davantage abondantes en petits fruits (Fig. 4). *Vaccinium uliginosum* semble associée avec des espèces de milieux humides (*Alnus viridis* subsp. *crispa* (Aiton) Turrill et *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd), tandis que *V. vitis-idaea* et *E. nigrum* sont davantage retrouvées avec *Rhododendron tomentosum* Harmaja, Ann. Bot. Fenn ainsi que des espèces herbacées et lichéniques (Fig. 4).

Tableau 2 : Résultats de la DCA et de la CCA sur 38 sites variant en termes de dominance arbustive érigées et d'abondance d'espèces à petits fruits, Umiujaq (Nunavik). Les analyses ont été faites avec huit variables environnementales ainsi que huit espèces d'arbustes érigés ou à petits fruits et trois groupes fonctionnels (herbacées, lichen et mousse).

	Axe 1	Axe 2	Total
DCA			
Valeurs propres	0.4634	0.2982	-
Variance expliquée (%)	29.4	18.9	-
Longueur des gradients	2.62	1.88	-
CCA			
Valeurs propres	0.3153	0.1999	0.6719
Variance expliquée (%)			
Données sur les espèces	20.0	12.7	42.6
Relation espèces - environnement	22.1	11.4	57.4

* Inertie totale : 1.578.

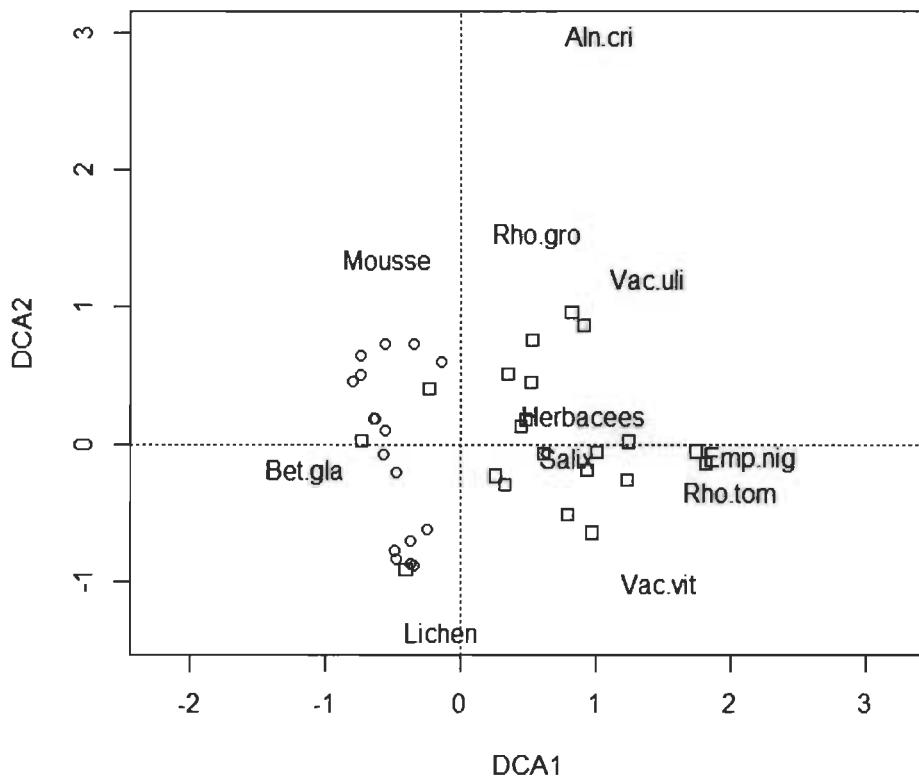


Figure 4 Graphique d'ordination des deux premiers axes de l'analyse de correspondances (DCA) avec 11 espèces (ou groupes fonctionnel) pour 38 sites variant en termes de dominance arbustive érigées et d'abondance d'espèces à petits fruits, Umiujaq (Nunavik). Les cercles représentent les sites dont le recouvrement des arbustes érigés est supérieur à 50 %. Les descriptions des abréviations sont présentées dans le Tableau 1.

Pour la CCA, la quantité de carbone organique dans le sol avait un facteur d'inflation de la variance (FIV) élevé avec le pourcentage d'azote dans le sol et a été éliminé de l'analyse (FIV = 12.8). Tous les autres FIV étaient inférieurs à 5, ce qui indique une faible multicollinéarité (ter Braak & Smilauer 1998). Les deux premiers axes de la CCA expliquent 32.6 % de la variance dans la communauté végétale et 33.6 % de la relation entre les variables environnementales et la composition en espèces (Tableau 2). Le premier axe du graphique d'ordination est représenté par la richesse en nutriments (azote et phosphore) ainsi que par l'épaisseur de neige (Fig. 5). Le deuxième axe est associé à l'humidité, au pH, à la profondeur de matière organique, à l'altitude et au nombre de degrés jours de croissance (Fig. 5).

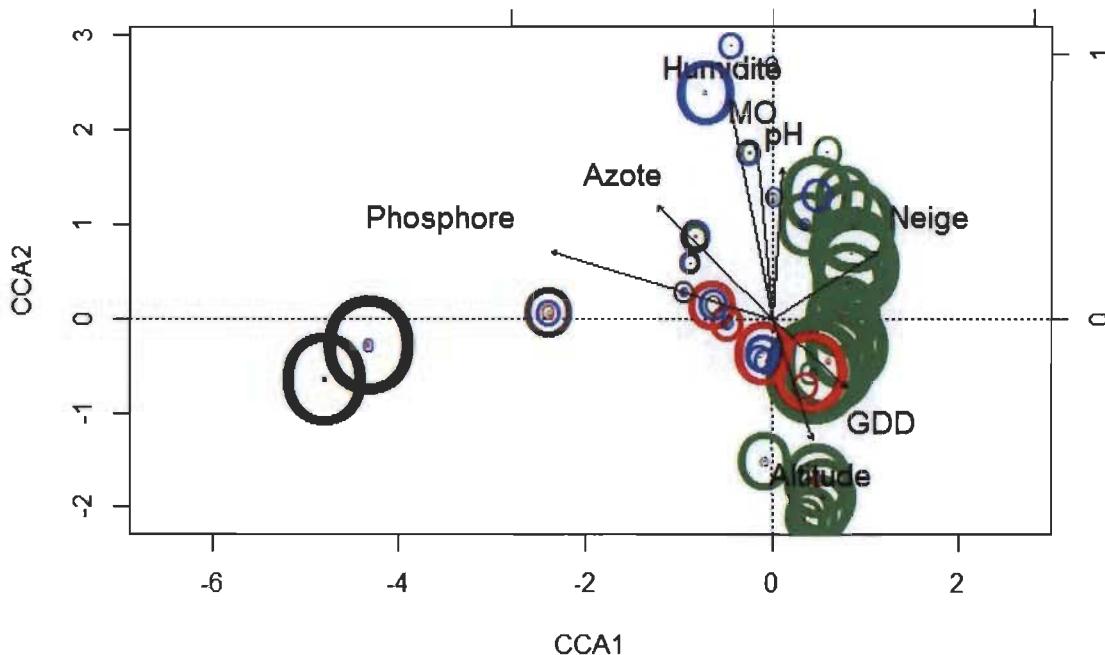


Figure 5 Deux premiers axes de l’analyse canonique de correspondance (CCA) montrant la variation de la composition des communautés végétales (11 espèces ou groupes fonctionnels) en fonction des huit variables environnementales des 38 sites étudiés, Umiujaq (Nunavik). Les variables environnementales étaient toutes continues et sont représentées par les flèches. Les descriptions de celles-ci sont présentées dans le tableau 1. La grosseur des cercles est proportionnelle au recouvrement de chaque espèce à petits fruits (*E. nigrum* (noir), *V. uliginosum* (bleu), *V. vitis-idaea* (rouge)) et des arbustes érigés (vert).

Les sites ayant un nombre de degrés jours de croissances élevées, se retrouvaient davantage en altitude et dans des milieux secs. Cependant, le gradient altitudinal est faible (0 à 161 mètres), donc les sites plus hauts représentent surtout des sites plus exposés se retrouvant par exemple sur un plateau au début de la vallée ou sur les dunes de sables près de la côte de la Baie d’Hudson. Les milieux humides typiques des bas de pentes (altitude < 86 mètres) étaient davantage riches en matière organique, azote et phosphore. Les fortes épaisseurs de neige étaient associées aux sites où le recouvrement arbustif est important.

Le recouvrement des trois espèces à petits fruit était très faible lorsque la strate arbustive érigée dominait le site (> 50 %, n = 13). *Empetrum nigrum* n’était pratiquement pas retrouvée avec les arbustes érigés (23 %), tandis que *V. uliginosum* (46 %) et *V. vitis-idaea* (85 %) l’étaient plus souvent. *Vaccinium vitis-idaea* était retrouvée dans

pratiquement tous les sites avec un couvert moyen variant de 0.1 % à 63 %, mais elle était à un très faible couvert (< 12 %) lorsque le site était dominé par les arbustes érigés. Bien que la CCA ait été réalisée seulement au niveau du recouvrement des espèces à petits fruits, ceci s'applique également à leur productivité qui est fortement liée au couvert des espèces à petits fruits ($n = 29$; *E. nigrum* $R^2 = 0.55$, *V. uliginosum* : $R^2 = 0.69$, *V. vitis-idaea* $R^2 = 0.71$).

Discussion

Le développement arbustif documenté dans la région d'Umiujaq altère les communautés végétales et a des effets négatifs variables sur l'abondance des trois espèces à petits fruits. Effectivement, là où les communautés sont dominées par les arbustes érigés les espèces à petits fruits sont très peu abondantes voir absentes. *Vaccinium vitis-idaea* persiste davantage sous un couvert arbustif érigé dense comparativement à *V. uliginosum* qui est plus fortement diminuée et à *E. nigrum* qui est pratiquement absente de ces milieux.

Les espèces à petits fruits ciblées sont toutes adaptées aux sols pauvres en nutriments (Bell & Tallis 1973, Jaquemart 1996, Shevtsova 1997, GRET 2007). Par conséquent, la diminution des espèces sous arbustes pourrait davantage être le résultat d'une compétition accrue pour la lumière (Walker *et al.* 2006). En ce sens, de précédentes études ont démontrés que les arbustes nains souffrent généralement de l'ombre créée par la strate arbustive érigée (Iason & Hester 1993, Totland *et al.* 2004, Wahren *et al.* 2005).

Les arbustes érigés couvrent la majeure partie du gradient environnemental étudié à l'exception des sites très riches en nutriments. Ils ont effectivement une grande plasticité phénotypique (Uchytíl 1991, Aerts *et al.* 2006, Aiken *et al.* 2007, Tollefson 2007, Myers-Smith *et al.* 2011) ce qui leur permet de couvrir la plupart des conditions propices aux espèces à petits fruits et d'ainsi réduire leur abondance. Cependant, cette diminution semble varier entre les espèces à petits fruits selon leurs aptitudes compétitives et leur tolérance à l'ombrage.

Empetrum nigrum est une très bonne compétitrice pour les nutriments, car elle sécrète par ses feuilles des composés phénoliques qui maintiennent les nutriments sous forme organique dans la litière et l'humus (non assimilables; Nilsson *et al.* 1998, Gallet *et al.* 1999). Elle possède des mycorhizes éricoïdes lui permettant d'accéder à cette banque de nutriments (Read 1991). Ces composés phénoliques peuvent également inhiber la germination et la croissance d'autres espèces empêchant celles-ci de s'établir sur les tapis denses de feuillage que forme souvent *E. nigrum* (Zackrisson & Nilsson 1992, Nilsson *et al.* 1993). *Empetrum nigrum* croît dans une très grande diversité de milieux (landes sèches à modérément humide) ce qui lui donne également un bon avantage (Bell & Tallis 1973, Nilsson *et al.* 2000, Goetz 2006), car l'envergure de l'arbustation varie entre les différents habitats de la région (Provencher-Nolet *et al.* 2015). Par contre, cette espèce est très peu compétitive pour la lumière et est sensible à la sécheresse, au gel ainsi qu'à la dessiccation hivernale (Bell & Tallis 1973, Graglia *et al.* 1997, Nilsson *et al.* 2000). Malgré la capacité d'*E. nigrum* à empêcher la germination d'espèce compétitrices (Zackrisson & Nilsson 1992, Nilsson *et al.* 1993), une fois établis les peuplements arbustifs denses diminuent de manière importante l'abondance de cette espèce.

