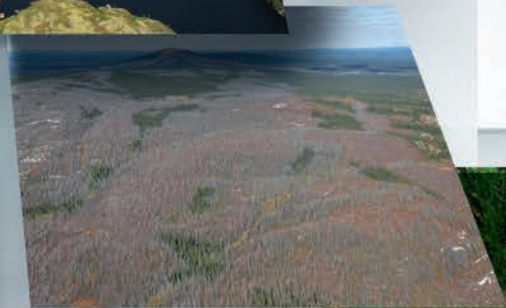


Rapport du Comité scientifique chargé  
d'examiner la limite nordique des  
forêts attribuables

## **ANNEXE 5**

### EFFETS DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS SUR L'ABONDANCE DES LICHENS ÉPIPHYTES ET TERRICOLES DANS LE TERRITOIRE D'ÉTUDE





Rapport du Comité scientifique chargé  
d'examiner la limite nordique des  
forêts attribuables

## **ANNEXE 5**

### EFFETS DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS SUR L'ABONDANCE DES LICHENS ÉPIPHYTES ET TERRICOLES DANS LE TERRITOIRE D'ÉTUDE

PRÉPARÉ PAR

Catherine Boudreault, biologiste, *Ph.D.*,  
Pierre Drapeau, biologiste, *Ph.D.*,  
Martin-Hugues St-Laurent, biologiste, *Ph.D.*  
et Louis Imbeau, biologiste, *Ph.D.*

CITATION RECOMMANDÉE

Boudreault, C., P. Drapeau, M.-H. St-Laurent et L. Imbeau, 2013. Effets de la structure des peuplements sur l'abondance des lichens épiphytes et terricoles dans le territoire d'étude. *Dans* : Ministère des Ressources naturelles du Québec. Rapport du Comité scientifique chargé d'examiner la limite nordique des forêts attribuables. MRN, Secteur des forêts. Annexe 5. 56 p.

ISBN : 978-2-550-67388-0 (version PDF - Rapport principal)

ISBN : 978-2-550-67393-4 (version PDF - Annexe 5)

© Gouvernement du Québec, 2013



# Table des matières

<b>Résumé</b> .....	7
<b>1. Introduction</b> .....	9
<b>2. Méthodologie</b> .....	11
2.1 Stratégie d'échantillonnage .....	11
2.1.1. Échantillonnage des lichens épiphytes .....	11
2.1.2. Échantillonnage des lichens terricoles .....	12
2.2 Analyse des données .....	12
2.2.1 Lichens épiphytes .....	12
2.2.1.1 Échelle de la branche .....	12
2.2.1.2 Échelle de l'arbre et de la station .....	13
2.2.2 Lichens terricoles .....	14
<b>3. Résultats</b> .....	15
3.1 Abondance des lichens épiphytes et terricoles .....	15
3.2 Relations entre la biomasse des lichens épiphytes et l'abondance des <i>Bryoria</i> à l'échelle de la branche et les variables de l'environnement .....	15
3.3 Relations entre la biomasse des lichens épiphytes à l'échelle de l'arbre et les variables de l'environnement .....	16
3.4 Relations entre la biomasse des lichens épiphytes à l'échelle de la station et les variables de l'environnement .....	17
3.5 Relations entre le recouvrement et la hauteur des lichens terricoles à l'échelle de la station et les variables de l'environnement .....	17
<b>4. Discussion</b> .....	35
4.1 Temps écoulé depuis le dernier feu .....	35
4.2 Structure horizontale et verticale des forêts .....	36
4.3 Écologie des taxons de lichens épiphytes .....	37
4.4 Localisation de la placette .....	38
4.5 Importance des lichens épiphytes et terricoles dans les peuplements nordiques pour le caribou .....	39
<b>5. Conclusion</b> .....	41
<b>6. Références</b> .....	43
<b>Matériel supplémentaire</b> .....	49