Vaccinium uliginosum est rarement retrouvée dans des habitats ombragés. Celle-ci est plus héliophile que les autres espèces du genre *Vaccinium* (Karlsson 1985a, Rameau *et al.* 1993), mais l'est moins qu'*E. nigrum* (Økland & Eilertsen 1993). *Vaccinium uliginosum* a la capacité de développer une architecture davantage érigée de sa cime lorsque la lumière est réduite (Kawamura & Takeda 2002), ce qui lui permet parfois d'être à la même hauteur que la strate arbustive érigée (observation personnelle sur le terrain). Il est donc cohérent que cette espèce résiste modérément à l'envahissement d'arbustes érigés et soit retrouvée parfois de manière abondante dans des peuplements arbustifs denses. Cette espèce est très peu retrouvée sur des sols calcaires, elle croît surtout sur des terrains acides et humides de landes et de tourbières (Mc Vean et Ratcliffe 1962, Korcak 1987, Jaquemart 1996). Elle est également dotée de mycorhizes érocoïdes qui lui offrent un avantage en milieux très humides où les nutriments sont en bonne partie conservés sous forme organique et donc difficilement assimilables (Treu *et al.* 1996, Shaver *et al.* 2006,

Smith & Read 2008, Glanville *et al.* 2012). *Vaccinium uliginosum* est avantagee par sa capacite à croître en milieux humides, car l'expansion arbustive et la croissance du bouleau glanduleux, espèce qui domine le paysage de la région, y sont faibles (Trudel communication personnelle 2014, Ropars *et al.* 2015, Provencher-Nolet *et al.* 2015).

Vaccinium vitis-idaea, quant à elle, résiste bien à la diminution de la lumière (Chapin et Shaver 1985). Son taux de photosynthèse est saturé de lumière à des densités de flux de photons très faibles (5 fois plus bas que pour *V. uliginosum*; Jacquemart 1996). Nos résultats vont également en ce sens, *V. vitis-idaea* est l'espèce à petits fruits qui est la moins diminuée sous arbuste. Elle pousse très bien dans des milieux secs et exposés (Flora of North America 1993+) qui sont souvent moins propices pour des arbustes à la stature érigée (Ropars & Boudreau 2012). Effectivement, dans la région à l'étude les sites où *V. vitis-idaea* est très abondante sont des milieux exposés, chaud en été, très pauvres et n'ayant pratiquement pas de matière organique au sol, telles des dunes de sable ou des sols à nu. Les espèces ayant une stature érigée ont de la difficulté à se développer dans ce type de milieu, car ceux-ci sont caractérisés par des vents plus importants, ce qui diminue la couverture de neige qui est un facteur très important pour la croissance végétative en milieu subarctique (Payette *et al.* 1973, Totland *et al.* 2004, Paradis *et al.* 2016). Une épaisseur de neige réduite entraîne une dessication hivernale plus intense et le bris des branches exposées, ce qui peut nuire à leur croissance (Marchand & Chabot 1978, Sonesson & Callaghan 1991, Totland *et al.* 2004, Ropars & Boudreau 2012).

À Umiujaq, l'expansion arbustive qui varient entre les différents habitats de la région est plus prononcée en milieu lichénique ainsi que sur des sols sableux et légèrement à moyenement humides qui sont plus chauds durant la saison de croissance (Provencher-Nolet *et al.* 2015; Trudel communication personnelle, Ropars *et al.* 2015), là où les espèces à petits fruits sont généralement moins abondantes (Fig. 4-5).

En conclusion, l'expansion arbustive pourrait influencer négativement le couvert et la productivité d'*E. nigrum*, de *V. uliginosum* et de *V. vitis-idaea* de manière globalement importante, mais variable à travers les conditions environnementales de la

région. Cette expansion pourrait avoir peu d'impact sur *V. uliginosum* en milieux humide et sur *V. vitis-idaea* en milieux exposés. *Empetrum nigrum* quant à elle a de bonnes aptitudes pour empêcher les arbustes érigés de s'installer dans les tapis denses qu'elle peut former.

Remerciements

Un grand merci à la communauté d'Umiujaq pour nous avoir accueillis ainsi qu'à Guillaume Rheault, Ariane Bisson, Marilie Trudel et Marc-André Lemay pour leur contribution durant l'échantillonnage. Nous tenons également à remercier Amélie Lapointe et Mélanie Normandeau-Bonneau pour leur travail en laboratoire ainsi que le groupe de recherche en biologie végétale de l'UQTR (GRBV). Les organisations suivantes ont fourni le soutien financier : CEN-Hudsoni21, PFSN et le CRSNG par les programmes frontières à la découverte - ADAPT, le réseau des Centre d'Excellence ArcticNet et le programme FONCER EnviroNord.

Références

- Aerts R, Cornelissen J H C and Dorrepaal E 2006 Plant Performance in a Warmer World: General Responses of Plants from Cold, Northern Biomes and the Importance of Winter and Spring Events *Plant Ecology* **182** 65-77.
- ARK 2007 Projet de parc national des Lacs-Guillaume-Delisle-et-à-l'Eau-Claire. État des connaissances. ed S d r r Administration régionale Kativik, de l'environnement et de l'aménagement du territoire, Section des parcs (Kuujuaq, Québec).
- Bär A, Pape R, Bräuning A and Löffler J 2008 Growth-ring variations of dwarf shrubs reflect regional climate signals in alpine environments rather than topoclimatic differences *Journal of Biogeography* **35** 625-36.
- Bazzaz F A, Ackerly D D and Reekie E G 2000 *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, ed M Fenner (London, UK: CAB international) pp 1-30.
- Bégin Y 2006 Le changement climatique en cours dans le Nord du Québec *Institut national de recherche scientifique* 18p.
- Bell J N B and Tallis J H 1973 *Empetrum nigrum* L *Journal of Ecology* **61** 289-305.
- Blondeau M and Cayouette J 2002 La flore vasculaire de la baie Wakeham et du havre Douglas, détroit d'Hudson, Nunavik, Québec *Provancheria* **28** 184p.
- Bouyoucos G J 1962 Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal* **54** 464-65.
- Callaghan T *et al* 2011 Multiple Effects of Changes in Arctic Snow Cover *AMBIO* **40** 32-45.
- Chapin F 1983 Direct and indirect effects of temperature on arctic plants *Polar Biology* **2** 47-52.
- Cuerrier A, Brunet N, Gérin-Lajoie J, Downing A and Lévesque E 2015 The Study of Inuit Knowledge of Climate Change in Nunavik, Quebec: A Mixed Methods Approach *Human Ecology* **43** 379-94.
- Domine F, Barrere M, Sarrazin D, Morin S and Arnaud L 2015 Automatic monitoring of the effective thermal conductivity of snow in a low-Arctic shrub tundra *The Cryosphere* **9** 1265-76.
- Eriksson O 1989 Seedling Dynamics and Life Histories in Clonal Plants *Oikos* **55** 231-8.
- Flora of North America, Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. Vol. 8. New York and Oxford. <http://floranorthamerica.org/>

- Forbes B C, Fauria M M and Zetterberg P 2010 Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows *Global Change Biology* **16** 1542-54.
- Forseth I N, Wait D A and Casper B B 2001 Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial *Journal of Ecology* **89** 670-80.
- Fortier, R. 2015. Groundwater monitoring network from the Umiujaq region in Nunavik, Quebec, Canada, v. 1.2 (2012-2015). Nordicana D19, doi: 10.5885/45309SL-15611D6EC6D34E23.
- Furgal C, Chan L, Tremblay M, Rajdev V, Barrett M and Sheldon T 2013 *Le Nunavik et le Nunatsiavut: De la science aux politiques publiques. Une étude intégrée d'impact régional des changements climatiques et de la modernisation* (Québec, Qc, Canada: ArcticNet Inc.) 318p.
- Gallet C, Nilsson M C and Zackrisson O 1999 Phenolic metabolites of ecological significance in *Empetrum hermaphroditum* leaves and associated humus *Plant and Soil* **210** 1-9.
- Gerdol R, Brancaleoni L, Menghini M and 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** 256-66.
- Goetz P 2006 Baies des régions arctiques, d'Amérique du Nord et d'Eurasie septentrionale *Physiothérapie* **3** 130-5.
- Graglia E, Jonasson S, Michelsen A and Schmidt I K 1997 Effects of shading, nutrient application and warming on leaf growth and shoot densities of dwarf shrubs in two arctic-alpine plant communities *Écoscience* **4** 191-8.
- GRET (Groupe de recherche en écologie des tourbières) 2007 *Production de petits fruits en tourbières* Université Laval Québec 134p.
- Hagen D 2002 Propagation of native Arctic and alpine species with a restoration potential *Polar Research* **21** 37-47.
- Hallinger M, Manthey M and Wilmking M 2010 Establishing a missing link: warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia *New Phytologist* **186** 890-9.
- Hill M and Gauch H 1980 Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique *Vegetatio* **42** 47-58.
- Hoyo J d, Elliott A, Sargatal J, Cabot J, Jutglar F and Collar N J 1992 Handbook of the birds of the world. Volume 1-3. ed ICBP (Barcelona, Espagne: Lynx Edicions).

- Iason G and Hester A 1993 The response of heather (*Calluna vulgaris*) to shade and nutrients--Predictions of the carbon-nutrient balance hypothesis *The Journal of Ecology* **81** 75-80.
- Jacquemart A-L 1996 *Vaccinium uliginosum* L *Journal of Ecology* **84** 771-785.
- Jacquemart A 1997 Pollen limitation in three sympatric species of *Vaccinium* (*Ericaceae*) in the Upper Ardennes, Belgium *Plant Systematics and Evolution* **207** 159-72.
- Karlsson P S 1985 Patterns of carbon allocation above ground in a deciduous (*Vaccinium uliginosum*) and an evergreen (*Vaccinium vitis-idaea*) dwarf shrub *Physiologia Plantarum* **63** 1-7.
- Kawamura K and Takeda H 2002 Light environment and crown architecture of two temperate *Vaccinium* species: inherent growth rules versus degree of plasticity in light response *Canadian Journal of Botany/Revue Canadienne de Botanique* **80** 1063-77.
- Klanderud K 2005 Climate change effects on species interactions in an alpine plant community *Journal of Ecology* **93** 127-37.
- Korcak R F 1987 Satisfying and altering edaphic requirements for acidophilic plants *Journal of plant nutrition* **10** 1071-78.
- Kudo G, Ida T Y and Tani T 2008 Linkages between Phenology, Pollination, Photosynthesis, and Reproduction in Deciduous Forest Understory Plants *Ecology* **89** 321-31.
- Kudo G and Suzuki S 2003 Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: a five-year experiment in northern Japan *Oecologia* **135** 280-7.
- Lévesque E, Hermanutz L and Gérin-Lajoie J 2013 Chapitre 8 : Évolution dynamique de la végétation et ses répercussions sur la productivité des petits fruits *Le Nunavik et le Nunatsiavut: De la science aux politiques publiques. Une étude intégrée d'impact régional des changements climatiques et de la modernisation* ArcticNet Inc. (Québec, Canada) pp 231-57.
- McKeague J A 1978 Manual on soil sampling and methods of analysis. 2nd ed. Canadian society of soil. AAFC (Ottawa, Canada). 1224p.
- Mc Vean D N and Ratcliffe D A 1962 Plant communities of the Scottish Highlands; a study of Scottish mountain, moorland and forest vegetation HMSO. London. 445p.
- Mehlich A 1978 New extractant for soil test evaluation of phosphorus, potassium, magnesium, calcium, sodium, manganese and zinc. *Communications Soil Science Plant Analysis* **9** 477-92.

- Myers-Smith I H *et al* 2011 Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities *Environmental Research Letters* **6** 2-15.
- Myers-smith I H and Hik D S 2013 Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow–shrub interactions *Ecology and Evolution* **3** 3683-700.
- Nilsson M-C, Gallet C and Wallstedt A 1998 Temporal variability of phenolics and batatasin-III in *Empetrum hermaphroditum* leaves over an eight-year period: Interpretations of ecological function *Oikos* **81** 6-16.
- Nilsson M-C, Höglberg P, Zackrisson O and Fengyou W 1993 Allelopathic effects by *Empetrum hermaphroditum* on development and nitrogen uptake by roots and mycorrhizae of *Pinus silvestris* *Canadian Journal of Botany* **71** 620-8.
- Nilsson M-C, Michelsen A, Shevtsova A, Riis-Nielsen T, Strandberg B and Johnsen I 2000 Nordic *Empetrum* Dominated Ecosystems: Function and Susceptibility to Environmental Changes *Ambio* **29** 90-7.
- Økland R H and Eilertsen O 1993 *Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solhomfjell area*, Gjerstad, S. Norway. *Sommerfeltia* 254 p.
- Paradis M, Lévesque E and Boudreau S 2016 Greater effect of increasing shrub height on winter versus summer soil temperature *Environmental Research Letters* **11** 085005.
- Park H, Fedorov A, Zheleznyak M, Konstantinov P and Walsh J 2015 Effect of snow cover on pan-Arctic permafrost thermal regimes *Climate Dynamics* **44** 2873-95.
- Parsons A N, Welker J M, Wookey P A, Callaghan T V and Lee J A 1994 Growth Responses of Four Sub-Arctic Dwarf Shrubs to Simulated Environmental Change *Journal of Ecology* **82** 307-18.
- Payette S, Filion L and Ouzilleau J 1973 Relations neige-végétation dans la toundra forestière du Nouveau-Québec, Baie d'Hudson *Naturaliste Can.* **100** 493-508.
- Pelletier M 2015 Geomorphological, ecological and thermal time phase of permafrost degradation, Tasiapik, Nunavik (Québec, Canada). In: *Sciences géographiques*, (Québec: Université Laval) 86 p.
- Prentice I C, Cramer W, Harrison S P, Leemans R, Monserud R A and Solomon A M 1992 Special Paper: A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate *Journal of Biogeography* **19** 117-34.
- Prescott J and Richard P 2013 *Mammifères du Québec et de l'Est du Canada* Waterloo (Québec) Éditions Michel Quintin 480 p.

- Press M C, Potter J A, Burke M J W, Callaghan T V and Lee J A 1998 Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change *Journal of Ecology* **86** 315-27.
- Provencher-Nolet L, Levesque E and Bernier M 2015 Quantification des changements récents à l'écotone forêt-toundra à partir de l'analyse numérique de photographies aériennes *Ecoscience* **21** 1-15.
- Rameau J C, Manison D and Dumé G (eds) 1993 Flore forestière française. Guide illustré. 2. Montagnes. *Institut de développement forestier*, Paris.
- Read D J 1991 Mycorrhizas in ecosystems *Experientia* **47** 376-91.
- Ropars P and Boudreau S 2012 Shrub expansion at the forest-tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography *Environmental Research Letters* **7** 015501.
- Ropars P, Lévesque E and Boudreau S 2015 How do climate and topography influence the greening of the forest-tundra ecotone in northern Québec? A dendrochronological analysis of *Betula glandulosa* *Journal of Ecology* **103** 679-90.
- Shabanov N V, Liming Z, Knyazikhin Y, Myneni R B and Tucker C J 2002 Analysis of interannual changes in northern vegetation activity observed in AVHRR data from 1981 to 1994 *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions on* **40** 115-30.
- Shevtsova A, Haukioja E and Ojala A 1997 Growth Response of Subarctic Dwarf Shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to Manipulated Environmental Conditions and Species Removal *Oikos* **78** 440-58.
- Shevtsova A, Ojala A, Neuvonen S, Vieno M and Haukioja E 1995 Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community: Annual variation and above-ground interactions with neighbours *Journal of Ecology* **83** 263-275.
- Smith S E and Read D J 2008 *Mycorrhizal symbiosis* (Amsterdam Boston: Academic Press) 787 p.
- Sturm M, Schimel J, Michaelson G, Welker J M, Oberbauer S F, Liston G E, Fahnestock J and Romanovsky V E 2005 Winter Biological Processes Could Help Convert Arctic Tundra to Shrubland *BioScience* **55** 17-26.
- Sturm M, Sturm M, McFadden J, Liston G, Chapin F, Racine C and Holmgren J 2001 Snow-shrub interactions in Arctic tundra: a hypothesis with climatic implications *Journal of Climate, Boston, MA* **14** 336-44.
- Tape K, Sturm M and Racine C 2006 The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic *Global Change Biology* **12** 686-702.

- ter Braak CJF 1986 Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis *Ecology* **67** 1167-79.
- Tømmervik H, Johansen B, Tombre I, Thannheiser D, Høgda K A, Gaare E and Wielgolaski F E 2004 Vegetation Changes in the Nordic Mountain Birch Forest: The Influence of Grazing and Climate Change *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36** 323-32.
- Totland Ø, Grytnes J A and Heegaard E 2004 Willow canopies and plant community structure along an alpine environmental gradient *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36** 428-35.
- Tremblay B, Lévesque E and Boudreau S 2012 Recent expansion of erect shrubs in the low arctic: evidence from eastern nunavik *Environmental Research Letters* **7** 035501.
- Treu R, Laursen G, Stephenson S and Densmore R 1995 Mycorrhizae from Denali National Park and Preserve, Alaska. *Mycorrhiza* **6**(1) 21-29.
- Van Wijk M T *et al* 2004 Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change *Global Change Biology* **10** 105-23.
- Wada N, Shimono M, Miyamoto M and Kojima S 2002 Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens* *Ecological Research* **17** 125-32.
- Wahren C H A, Walker M D and Bret-Harte M S 2005 Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment *Global Change Biology* **11** 537-52.
- Walker M D *et al* 2006 Plant Community Responses to Experimental Warming across the Tundra Biome *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103** 1342-6.
- Zackrisson O and Nilsson M-C 1992 Allelopathic effects by *Empetrum hermaphroditum* on seed germination of two boreal tree species *Canadian Journal of Forest Research* **22** 1310-9.

CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce mémoire visait à quantifier l'abondance et la productivité de trois espèces à petits fruits (*Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher, *Vaccinium uliginosum* L. et *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (Loddiges, G. Loddiges & W. Loddiges) Hultén) en relation avec le changement de la couverture arbustive érigée près de la limite nordique des arbres. Les résultats obtenus indiquent qu'avec leur stature plus importante, ces arbustes érigés ont des impacts négatifs sur la performance des espèces à petits fruits. Ainsi, l'arbustation en cours, pourrait diminuer de manière non négligeable la disponibilité des petits fruits. Cependant, la grande abondance des espèces à petits fruits et leur présence à travers le paysage de la région devrait minimiser les impacts sur la communauté inuite et les animaux qui en dépendent.

Les deux méthodes complémentaires utilisées ont permis, de démontrer cet effet tant dans les milieux où les arbustes sont adjacents à des milieux ouverts (Chapitre II) que dans les milieux arbustifs continus (Chapitre III). La première méthode a permis de réaliser un échantillonnage exhaustif, puis de faire un lien direct entre la présence de la strate arbustive érigée et la diminution de petits fruits en couvrant une grande diversité de milieux. La seconde a servi à déterminer où se situent les espèces à petits fruits à travers le gradient arbustif et environnemental de la région dans des peuplements continus et homogènes.

Cette étude contribue à l'accroissement des connaissances sur les changements de structure des communautés végétales en réponse à l'augmentation arbustive qui est très importante à l'échelle circumpolaire. Bien que l'effet négatif de la présence des arbustes érigés sur la performance des espèces à petits fruits ait été démontré, les processus impliqués dans cette réponse n'ont pas pu être déterminés.

Pour la suite, il serait pertinent de faire des expérimentations afin de déterminer quels facteurs sont limitants sous arbustes (lumière, température, nutriments, eau, pollinisation) et l'importance relative de ceux-ci ainsi que les adaptations possibles des espèces à petits fruits (photosynthèse, translocation, changement de stature, surface foliaire) à cette compétition grandissante. De plus, ces données pourraient être combinées à la modélisation de l'arbustation dans la région (MSc Marc-André Lemay), afin de prédire dans quels types de milieux la réduction locale d'espèces à petits est susceptible d'être la plus importante.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACIA 2004 *Impacts of a warming arctic: Arctic Climate Impact Assessment* Cambridge University Press : New-York 139 p.
- Aerts R, Cornelissen J H C and Dorrepaal E 2006 Plant Performance in a Warmer World: General Responses of Plants from Cold, Northern Biomes and the Importance of Winter and Spring Events *Plant Ecology* **182** 65-77.
- Aiken *et al* 2007 Flora of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval. *NRC Research Press, National Research Council of Canada* (Ottawa). <http://nature.ca/aaflora/data> (Consultée le 2016-01-17.)
- Angers-Blondin S 2014 *Dynamique d'expansion de la camarine noire sur un système dunaire subarctique*. Msc thesis University Laval (Quebec) 76 p.
- Arft *et al* 1999 Responses of Tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the International Tundra Experiment *Ecological Monographs* **69** 491-511.
- ARK 2007 *Projet de parc national des Lacs-Guillaume-Delisle-et-à-l'Eau-Claire. État des connaissances*. ed Sdrr Administration régionale Kativik, de l'environnement et de l'aménagement du territoire, Section des parcs (Kuujjuaq), Québec 273 p.
- Aubé-Maurice B 2007 *Dégénération du pergélisol sensible aux changements climatiques entre 1957, 1983 et 2005 près d'Umiujaq, Nunavik (Québec)* Msc thesis Université Laval (Québec) 91 p.
- Barichivich J, Briffa K R, Myneni R B, Osborn T J, Melvin T M, Ciais P, Piao S and Tucker C 2013 Large-scale variations in the vegetation growing season and annual cycle of atmospheric CO₂ at high northern latitudes from 1950 to 2011 *Global change biology* **19** 3167-83.
- Baptist F, Yoccoz N and Choler P 2010 Direct and indirect control by snow cover over decomposition in alpine tundra along a snowmelt gradient *Plant and Soil* **328** 397-410.
- Bazzaz F A, Ackerly D D and Reekie E G 2000 *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, ed M Fenner (London, UK: CAB international) pp 1-30.

- Bégin Y 2006 Le changement climatique en cours dans le Nord du Québec *Institut national de recherche scientifique* 18 p.
- Bell J N B and Tallis J H 1973 *Empetrum nigrum* L *Journal of Ecology* **61** 289-305.
- Brouillet L F, Coursol, S J Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle et P. Desmet. 2010+ VASCAN, la Base de données des plantes vasculaires du Canada. <http://data.canadensys.net/vascan/> (Consultée le 2016-12-27)
- Brown R and Lemay M 2013 *Le Nunavik et le Nunatsiavut: De la science aux politiques publiques. Une étude intégrée d'impact régional des changements climatiques et de la modernisation* ArcticNet Inc (Québec, Canada) pp 57-115.
- Buckeridge K, Zufelt E, Chu H and Grogan P 2010 Soil nitrogen cycling rates in low arctic shrub tundra are enhanced by litter feedbacks *Plant and Soil* **330** 407-21.
- Carlsson B A and Callaghan T V 1991 Positive Plant Interactions in Tundra Vegetation and the Importance of Shelter *Journal of Ecology* **79** 973-83.
- Chapin F S, III and Shaver G R 1996 Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change *Ecology* **77** 822-40.
- Chapin F S, III, Shaver G R, Giblin A E, Nadelhoffer K J and Laundre J A 1995 Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate *Ecology* **76** 694-711.
- Chapin F S and Shaver G R 1985 Individualistic Growth Response of Tundra Plant Species to Environmental Manipulations in the Field *Ecology* **66** 564-76.
- Cornelissen J H C *et al* 2007 Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes *Ecology Letters* **10** 619-27.
- Cuerrier A, Brunet N, Gérin-Lajoie J, Downing A and Lévesque E 2015 The Study of Inuit Knowledge of Climate Change in Nunavik, Quebec: A Mixed Methods Approach *Human Ecology* **43** 379-94.
- Forseth I N, Wait D A and Casper B B 2001 Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial *Journal of Ecology* **89** 670-80.
- Franks S 2003 Facilitation in multiple life-history stages: evidence for nucleated succession in coastal dunes *Plant Ecology* **168** 1-11.

- Furgal C, Chan L, Tremblay M, Rajdev V, Barrett M and Sheldon T 2013 *Le Nunavik et le Nunatsiavut: De la science aux politiques publiques. Une étude intégrée d'impact régional des changements climatiques et de la modernisation*. ArcticNet Inc. (Québec, Canada) 318 p.
- Gerdol R, Brancaleoni L, Menghini M and 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** 256-66.
- Gerdol R, Siffi C, Iacumin P, Gualmini M and Tomaselli M 2013 Advanced snowmelt affects vegetative growth and sexual reproduction of *Vaccinium myrtillus* in a sub-alpine heath *Journal of Vegetation Science* **24** 569-79.
- Goetz P 2006 Baies des régions arctiques, d'Amérique du Nord et d'Eurasie septentrionale *Physiothérapie* **3** 130-5.
- Hebert R, Samson C and Huot J 2008 Factors Influencing the Abundance of Berry Plants for Black Bears, *Ursus americanus*, in Quebec *Can. Field-Nat.* **122** 212-20.
- Henry G H R, Harper K A, Chen W, Deslippe J R, Simard S W, Grant R F, Lafleur P M, Lévesque E and Siciliano S D 2012 Effects of observed and experimental climate change on terrestrial ecosystems in northern Canada: Results from the Canadian IPY program *Climatic Change* **115** 207-34.
- Hinzman *et al* 2005 Evidence and Implications of Recent Climate Change in Northern Alaska and Other Arctic Regions *Climatic Change* **72** 251-98.
- Hobbie S, Nadelhoffer K and Högberg P 2002 A synthesis: The role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions *Plant and Soil* **242** 163-70.
- Hoyo J d, Elliott A, Sargatal J, Cabot J, Jutglar F and Collar N J 1992 *Handbook of the birds of the world. Volume 1-3*. ICBP (Barcelona, Espagne: Lynx Edicions).
- IPCC, 2013: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 p.
- Jacquemart A-L 1996 *Vaccinium uliginosum* L *Journal of Ecology* **84** 771-785.
- Jia G J, Epstein H E and Walker D A 2003 Greening of arctic Alaska, 1981-2001 *Geophys. Res. Lett.* **30** 2067-70.