## Liste des tableaux

<b>Tableau 1.</b>	Description des diverses classes utilisées dans les analyses des lichens fruticuleux épiphytes et terricoles en fonction de la hauteur, de la densité de couvert, de l'âge des peuplements et de la région. ....	13
<b>Tableau 2.</b>	Résumé des modèles mixtes comparant a) la biomasse par branche des divers genres de lichens fruticuleux épiphytes en fonction de la hauteur, la densité, la région et la latitude et b) la biomasse par branche des divers genres de lichens en fonction de l'âge du peuplement, de la région et de la latitude. ....	18
<b>Tableau 3.</b>	Résumé des modèles mixtes comparant l'abondance (fréquence et dominance) par branche des espèces de <i>Bryoria</i> en fonction de la hauteur, la densité, la région et la latitude. ....	19
<b>Tableau 4.</b>	Espèces indicatrices épiphytes selon les classes d'âge, la hauteur, la densité et les régions. ....	20
<b>Tableau 5.</b>	Résumé des modèles mixtes comparant la biomasse par arbre des <i>Bryoria</i> spp., de l'ensemble des lichens foliacés et des lichens fruticuleux épiphytes en fonction de la hauteur, la densité, la région et la latitude. ....	21
<b>Tableau 6.</b>	Les 10 meilleurs modèles parmi les 28 utilisés pour expliquer les variations de biomasse en lichens fruticuleux épiphytes à l'échelle de l'arbre à partir des données standardisées. ....	22
<b>Tableau 7.</b>	Coefficients, SE et intervalles de confiance (95 %) pour les paramètres inclus dans le meilleur modèle de biomasse en lichens fruticuleux épiphytes. ....	22
<b>Tableau 8.</b>	Résumé des modèles mixtes comparant la biomasse par station des <i>Bryoria</i> spp., de l'ensemble des lichens foliacés et des lichens fruticuleux épiphytes en fonction de l'âge, de la région et de la latitude. ....	23
<b>Tableau 9.</b>	Résumé des modèles mixtes comparant le recouvrement et l'épaisseur des thalles de lichens terricoles en fonction de la hauteur, la densité, la région et la latitude. ..	24
<b>Tableau 10.</b>	Les 10 meilleurs modèles parmi les 56 utilisés pour expliquer les variations du recouvrement en lichens terricoles à l'échelle de la station à partir des données standardisées. ....	25
<b>Tableau 11.</b>	Coefficients moyens, SE et intervalles de confiance (95 %) pour les paramètres inclus dans les meilleurs modèles de recouvrement des lichens terricoles. ....	25
<b>Tableau A1.</b>	Code des classes de densité de couvert utilisées lors de l'échantillonnage. ....	49
<b>Tableau A2.</b>	Modèles utilisés pour expliquer les variations de biomasse en lichens fruticuleux épiphytes à l'échelle de l'arbre à partir des données standardisées. ....	50
<b>Tableau A3.</b>	Modèles utilisés pour expliquer les variations du recouvrement en lichens terricoles à l'échelle de la station à partir des variables explicatives standardisées. ....	51



## Liste des figures

<b>Figure 1.</b>	Biomasse moyenne d' <i>Alectoria sarmentosa</i> , d' <i>Usnea</i> spp., d' <i>Evernia mesomorpha</i> , de <i>Bryoria</i> spp. et de l'ensemble des lichens fruticuleux à l'échelle de la branche pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. ....	26
<b>Figure 2.</b>	Biomasse moyenne des lichens épiphytes à l'échelle (a) de la branche, (b) de l'arbre et (c) du peuplement en fonction de l'âge des forêts. ....	27
<b>Figure 3.</b>	Dominance et fréquence des diverses espèces de <i>Bryoria</i> pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. ....	28
<b>Figure 4.</b>	Biomasse moyenne des lichens foliacés, fruticuleux et des <i>Bryoria</i> spp. à l'échelle de l'arbre pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. ....	29
<b>Figure 5.</b>	Régression entre la biomasse en lichens fruticuleux observée à l'échelle de l'arbre et la biomasse prévue à l'aide du modèle. ....	30
<b>Figure 6.</b>	Biomasse moyenne des lichens foliacés, fruticuleux et des <i>Bryoria</i> spp. à l'échelle de la station pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. ....	31
<b>Figure 7.</b>	Recouvrement moyen et épaisseur moyenne des lichens terricoles à l'échelle de la station pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. ....	32
<b>Figure 8.</b>	Recouvrement moyen et épaisseur moyenne des lichens terricoles à l'échelle de la station en fonction des classes d'âge. ....	33
<b>Figure 9.</b>	Régression entre le recouvrement en lichens terricoles observé à l'échelle de la station et le recouvrement prévu à l'aide du modèle. ....	34
<b>Figure A1.</b>	Répartition des genres de lichens fruticuleux au Québec. ....	53
<b>Figure A2.</b>	Biomasse moyenne des lichens fruticuleux épiphytes par arbre et par classe de densité en fonction de chacune des classes d'âge. ....	54
<b>Figure A3.</b>	Biomasse moyenne des lichens fruticuleux épiphytes par arbre et par classe d'âge en fonction de chacune des classes de densité. ....	55
<b>Figure A4.</b>	Recouvrement moyen des mousses et des sphaignes en fonction des classes d'âge. ....	56