- Kudo G, Ida T Y and Tani T 2008 Linkages between Phenology, Pollination, Photosynthesis, and Reproduction in Deciduous Forest Understory Plants *Ecology* **89** 321-31.
- Kudo G and Suzuki S 2003 Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: a five-year experiment in northern Japan *Oecologia* **135** 280-7.
- 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)* Msc thesis Université du Québec à Trois-Rivières (Québec) 87 p.
- Lévesque E, Hermanutz L and Gérin-Lajoie J 2013 Chapitre 8 : Évolution dynamique de la végétation et ses répercussions sur la productivité des petits fruits *Le Nunavik et le Nunatsiavut: De la science aux politiques publiques. Une étude intégrée d'impact régional des changements climatiques et de la modernisation* ArcticNet Inc. (Québec, Canada) pp 231-57.
- Mallik A U, Wdowiak J and Cooper E 2011 Growth and Reproductive Responses of Cassiope tetragona, a Circumpolar Evergreen Shrub, to Experimentally Delayed Snowmelt *Arctic Antarctic And Alpine Research* **43** 404-9.
- Mc Manus K M, Morton D C, Masek J G, Wang D, Sexton J O, Nagol J R, Ropars P and Boudreau S 2012 Satellite-based evidence for shrub and graminoid tundra expansion in northern Quebec from 1986 to 2010 *Global Change Biology* **18** 2313-23.
- Myers-Smith I H *et al* 2011 Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities *Environmental Research Letters* **6** 2-15.
- Myers-Smith I H and Hik D S 2013 Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow–shrub interactions *Ecology and Evolution* **3** 3683-700
- Nilsson M-C, Michelsen A, Shevtsova A, Riis-Nielsen T, Strandberg B and Johnsen I 2000 Nordic *Empetrum* Dominated Ecosystems: Function and Susceptibility to Environmental Changes *Ambio* **29** 90-7.
- Noyce K V and Coy P L 1990 Abundance and Productivity of Bear Food Species in Different Forest Types of Northcentral Minnesota *Bears: Their Biology and Management* **8** 169-81.

- Pajunen A M, Oksanen J and Virtanen R 2011 Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra *Journal of Vegetation Science* **22** 837-46.
- Parsons A N, Welker J M, Wookey P A, Callaghan T V and Lee J A 1994 Growth Responses of Four Sub-Arctic Dwarf Shrubs to Simulated Environmental Change *Journal of Ecology* **82** 307-18.
- Pelletier M 2015 *Geomorphological, ecological and thermal time phase of permafrost degradation, Tasiapik, Nunavik (Québec, Canada)*. Msc Thesis Université Laval (Québec) 86 p.
- Prescott J and Richard P 2013 *Mammifères du Québec et de l'Est du Canada* Waterloo (Québec) Éditions Michel Quintin 480 p.
- Press M C, Potter J A, Burke M J W, Callaghan T V and Lee J A 1998 Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change *Journal of Ecology* **86** 315-27.
- Provencher-Nolet L, Levesque E and Bernier M 2015 Quantification des changements récents à l'écotone forêt-toundra à partir de l'analyse numérique de photographies aériennes *Ecoscience* **21** 1-15.
- Ropars P and Boudreau S 2012 Shrub expansion at the forest–tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography *Environmental Research Letters* **7** 015501.
- Schimel J P, Bilbrough C and Welker J M 2004 Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities *Soil Biology and Biochemistry* **36** 217-27.
- Schmidt I K, Jonasson S, Shaver G, Michelsen A and Nordin A 2002 Mineralization and distribution of nutrients in plants and microbes in four arctic ecosystems: responses to warming *Plant and Soil* **242** 93-106.
- Serreze M, Walsh J, Chapin F, Osterkamp T, Dyurgerov M, Romanovsky V, Oechel W, Morison J, Zhang T and Barry R 2000 Observational Evidence of Recent Change in the Northern High-Latitude Environment *Climatic Change* **46** 159-207.
- Shabanov N V, Liming Z, Knyazikhin Y, Myneni R B and Tucker C J 2002 Analysis of interannual changes in northern vegetation activity observed in AVHRR data from 1981 to 1994 *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions on* **40** 115-30.
- Shaver G R and Chapin F S 1995 Long-Term Responses to Factorial, NPK Fertilizer Treatment by Alaskan Wet and Moist Tundra Sedge Species *Ecography* **18** 259-75.

- Shevtsova A, Haukioja E and Ojala A 1997 Growth Response of Subarctic Dwarf Shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to Manipulated Environmental Conditions and Species Removal *Oikos* **78** 440-58.
- Shevtsova A and Ojala A 1995 Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community: Annual variation and above-ground interactions with neighbours *Journal of Ecology* **83** 263-75.
- Sonesson M and Callaghan T V 1991 Strategies of Survival in Plants of the Fennoscandian Tundra *Arctic* **44** 95-105.
- Sturm M, Schimel J, Michaelson G, Welker J M, Oberbauer S F, Liston G E, Fahnestock J and Romanovsky V E 2005 Winter Biological Processes Could Help Convert Arctic Tundra to Shrubland *BioScience* **55** 17-26.
- Suzuki S and Kudo G 2000 Responses of alpine shrubs to simulated environmental change during three years in the mid-latitude mountain, northern Japan *Ecography* **23** 553-64.
- Tela-Botanica 2014a *Empetrum nigrum* L. <http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-23935-ecologie> (Consultée le 2015-01-18)
- Tela-Botanica 2014b *Vaccinium uliginosum* L. <http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-70502-synthese> (Consultée le 2015-01-18)
- Tela-Botanica 2014c *Vaccinium vitis-idea* L. <http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-70507-synthese> (Consultée le 2015-01-18)
- Tollefson J E 2007 *Betula glandulosa*. In: Fire Effects Information System In: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory <https://www.feis-crs.org/feis/> (Consultée le 2015-01-18.)
- Tømmervik H, Johansen B, Tombre I, Thannheiser D, Høgda K A, Gaare E and Wielgolaski F E 2004 Vegetation Changes in the Nordic Mountain Birch Forest: The Influence of Grazing and Climate Change *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36** 323-32.
- Tremblay B, Lévesque E and Boudreau S 2012 Recent expansion of erect shrubs in the low arctic: evidence from eastern Nunavik *Environmental Research Letters* **7** 035501.

- Tremblay M and Furgal C 2008 Les changements climatiques au Nunavik et au Nord du Québec: L'accès au territoire et aux ressources. ed A r K Service des Ressources renouvelables (Quebec) 167 p.
- Uchytil, Ronald J 1991 *Salix planifolia*. In: Fire Effects Information System U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory. <http://www.fs.fed.us/database/feis/> (Consultée le 2016-09-24.)
- Van Wijk M T *et al* 2004 Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change *Global Change Biology* **10** 105-23.
- Wang S Y, Chen C-T and Wang C Y 2009 The influence of light and maturity on fruit quality and flavonoid content of red raspberries *Food Chemistry* **112** 676-84.
- Wilson S D and Nilsson C 2009 Arctic alpine vegetation change over 20 years *Global Change Biology* **15** 1676-84.
- Woodward F I 1987 *Climate and plant distribution* Cambridge University Press (New York) 188 p.
- Wookey P, Robinson C, Parsons A, Welker J, Press M, Callaghan T and Lee J 1995 Environmental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* at a high Arctic polar semi-desert, Svalbard *Oecologia* **102** 478-89.
- Zvereva E I and Kozlov M v 2004 Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution *Journal of Ecology* **92** 288-96.

ANNEXE A

VARIABILITÉ DU PATRON OBSERVÉ POUR LE RECOUVREMENT ET LA PRODUCTIVITÉ DES ESPÈCES À PETITS FRUITS EN FONCTION DES COMPOSANTES ENVIRONNEMENTALES ET ARBUSTIVES ÉTUDIÉES

Afin d'évaluer si les patrons observés pour la productivité et le recouvrement varient en fonction des caractéristiques environnementales et arbustive du site, un test de Friedman à deux facteurs (Friedman 1937, Hollander & Wolfe 1999) suivi d'un test post-hoc de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson (Package NSM3 sous l'environnement R avec 2500 itérations de Monte Carlo; Hollander and Wolfe 1999, Schneider *et al.* 2016) ont été utilisés. Ceux-ci ont été réalisés en séparant les données par le type de sol (sable, minéral, organique, argileux), l'humidité du substrat (sec, mésique et humide), la pente ($^{\circ}$; 1 : 0-5, 2 : 5-10, 3 : > 10), l'orientation (Nord, sud, est, ouest) ainsi que le recouvrement (%; 1 : 26-50, 2 : 51-75, 3 : 76-100) et la hauteur (cm; 1 : 5-25, 2 : 26-50, 3 : 51-100, 4 : > 100) des arbustes érigés dans la condition fermée (moyenne P1 et P2).

Malgré quelques petites différences, les tendances globales observées (recouvrement et productivité) pour chaque espèce variaient peu à travers la variabilité environnementale étudiée : le type de sol (sable, minéral, organique, argileux), l'humidité du substrat (sec, mésique et humide), l'angle et l'orientation de la pente ainsi que les caractéristiques arbustives (recouvrement et hauteur). La diminution de la productivité et du recouvrement sous arbustes érigés persistait pour *E. nigrum* et *V. uliginosum*, à l'exception des sites en sol sec ou ayant une strate arbustive inférieur à 25 cm de hauteur. Dans ces situations, le couvert d'*E. nigrum* variait peu le long du gradient étudié (8.4 - 12.2 %; 8.4 - 16.0 %). Pour la majorité des conditions étudiées, la productivité et le recouvrement de *V. vitis-idaea* étaient stables (0 - 3.7 g/m²; 1 - 11.5 %) ou démontraient une augmentation en marge arbustive (P2; + 0.6 ± 0.2 g/m²; + 2.6 ± 0.6 %) comparativement aux trois autres conditions (P1, 3 - 4). Par rapport au milieu ouvert (P4), une diminution au centre de l'arbuste (P1) a été décelée pour le couvert et la productivité

de *V. vitis-idaea* lorsque la pente générale du site se trouvait entre 5° et 10° (- 2.6 g/m²; - 7.0 %), pour son couvert lorsque la hauteur de strate arbustive était entre 51 et 100 cm (- 1.6 %) ainsi que pour sa productivité en présence d'un recouvrement arbustif entre 51 et 75% (- 2.5 g/m²).

Tableau A1 : Moyenne et écart type du recouvrement (%) des trois espèces à petits fruits par catégorie environnementale et arbustive selon les quatre positions (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert). Les lettres représentent les différences significatives (test post-hoc de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson; $p < 0,05$; $ddl = 3$) entre les traitements. L'absence de lettre signifie que le test de Friedman n'était pas significatif ($p > 0,05$).

Catégorie	Position	<i>E. nigrum</i> (%)		<i>V. uliginosum</i> (%)		<i>V. vitis-idaea</i> (%)		
		\bar{x}	Sd	\bar{x}	sd	\bar{x}	Sd	
Humidité du sol								
Humide n = 58	1	7.47	15.46	a	10.79	12.40	a	
	2	12.16	20.97	ab	22.38	20.21	b	
	3	14.86	23.60	b	29.38	24.04	b	
	4	13.22	20.25	b	27.02	23.96	b	
Mésique n = 278	1	5.90	15.53	a	4.23	9.77	a	
	2	14.95	26.98	b	7.89	12.46	b	
	3	19.15	31.06	c	12.48	18.15	c	
	4	16.44	28.39	b	10.76	16.57	bc	
Sec n = 52	1	8.37	23.40	ab	2.33	9.20		
	2	12.21	24.30	a	2.60	8.99		
	3	11.25	26.14	ab	5.19	13.02		
	4	8.96	23.64	b	8.27	19.12		
Hauteur (cm)								
1 (5 - 25) n = 21	1	9.29	20.93	ab	6.29	10.78	ab	
	2	15.95	30.27	ac	11.00	16.97	ac	
	3	12.86	24.73	c	16.24	22.60	c	
	4	8.43	22.46	bc	14.29	22.32	bc	
2 (26 - 50) n = 212	1	6.00	15.57	a	5.72	11.62	a	
	2	13.72	26.07	b	9.60	15.21	b	
	3	15.74	27.88	b	13.08	18.80	c	
	4	13.65	25.64	b	12.44	18.39	c	
3 (51 - 100)	1	5.84	17.25	a	3.48	8.69	a	
						6.70	9.83	a

Catégorie	Position	<i>E. nigrum</i> (%)		<i>V. uliginosum</i> (%)		<i>V. vitis-idaea</i> (%)	
		\bar{x}	Sd	\bar{x}	sd	\bar{x}	Sd
n = 129	2	13.23	24.70	ab	7.86	12.86	b
	3	18.16	31.07	b	14.03	20.24	b
	4	15.50	27.95	b	12.33	19.67	b
4 (> 100)	1	11.04	19.81	a	4.92	6.63	a
n = 26	2	21.00	25.46	ab	13.31	16.40	ab
	3	31.58	35.06	b	20.00	22.63	b
	4	28.15	30.49	b	17.69	19.81	ab
Recouvrement (%)							
1 (25 - 50)	1	2.50	6.60		4.14	6.79	
n = 28	2	9.64	18.66		11.32	15.74	
	3	14.64	29.25		16.43	20.81	
	4	14.54	28.55		11.00	18.15	
2 (51 - 75)	1	6.14	15.77	a	3.08	7.79	a
n = 125	2	14.26	25.18	b	7.13	12.93	ab
	3	18.62	28.65	b	12.28	17.39	c
	4	17.59	28.23	b	12.75	19.41	bc
3 (76 - 100)	1	7.11	18.04	a	6.05	11.79	a
n = 235	2	14.66	26.86	b	10.29	15.32	b
	3	17.16	30.07	b	14.67	20.82	c
	4	13.60	25.79	b	13.13	19.13	c
Orientation							
Est	1	8.03	19.02	a	5.45	12.25	a
n = 98	2	16.49	26.87	bc	9.16	14.99	ab
	3	20.93	31.02	b	13.30	19.23	b
	4	15.62	26.38	ac	12.88	20.44	b
Nord	1	4.63	13.98	a	3.76	9.38	a
n = 89	2	12.65	24.32	b	9.39	15.44	bc
	3	13.67	25.64	b	15.64	21.59	b
	4	14.18	25.60	b	14.03	20.49	c
Ouest	1	8.23	18.02	a	6.02	11.07	a
n = 98	2	16.60	28.41	ac	9.89	14.55	b
	3	20.84	32.69	bc	14.39	19.36	c
	4	16.97	29.13	ac	12.01	16.24	ab
Sud	1	4.86	15.26	a	4.50	8.62	a
n = 103	2	10.94	23.17	b	8.96	13.96	b

Catégorie	Position	<i>E. nigrum</i> (%)		<i>V. uliginosum</i> (%)		<i>V. vitis-idaea</i> (%)	
		\bar{x}	Sd	\bar{x}	sd	\bar{x}	Sd
	3	14.18	27.55	b	12.99	19.20	b
	4	13.07	26.10	b	12.62	19.32	b
Sol sur roc							
Non n = 348	1	5.71	15.99	a	4.58	10.21	a
	2	12.78	25.35	b	8.92	14.48	ab
	3	15.17	28.68	b	13.64	19.91	b
	4	13.38	26.60	b	12.55	19.30	b
Oui n = 40	1	13.00	21.51	a	8.18	11.77	a
	2	26.25	26.79	b	13.05	15.92	b
	3	37.30	29.53	c	17.43	18.42	c
	4	28.65	24.73	bc	15.48	17.39	c
Pente (°)							
1 (0 - 5) n = 360	1	6.20	16.33	a	5.00	10.61	a
	2	13.29	25.37	b	9.53	14.78	b
	3	16.36	28.88	c	14.13	19.70	c
	4	14.05	26.44	bc	12.78	19.24	c
2 (5 - 10) n = 22	1	12.05	23.89	a	5.00	8.45	
	2	27.09	30.53	b	6.82	14.19	
	3	28.95	31.38	b	10.95	18.66	
	4	23.64	24.70	ab	12.55	18.79	
3 (> 10) n = 6	1	1.67	4.08	a	2.00	3.95	a
	2	19.17	22.89	ab	7.50	8.80	ab
	3	40.83	44.99	b	19.17	29.05	ab
	4	37.50	42.63	ab	18.33	13.29	b
Texture du sol							
Argile n = 12	1	3.33	8.62		17.50	17.65	
	2	8.33	17.36		25.83	17.56	
	3	8.33	16.56		24.58	24.16	
	4	4.17	7.64		21.42	23.11	
Minéral n = 204	1	3.46	11.06	a	2.35	5.72	a
	2	10.28	23.34	b	5.69	10.82	b
	3	13.50	26.58	c	9.98	17.28	c
	4	12.61	25.75	bc	8.47	15.26	bc
Organique n = 99	1	10.07	19.41	a	10.75	14.04	a
	2	22.39	29.20	b	19.24	18.14	b
	3	28.66	33.88	c	25.73	21.75	c

Catégorie	Position	<i>E. nigrum</i> (%)		<i>V. uliginosum</i> (%)		<i>V. vitis-idaea</i> (%)	
		\bar{x}	Sd	\bar{x}	sd	\bar{x}	Sd
Sable n = 73	4	24.13	29.33	bc	24.11	21.49	c
	1	10.48	24.05		2.30	8.77	a
	2	14.82	26.28		3.44	8.81	ab
	3	14.79	29.09		7.74	15.23	b
	4	10.84	25.33		8.45	18.32	b

Tableau A2 : Moyenne et écart type de la productivité (g/m^2) des trois espèces à petits fruits par catégories environnementales et arbustives selon les quatre positions. Les lettres représentent les différences significatives (test post-hoc de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson; $p < 0,05$; $\text{ddl} = 3$) entre les traitements. L'absence de lettre signifie que le test de Friedman n'était pas significatif.

Catégorie	Positions	<i>E. nigrum</i> (g/m^2)		<i>V. uliginosum</i> (g/m^2)		<i>V. vitis-idaea</i> (g/m^2)	
		\bar{x}	sd	\bar{x}	sd	\bar{x}	sd
Humidité du sol							
Humide n = 49	1	0.21	0.83	1.64	5.74 a	0.26	1.22
	2	1.18	3.47	4.14	8.13 b	0.39	1.49
	3	3.46	11.74	8.04	13.89 c	0.38	1.41
	4	1.67	7.34	6.76	11.37 bc	0.71	3.43
Mésique n = 240	1	0.14	0.82 a	0.27	1.45 a	0.74	3.43 a
	2	0.63	2.39 b	0.88	3.26 b	1.37	3.58 b
	3	4.88	17.23 c	2.95	9.73 c	0.64	2.08 a
	4	5.90	20.51 c	2.55	7.67 c	0.63	2.31 a
Sec n = 41	1	0.14	0.74	0.01	0.04 a	0.14	0.47
	2	0.57	2.90	0.04	0.27 a	0.92	2.78
	3	2.57	7.86	3.50	16.32 ab	1.50	4.16
	4	1.38	5.22	9.64	40.29 b	1.65	4.98
Hauteur (cm)							
1 (5 - 25) n = 17	1	0.13	0.45 ab	0.52	1.48	0.49	1.52
	2	1.36	4.53 ab	1.72	3.61	0.87	1.84
	3	5.45	15.87 b	2.66	5.93	1.44	3.48
	4	2.52	9.86 a	2.61	5.58	2.09	5.95
2 (26 - 50) n = 175	1	0.09	0.58 a	0.58	3.26 a	0.71	3.71 a
	2	0.66	2.17 b	1.39	4.35 b	1.12	2.96 b
	3	3.92	14.93 c	3.16	8.76 c	0.71	2.35 a
	4	5.40	21.33 bc	3.17	9.34 c	0.84	3.26 a
3 (51 - 100) n = 112	1	0.22	1.10 a	0.23	1.50 a	0.55	2.06 a
	2	0.80	3.17 a	1.14	4.87 b	1.49	4.12 b
	3	3.62	13.22 b	4.50	15.20 bc	0.68	2.44 b
	4	3.35	11.99 b	4.83	23.71 c	0.47	1.37 b
4 (> 100) n = 26	1	0.21	0.90 a	0.30	0.98 a	0.00	0.00
	2	0.18	0.61 a	0.63	1.74 ab	0.28	0.95
	3	10.02	26.20 ab	5.46	12.39 b	0.37	0.99
	4	7.34	18.16 b	7.63	18.69 b	0.67	2.85
Recouvrement (%)							
1 (25 - 50)	1	0.05	0.24	0.20	0.89	0.32	1.30

Catégorie	Positions	<i>E. nigrum</i> (g/m ²)		<i>V. uliginosum</i> (g/m ²)		<i>V. vitis-idaea</i> (g/m ²)	
		\bar{x}	sd	\bar{x}	sd	\bar{x}	sd
n = 21	2	0.89	2.10	0.61	1.28	1.35	3.67
	3	2.63	6.93	4.41	8.80	1.39	3.73
	4	3.94	10.69	4.12	8.58	1.90	5.50
2 (51 - 75)	1	0.10	0.60 a	0.37	2.95 a	0.30	1.01 a
n = 107	2	0.48	1.56 ab	1.08	4.07 ab	1.36	3.63 b
	3	3.13	8.80 c	3.91	13.24 bc	0.75	2.64 b
	4	3.20	11.43 bc	4.91	24.38 c	0.95	3.51 b
3 (76 - 100)	1	0.18	0.94 a	0.50	2.47 a	0.77	3.70 ac
n = 202	2	0.81	3.10 b	1.43	4.69 b	1.05	3.03 c
	3	5.22	18.76 c	3.64	10.80 c	0.62	2.03 a
	4	5.59	21.03 c	3.59	10.64 c	0.55	2.13 a
Orientation							
Est	1	0.19	0.88 a	0.61	3.21 a	0.67	2.22
n = 87	2	0.62	1.85 a	0.96	2.80 ab	1.28	3.42
	3	7.30	19.83 b	2.48	7.01 b	0.79	2.42
	4	7.87	26.95 b	3.29	10.53 b	0.58	1.85
Nord	1	0.04	0.23 a	0.27	1.20 a	0.33	1.28 a
n = 80	2	0.27	0.85 a	2.36	7.26 b	1.39	3.78 b
	3	3.23	15.84 b	5.42	13.71 b	0.92	3.04 ab
	4	4.54	16.11 b	5.16	12.68 b	1.08	4.25 ab
Ouest	1	0.33	1.33 a	0.46	1.90 a	0.37	1.44 a
n = 78	2	1.18	3.96 ab	1.19	3.38 ab	1.18	3.19 b
	3	4.95	16.96 b	3.49	10.29 b	0.74	2.29 ab
	4	3.79	13.63 ab	2.59	6.03 b	1.19	3.65 ab
Sud	1	0.03	0.26 a	0.40	3.25 a	0.97	5.09
n = 85	2	0.77	2.88 ab	0.60	2.08 a	0.84	2.66
	3	1.94	6.10 b	3.81	13.80 b	0.41	1.56
	4	2.48	9.01 b	5.14	27.15 b	0.26	0.88
Sol sur roc							
Non	1	0.14	0.81 a	0.42	2.58 a	0.65	3.14 a
n = 294	2	0.72	2.76 a	1.25	4.49 b	1.17	3.21 a
	3	4.11	15.52 b	4.01	12.13 c	0.74	2.39 a
	4	4.26	17.81 b	4.14	17.16 c	0.77	3.00 a
Oui	1	0.19	0.87 a	0.56	2.48 a	0.10	0.44 a
n = 36	2	0.61	1.31 a	1.34	3.02 ab	1.20	3.78 b
	3	6.61	16.51 b	1.87	3.25 bc	0.46	2.28 a

Catégorie	Positions	<i>E. nigrum</i> (g/m ²)		<i>V. uliginosum</i> (g/m ²)		<i>V. vitis-idaea</i> (g/m ²)	
		\bar{x}	sd	\bar{x}	sd	\bar{x}	sd
	4	8.36	18.50	b	3.33	5.50	c
Pente (°)							
1 (0 - 5)	1	0.15	0.84	a	0.44	2.62	a
n = 306	2	0.73	2.73	a	1.34	4.50	b
	3	4.28	15.88	b	3.82	11.40	c
	4	4.38	17.68	b	4.20	16.86	c
2 (5 - 10)	1	0.09	0.26	a	0.46	2.06	a
n = 20	2	0.52	0.95	ab	0.34	1.21	ab
	3	6.10	13.04	bc	3.79	14.38	abc
	4	10.05	22.28	c	2.56	5.47	c
3 (> 10)	1	0.00	0.00		0.00	0.00	
n = 4	2	0.16	0.33		0.11	0.23	
	3	3.00	6.00		0.15	0.30	
	4	2.93	5.20		0.75	0.87	
Texture du sol							
Argile	1	0.00	0.00		1.19	2.54	
n = 12	2	0.68	2.35		4.37	6.31	
	3	4.45	13.86		3.58	7.20	
	4	0.03	0.10		2.31	5.26	
Minéral	1	0.06	0.43	a	0.11	1.13	a
n = 176	2	0.51	2.50	a	0.69	3.32	b
	3	3.53	15.35	b	2.24	7.36	c
	4	5.62	21.65	b	1.97	7.83	c
Organique	1	0.19	0.83	a	1.24	4.52	a
n = 88	2	1.05	2.79	ac	2.70	6.27	b
	3	6.77	19.45	b	5.96	12.02	c
	4	5.58	15.58	bc	6.16	9.81	c
Sable	1	0.40	1.50	a	0.05	0.32	a
n = 54	2	0.80	2.86	a	0.10	0.42	ab
	3	3.24	7.98	b	5.26	19.44	b
	4	1.37	4.85	ab	7.81	35.29	b

ANNEXE B

RÉSULTATS DES TESTS DE CHI-CARRÉ ET DES TESTS À POSTERIORI DE CHI CARRÉ SUR L'OCCURRENCE DES ESPÈCES À PETITS FRUITS DANS LES QUATRES POSITIONS ÉTUDIÉES À UMIUJAQ (NUNAVIK)

Tableau B1 : Nombre d'occurrence des espèces à petits fruits (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea*) dans des quadrats (70 cm x 70 cm) et résultats des tests de chi carré entre les positions (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert) échantillonnées en 2015 à Umiujaq, Nunavik. « Vide » représente les quadrats sans aucune espèce à petits fruits; « Plant » les parcelles avec l'espèce d'intérêt en croissance végétative (avec ou sans fruit); et « Fruit » où les plants produisent des fruits, n = 352, α = 0.05.

		Sous arbuste	Marge intérieure	Marge extérieure	Milieu ouvert	χ^2	Valeur de p
Vide		51	20	25	27	20.409	< 0.001
<i>Empetrum nigrum</i>	Plant	92	118	130	131	12.618	0.006
	Fruit	43	81	114	110	49.315	< 0.001
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Plant	127	168	182	182	23.171	< 0.001
	Fruit	71	140	163	160	66.624	< 0.001
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Plant	250	265	259	245	3.421	0.331
	Fruit	104	162	133	128	20.631	< 0.001

Tableau B2 : Résultats des tests a posteriori de chi carré paire entre les positions (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert) échantillonnées en 2015 à Umiujaq, Nunavik. « Vide » représente les quadrats sans aucune espèce à petits fruits; « Plant » les parcelles avec l'espèce d'intérêt en croissance végétative (avec ou sans fruit); et « Fruit » celles où les plants produisent des fruits. La valeur critique est ajustée pour des comparaisons multiples $\alpha = 0.05/6 = 0,008$. Les résultats significatifs sont en gras. $n = 352$.

Vide		<i>Empetrum nigrum</i>				<i>Vaccinium uliginosum</i>				<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		
		Plant		Fruit		Plant		Fruit		Fruit		
		χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	
1-2	14.098	0.0002	4.241	0.0395	13.401	0.0003	9.336	0.0022	31.294	< 0.0001	19.632	< 0.0001
1-3	9.219	0.0024	9.007	0.0027	40.168	< 0.0001	16.819	< 0.0001	53.008	< 0.0001	4.987	0.0255
1-4	7.627	0.0057	9.477	0.0021	36.376	< 0.0001	16.819	< 0.0001	49.896	< 0.0001	3.401	0.0652
2-3	0.380	0.5377	0.753	0.3854	7.263	0.007	0.960	0.3271	2.804	0.0940	4.574	0.0325
2-4	0.821	0.3650	0.895	0.3442	5.633	0.0176	0.960	0.3271	2.097	0.1476	6.386	0.0115
3-4	0.021	0.8854	0.006	0.9378	0.059	0.8082	0	1	0.023	0.8798	0.097	0.7549

ANNEXE C

RÉSULTATS DES TESTS DE FRIEDMAN ET DES TESTS À POSTERIORI DE WILCOXON, NEMENYI, MCDONALD-THOMPSON COMPARANT LA VARIANCE DU RECOUVREMENT ET DE LA PRODUCTIVITÉ DES ESPÈCES À PETITS FRUITS À UMIUJAQ, NUNAVIK

Tableau C1 : Résultats des tests de Friedman comparant la variance du recouvrement ($n = 352$) et de la productivité ($n = 299$) de chaque espèce à petits fruits à travers les quatre positions (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert). Les résultats de *V. vitis-idaea* sont également séparés en fonction des habitats à dominance lichénique et sans lichen ($\alpha = 0,05$; $ddl = 3$).

Espèce	Recouvrement		Productivité	
	χ^2	p	χ^2	p
<i>Empetrum nigrum</i>	69.32	< 0.0001	38.56	< 0.0001
<i>Vaccinium uliginosum</i>	121.04	< 0.0001	98.42	< 0.0001
<i>Vaccinium vitis-ideae</i>	32.93	< 0.0001	19.58	0.0002
Lichen	27.92	< 0.0001	15.52	0.001
Sans lichen	19.15	0.0003	19.37	0.0002

Tableau C2 : Résultats des tests a posteriori de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson pour le recouvrement (%; n = 352) et la productivité (g/m²; n = 299) entre les quatre positions (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert) au sein de chaque espèce. Les résultats significatifs sont en gras. $\alpha = 0,05$, ddl = 3.

<i>Empetrum nigrum</i>				<i>Vaccinium uliginosum</i>				<i>Vaccinium vitis-idaea</i>					
Plant		Fruit		Plant		Fruit		Plant		Fruit			
	R		p		R		p		R		p		
1-2	112	< 0.0001		34.5	0.14	137	< 0.0001	83.5	< 0.0001	149.5	< 0.0001	78	< 0.0001
1-3	180.5	< 0.0001		115	< 0.0001	256	< 0.0001	167.5	< 0.0001	35	0.5892	32.5	0.2724
1-4	127.5	< 0.0001		100.5	< 0.0001	217	< 0.0001	163	< 0.0001	37.5	0.5300	41.5	0.096
2-3	68.5	0.01		80.5	< 0.0001	119	< 0.0001	84	< 0.0001	114.5	0.0004	45.5	0.0532
2-4	15.5	0.9044		66	0.0004	80	0.0060	79.5	0.0004	112	0.0004	36.5	0.1812
3-4	53	0.0868		14.5	0.8156	39	0.43	4.5	0.995	2.5	0.9996	9	0.9584

Tableau C3 : Résultats des tests a posteriori de Wilcoxon, Nemenyi, McDonald-Thompson pour le recouvrement (%) et la productivité (g/m²) de *V. vitis-idaea* entre les quatre positions (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert) dans les milieux à dominance lichénique et sans lichen. Les résultats significatifs sont en gras. $\alpha = 0,05$, ddl = 3.

<i>Lichen</i>				<i>Sans lichen</i>			
Plant (n = 100)		Fruit (n = 87)		Plant (n = 252)		Fruit (n = 212)	
	R		p		R		p
1-2	49	0.0076		25	0.0836	100.5	0
1-3	14	0.8104		2	0.998	49	0.1584
1-4	25	0.366		15	0.4916	62.5	0.0376
2-3	63	0		27	0.0496	51.5	0.1272
2-4	74	0		40	0.0008	38	0.3688
3-4	11	0.9016		13	0.6128	13.5	0.9456

ANNEXE D

EFFET DE L'AUGMENTATION EN HAUTEUR ET DE LA DENSIFICATION DE LA STRATE ARBUSTIVE ÉRIGÉE SUR LE RECOUVREMENT ET LA PRODUCTIVITÉ DES ESPÈCES À PETITS FRUITS

Suite à l'observation d'une diminution de productivité sous arbuste (Chapitre II), l'effet de la densification et de l'augmentation en hauteur des arbustes érigés sur la performance des petits fruits a été évalué. Il n'y avait pas de relation observable tant pour le recouvrement que pour la productivité des espèces à petits fruits en fonction de ces deux variables (Fig. E1-2). Au niveau de la hauteur de la strate arbustive érigée, les espèces à petits fruits étaient présentes en plant, mais ne produisaient plus de fruits après un certain seuil (*E. nigrum* : 100 cm; *V. uliginosum* : 120 cm; *V. vitis-idaea* : 100 cm). Par contre, très peu de quadrats (P1-2) étaient aux dessus de ces seuils soit entre 12 et 26.

D'autre part, en séparant la hauteur et le recouvrement en classes (Annexe A), le couvert d'*E. nigrum* variait peu le long du gradient étudié dans des sites ayant une strate arbustive inférieur à 25 cm de hauteur (8.4 - 16.0 %), mais ceux-ci ne représentaient qu'une infime partie du paysage arbustif étudié (n = 21; 6%). Pour *V. vitis-idaea* une diminution au centre de l'arbuste (P1) a été décelée par rapport au milieu ouvert (P4), pour son couvert lorsque la hauteur de la strate arbustive était entre 51 et 100 cm (n = 129; - 1.6 %) ainsi que pour sa productivité en présence d'un recouvrement arbustif entre 51 et 75 % (n = 125; - 2.5 g/m²). Cette diminution était attribuable au patron dans les milieux où la strate au sol n'est pas dominée par le lichen (Chapitre II, Fig. 5), car la majeure partie de ces sites étaient dans ce type milieu (respectivement : 68 % et 70 %).

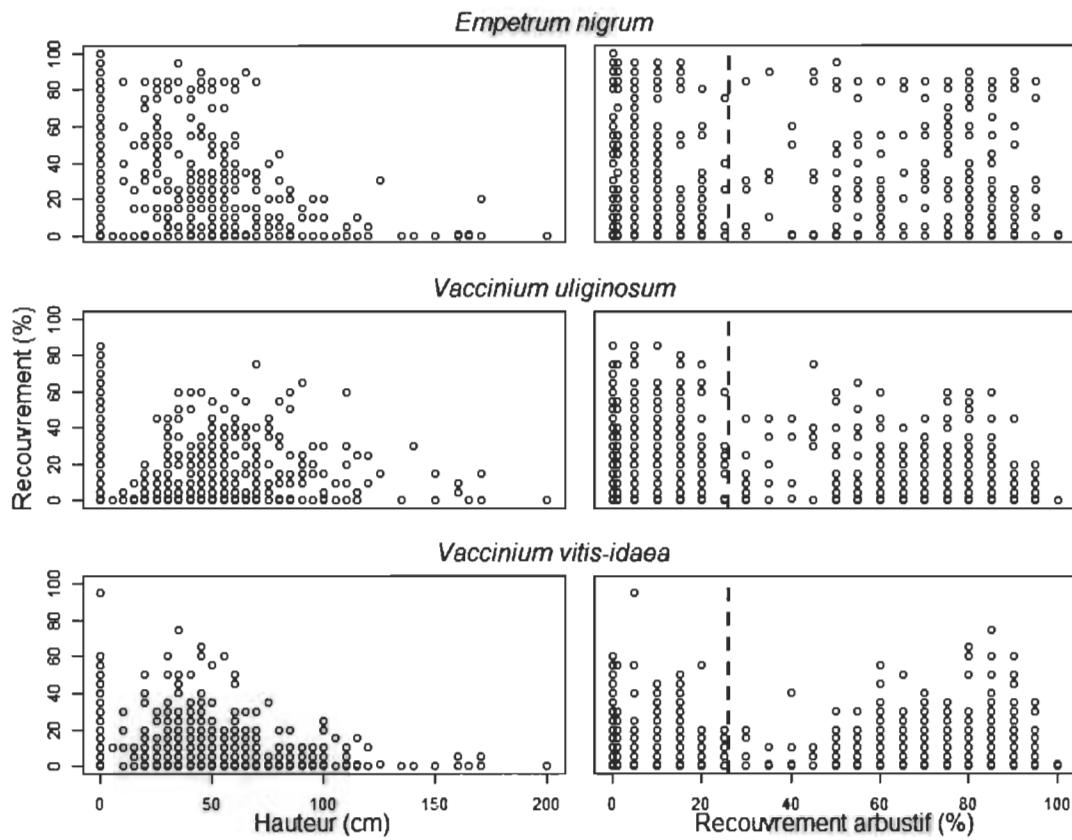


Figure D1 Recouvrement (%) des trois espèces à petits fruits en fonction de la hauteur (cm) et du recouvrement arbustif érigé (%). La droite pointillée représente la limite entre les milieux ouverts (P3-4) et fermés (P1-2) pour le recouvrement arbustif. Pour la hauteur arbustive, les valeurs zéro représentent les milieux ouverts (P3-4). n = 1408.

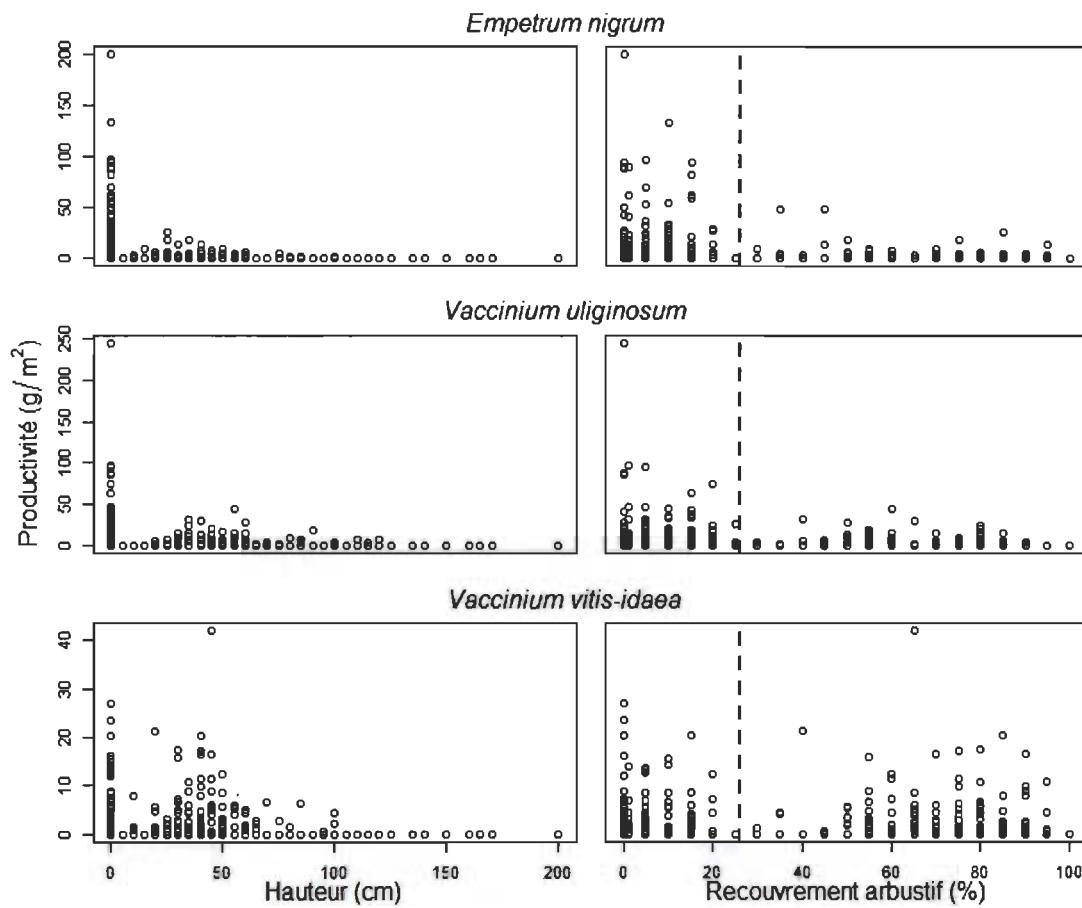


Figure D2 Productivité (g/m^2) des trois espèces à petits fruits en fonction de la hauteur (cm) et du recouvrement arbustif érigé (%). La droite pointillée représente la limite entre les milieux ouverts (P3-4) et fermés (P1-2) pour le recouvrement arbustif. Pour la hauteur arbustive, les valeurs zéro représentent les milieux ouverts (P3-4). $n = 1408$.

ANNEXE E

OCCURRENCE ET COOCCURRENCES DES ESPÈCES À PETITS FRUITS À UMIUJAQ, NUNAVIK

Cette annexe présente des données relatives à l'absence, l'occurrence et la cooccurrence (%) des trois espèces à petits fruits (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea*) en plant (avec ou sans fruit) et produisant des fruits, par site ainsi qu'à travers les quatre positions (sous un arbuste, marge intérieure, marge extérieure et milieu ouvert) échantillonnées à chacun de ces sites à Umiujaq (Nunavik) en été 2015.

Tableau E1 : Occurrence (%) des trois espèces à petits fruits (Plant) et produisant des fruits (en fruit) ainsi que la proportion (%) des plants en fruit par site (n = 402) et par position (sous arbuste (n = 363), en marge du couvert arbustif (intérieure (n = 402) et extérieure (n = 388) et en milieu ouvert (n = 402)).

	<i>E. nigrum</i> (%)	<i>V. uliginosum</i> (%)	<i>V. vitis-idaea</i> (%)
Plant			
Par site	47	60	80
4 positions (moyenne)	34	46	72
Sous couvert	26	36	69
Marge intérieure	34	47	75
Marge extérieure	37	50	75
Milieu ouvert	38	51	69
En fruit			
Par site	40	55	60
4 positions (moyenne)	25	37	37
Sous couvert	12	20	29
Marge intérieure	24	38	47
Marge extérieure	33	45	38
Milieu ouvert	31	45	35
Proportion en fruit			
Par site	86	92	75
4 positions (moyenne)	74	81	52
Sous couvert	46	56	42
Marge intérieure	70	82	62
Marge extérieure	88	90	51
Milieu ouvert	83	88	51

Tableau E2 : Absence (%), occurrence d'une seule espèce (%) et cooccurrence (%) des trois espèces à petits fruits en plant (avec ou sans fruits) et en fruit par position (sous arbuste (n = 363), en marge du couvert arbustif (intérieure (n = 402) et extérieure (n = 388) et en milieu ouvert (n = 402)).

	Aucune	E seul	V seul	U seul	E-U	E-V	V-U	E-V-U
Plant								
Par site	3	2	29	6	9	6	15	30
4 positions (moyenne)	9	3	35	9	8	7	13	16
Sous couvert	17	2	38	8	5	8	12	11
Marge intérieure	7	3	36	9	7	8	15	16
Marge extérieure	6	2	34	8	9	7	15	19
Milieu ouvert	7	3	32	10	11	6	12	18
Fruit								
Par site	10	4	26	12	14	4	12	17
4 positions (moyenne)	32	6	21	15	10	4	7	6
Sous couvert	53	4	21	10	4	2	4	2
Marge intérieure	25	5	26	15	8	5	10	5
Marge extérieure	25	7	19	16	13	4	7	8
Milieu ouvert	28	6	17	17	13	4	6	8

* E : *Empetrum nigrum*; U : *Vaccinium uliginosum*; V : *Vaccinium vitis-idaea*.

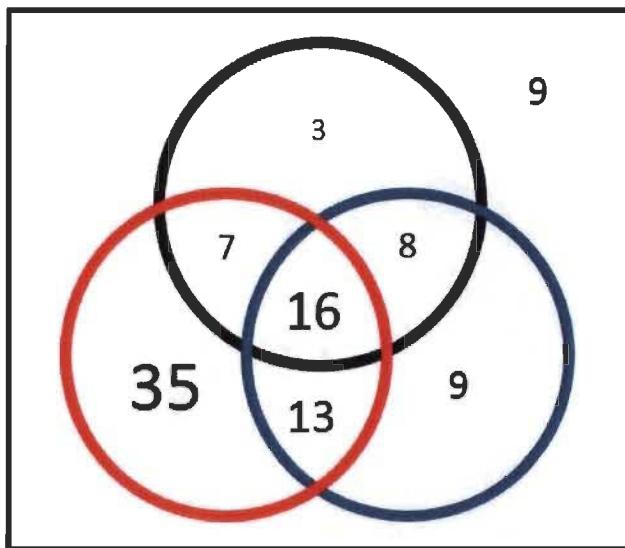


Figure E1 Cooccurrence moyenne des quatre positions pour les trois espèces à petits fruits (Noir : *Empetrum nigrum*; bleu : *Vaccinium uliginosum*; rouge : *Vaccinium vitis-idaea*) en plant (avec ou sans fruit).

ANNEXE F

COMPARAISON DE LA PRODUCTIVITÉ PAR COUVERT DES ESPÈCES À PETITS FRUITS ENTRE LES QUATRE POSITIONS À UMIUJAQ, NUNAVIK

Cette annexe présente les relations entre la productivité et le couvert des trois espèces à petits fruits entre les quatre positions étudiées (Fig. G1, Tableau G1; 1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert). Seulement les sites où les fruits ont été récoltés ont été utilisés dans cette analyse ($n = 299$).

La position a un effet sur la relation entre la productivité et le couvert des trois espèces à petits fruits (ANCOVA; $p < 0.05$; Tableau G2). Pour *Empetrum nigrum* et *Vaccinium uliginosum*, visuellement les milieux ouverts se distinguent des milieux fermés. Cependant seules les relations entre les positions 1-4, 2-3 et 2-4 diffèrent significativement pour *E. nigrum* ($p < 0.05$) et 2-4 divergent légèrement pour *V. uliginosum* (Tableau G3; $p = 0.07$, Post hoc tukey HSD – comparaison multiple). Dans le cas de *Vaccinium vitis-idaea*, toutes les relations se confondent (Tableau G3; $p > 0.05$).

Le couvert arbustif semble donc avoir un impact sur la productivité d'*E. nigrum* et de *V. uliginosum*, car à couvert égal, la productivité est moindre sous arbuste.

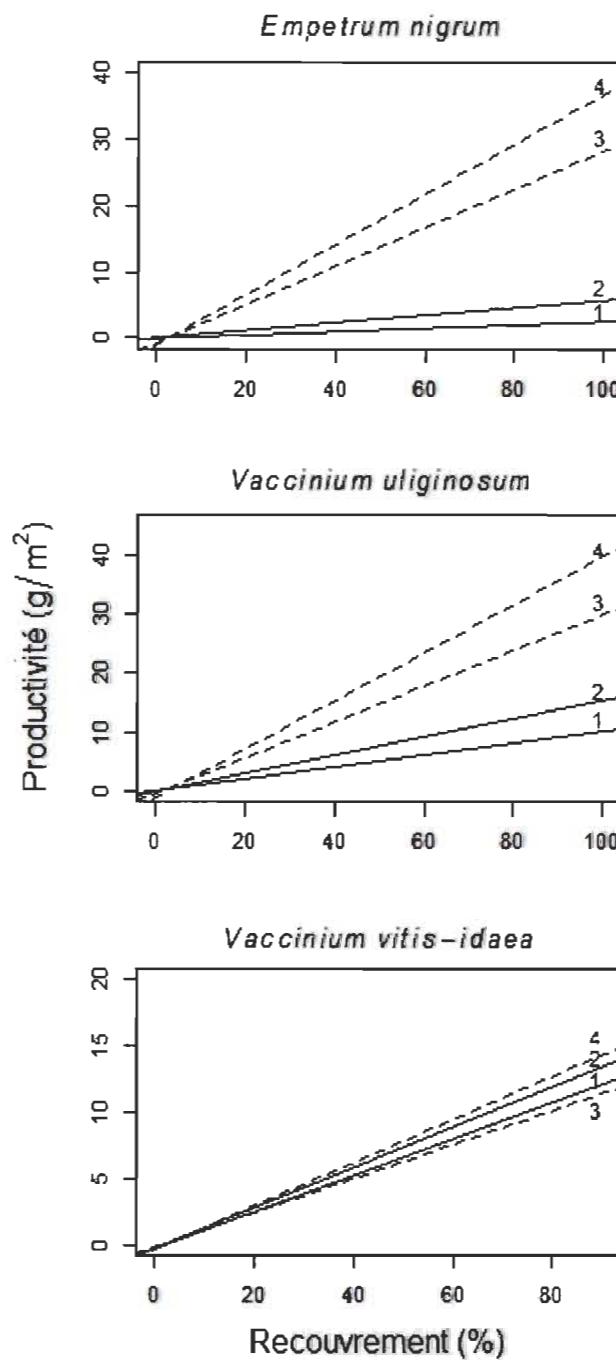


Figure F1 Relation entre la productivité (g/m^2) et le couvert (%) des espèces à petits fruits (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea*) par position (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert). Les lignes pointillées représentent les milieux ouverts (3 et 4) tandis que celles pleines désignent les milieux fermés (1 et 2). $n = 299$.

Tableau F1 : Résumé des régressions entre la productivité (g/m^2) et le recouvrement (%) de chaque espèce (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea*) par position (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert). $n = 299$.

	Pente		ordonnée		R^2	p
	\bar{x}	sd	\bar{x}	sd		
<i>E. nigrum</i>						
1	0.024	0.003	0.005	0.043	0.208	< 0.001
2	0.058	0.005	-0.079	0.137	0.310	< 0.001
3	0.290	0.024	-0.746	0.832	0.309	< 0.001
4	0.377	0.030	-0.990	0.925	0.329	< 0.001
<i>V. uliginosum</i>						
1	0.102	0.012	-0.062	0.142	0.172	< 0.001
2	0.150	0.014	-0.157	0.242	0.271	< 0.001
3	0.277	0.029	0.257	0.674	0.215	< 0.001
4	0.407	0.041	-1.104	0.944	0.231	< 0.001
<i>V. vitis-idaea</i>						
1	0.137	0.016	-0.264	0.181	0.174	< 0.001
2	0.152	0.013	-0.248	0.196	0.286	< 0.001
3	0.128	0.012	-0.178	0.138	0.2675	< 0.001
4	0.163	0.012	-0.421	0.153	0.377	< 0.001

* p = valeur de p sur la pente.

Tableau F2 : Analyse de covariance (ANCOVA) de la productivité en fruits (g/m²) en fonction du couvert (%) pour chaque espèce à petits fruits (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea*) et par position (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert). n = 1320; α = 0.05.

	df	SS	MS	F	P
<i>E. nigrum</i>					
Plant (E)	1	47259	47259	484.4	< 0.001
Position (P)	3	2590	863	8.9	< 0.001
E x P	3	16077	5359	54.9	< 0.001
Résidus	1312	127995	98		
<i>V. uliginosum</i>					
Plant (U)	1	32268	32268	401.4	< 0.001
Position (P)	3	612	204	2.5	0.055
U x P	3	4241	1414	17.6	< 0.001
Résidus	1312	105468	80		
<i>V. vitis-idaea</i>					
Plant (V)	1	3123	3124	508	< 0.001
Position (P)	3	3	1	0.2	0.9225
V x P	3	26.1	9	1	0.2359
Résidus	1312	8065	6		

Tableau F3 : Résultats du test post hoc de Tukey pour des comparaisons multiples évaluant les régressions de la productivité en fruits (g/m^2) en fonction du couvert (%) pour chaque espèce à petits fruits (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium vitis-idaea*) entre les positions (1 : sous un arbuste, 2 : marge intérieure, 3 : marge extérieure et 4 : milieu ouvert).

<i>Empetrum nigrum</i>					<i>Vaccinium uliginosum</i>			
	mean	SD	T	<i>p</i>	mean	SD	T	<i>P</i>
1-2	-1.04	0.72	-1.44	0.473	-0.37	0.62	-0.59	0.934
1-3	1.44	0.72	2.00	0.188	0.62	0.63	0.98	0.762
1-4	2.21	0.72	3.08	0.011	1.15	0.63	1.82	0.266
2-3	2.48	0.71	3.47	0.003	0.99	0.62	1.59	0.387
2-4	3.25	0.71	4.56	< 0.001	1.52	0.62	2.43	0.071
3-4	0.77	0.71	1.08	0.702	0.53	0.62	0.85	0.832

ANNEXE G

COMPARAISON DE LA PRODUCTIVITÉ EN PETITS FRUITS ENTRE LES ANNÉES 2014 ET 2015

Dans cette annexe la productivité des petits fruits (g/m^2) en 2014 et 2015 est comparée sur 26 sites déjà établis lors du projet de maîtrise de Marilie Trudel, donc cette analyse comprend seulement des sites où les arbustes érigés sont présents avec un couvert moyen minimal de 10 % et aucun site très productif en canneberge (*Vaccinium vitis-idaea*) ou en camarine (*Empetrum nigrum*).

En premier lieu, les distributions des données de productivité (g/m^2) totale et par espèce en 2014 et 2015 furent illustrées (Fig. H1) et comparées (Tableau H1, Wilcoxon apparié). En second, l'hypothèse selon laquelle la productivité de 2014 pouvait aider à prédire celle de l'année suivante fut testée en réalisant une régression entre ces deux années (Fig. H2, Tableau H2).

Malgré une productivité moyenne plus grande en 2015, il n'y avait aucune différence au niveau de la productivité entre 2014 et 2015 tant au total que par espèce ($p > 0,05$, Tableau H1). Contrairement à *Vaccinium vitis-idaea* ($p = 0.936$; $R^2 = 0.0003$), la productivité d'*Empetrum nigrum* et de *Vaccinium uliginosum* de l'année 2014 était corrélée significativement avec celle de l'année suivante (Fig. H2, Tableau H2; $p = 0.004$, $p = 0.009$; $R^2 = 0.2964$, $R^2 = 0.2492$ respectivement).

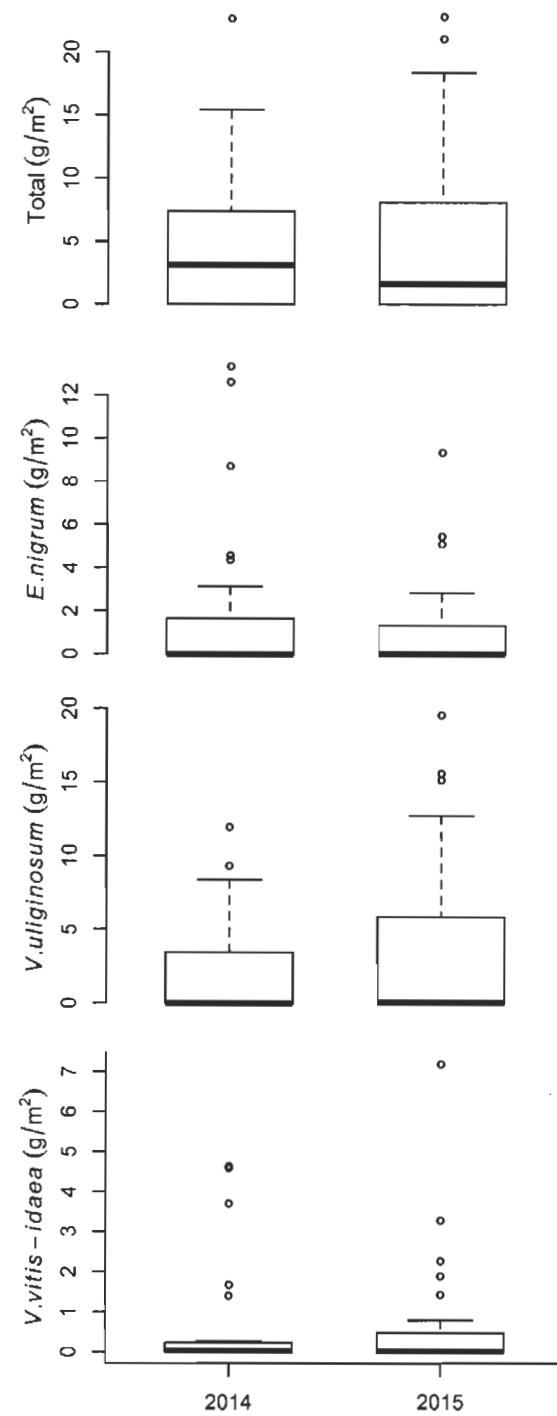


Figure G1 Diagramme à moustache comparant la productivité (g/m^2) des espèces à petits fruits (totale et par espèce) entre les années 2014 et 2015. $n = 26$; $p > 0,05$.

Tableau G1 : Différences de productivité (g/m^2) des espèces à petits fruits (totale et par espèce) entre les années 2014 et 2015. Test de Wilcoxon sur des échantillons appariés. $n = 26$.

	Année 2014		Année 2015		p
	M	SD	M	SD	
Total	4.629	5.762	5.529	7.332	0.960
<i>E. nigrum</i>	1.931	3.843	1.074	2.282	0.23
<i>V. uliginosum</i>	2.045	3.462	3.760	5.831	0.142
<i>V. vitis-idaea</i>	0.653	1.414	0.694	1.568	0.926

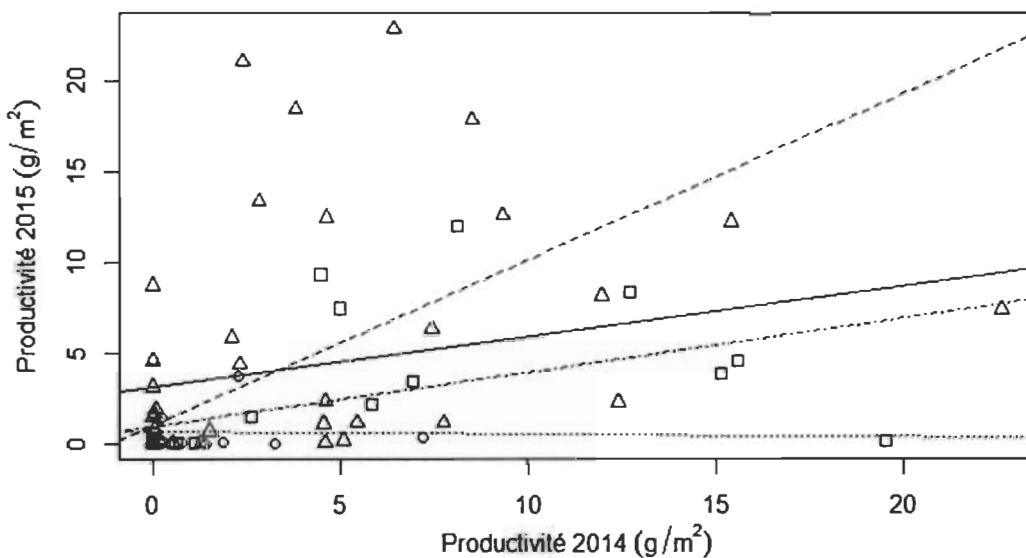


Figure G2 Relation de la productivité (g/m^2) entre 2014 et 2015 totale (ligne pleine) et par espèce : *Empetrum nigrum* (---, triangle), *Vaccinium uliginosum* (----, carré), *Vaccinium vitis-idaea* (..., rond). $n = 26$.

Tableau G2 : Statistiques des relations de la productivité (g/m^2) entre 2014 et 2015 totale et par espèce.

	p^*	R^2
Total	0.0751	0.1261
<i>E. nigrum</i>	0.0040	0.2964
<i>V. uliginosum</i>	0.0094	0.2492
<i>V. vitis-idaea</i>	0.9360	0.0003

* Sur la pente; degrés de liberté = 24.

ANNEXE H

EFFICACITÉ DE L'ESTIMATION VISUELLE DE LA PRODUCTIVITÉ PAR COUVERT

Lors de la campagne terrain, le nombre de fruits par couvert a été estimé visuellement par espèce à l'aide d'une cote allant de 0 à 5 ((0) aucun, (1) trace, (2) peu, (3) moyen, (4) beaucoup, (5) énormément) afin de comparer celle-ci au nombre de fruits récoltés divisé par le couvert. Le but de cette démarche était d'avoir une valeur de productivité pour l'ensemble des sites, dans l'optique où les fruits ne pourraient être récoltés dans tous les sites par manque de temps. Cependant, la majorité des sites ont été échantillonnés (299/352), donc la productivité (g/m^2) restait une meilleure option que d'utiliser la cote estimée visuellement. Néanmoins, les cotes estimées pourraient être une approche intéressante dans une autre étude étant donné que l'on obtient de bonnes régressions entre celles-ci et la productivité relative calculé à partir du nombre de fruits récoltés divisé par le recouvrement (%).

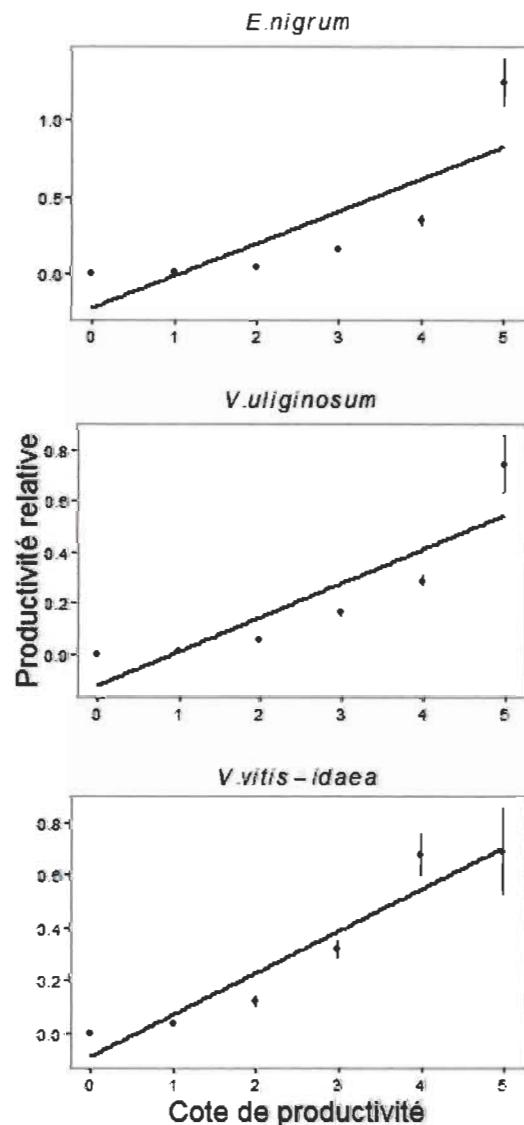


Figure H1 Relation entre la cote de productivité relative estimée visuellement (nombre de fruits par couvert) et le nombre de fruits récoltés divisé par le couvert (%). n = 1320.

Tableau H1 : Résumé et statistiques des régressions entre la cote de productivité estimée visuellement et la productivité relative (le nombre de fruits divisée par le couvert (%)) par espèce, $n = 1320$.

	Ordonnée		Pente		R^2	p^*
	\bar{x}	sd	\bar{x}	sd		
<i>E. nigrum</i>	-0.018	0.004	0.101	0.003	0.413	< 0.0001
<i>V. uliginosum</i>	-0.014	0.004	0.075	0.003	0.401	< 0.0001
<i>V. vitis-idaea</i>	-0.018	0.007	0.119	0.004	0.361	< 0.0001

* Valeur de p sur la pente.