## Résumé

Dans le cadre du programme d'inventaire écoforestier nordique (PIEN), l'abondance des lichens épiphytes et terricoles a été évaluée afin de déterminer l'effet de la hauteur des arbres, de la densité du couvert, de l'âge du peuplement, ainsi que de la latitude et de la longitude sur l'abondance des lichens et quantifier la biomasse en lichens disponible pour le caribou forestier. La biomasse des genres de lichens fruticuleux épiphytes (*Bryoria* spp., *Evernia mesomorpha*, *Usnea* spp. et *Alectoria sarmentosa*) a été estimée à l'échelle de la branche, de l'arbre et du peuplement. Les différentes espèces de *Bryoria* ont été identifiées sur des branches prélevées lors des inventaires. Le pourcentage de recouvrement ainsi que la hauteur des lichens fruticuleux du genre *Cladonia* (groupe *Cladina*) au sol ont été évalués. Nos résultats ont montré que les peuplements de densité de couvert variant entre 25 et 40 % avaient une

forte biomasse en lichens fruticuleux épiphytes, tant à l'échelle de la branche, de l'arbre que du peuplement. Les peuplements de plus de 7 m de hauteur renfermaient une forte biomasse de lichens épiphytes à toutes les échelles étudiées, comparativement aux peuplements de moins de 7 m. Le plus fort recouvrement de lichens terricoles a été observé dans les peuplements de densité de couvert inférieur à 25 % et dont la hauteur était inférieure à 12 m. Une période de 120 ans doit s'écouler pour qu'une forte biomasse de lichens épiphytes ait le temps de s'accumuler, alors que de 70 à 90 ans sont nécessaires pour la formation d'un tapis de lichens terricoles important. La biomasse en lichens épiphytes était supérieure dans les régions Centre-Est et Est, alors que l'abondance en lichens terricoles était supérieure dans les régions Ouest et Centre-Ouest.





## Introduction

Dans les peuplements résineux de la forêt boréale, les lichens fruticuleux sont une composante importante de l'écosystème. Ils sont principalement représentés par quatre genres au Québec : *Bryoria* spp., *Usnea* spp., *Alectoria sarmentosa* et *Evernia mesomorpha*. Plusieurs études ont montré que l'accumulation de lichens épiphytes dans les forêts est un processus lent et que la richesse et l'abondance des lichens épiphytes sont plus élevées dans les vieilles forêts que dans les jeunes forêts (Boudreault *et al.*, 2009; Esseen *et al.*, 1996; Lesica *et al.*, 1991; McCune, 1993). La continuité forestière augmente les probabilités que les espèces avec de faibles capacités de dispersion puissent s'établir dans un site. Ensuite, l'âge du peuplement est intimement lié au développement d'une structure propice à l'établissement et à la croissance des lichens (Neitlich, 1993). Par exemple, la création de trouées suite à la mortalité de certaines tiges favorise la pénétration de lumière, de propagules et d'humidité (Neitlich, 1993). La présence de vieux arbres, souvent plus hauts, possédant de plus vieilles et longues branches, favorise également l'accumulation de lichens épiphytes (Esseen *et al.*, 1996; Geiger, 1966; Hyvarinen *et al.*, 1992; Lesica *et al.*, 1991; McCune, 1993; Stevenson, 1985; Tibell, 1992). La disponibilité des substrats peut aussi être un facteur limitant pour les lichens épiphytes (Boudreault *et al.*, 2009; Jaakkola *et al.*, 2006). Par exemple, Jaakkola *et al.* (2006) ont observé que l'abondance des lichens épiphytes était plus liée au volume total des peuplements forestiers qu'à l'âge des forêts dans les forêts du nord de la Finlande.

Les lichens terricoles du genre *Cladonia* sont parmi les espèces les plus largement distribuées en forêt boréale (Kershaw, 1978). Plusieurs études ont montré que les communautés de lichens

changent le long d'un gradient de succession (Boudreault *et al.*, 2002; Coxson et Marsh, 2001; Foster, 1985; Morneau et Payette, 1989). Dans la pessière à lichens, la majorité des espèces recolonisent les sites brûlés 15 ans après feu. Entre 130 et 250 ans après feu, le couvert au sol est dominé par *Cladonia stellaris* (Morneau et Payette, 1989). Dans la pessière à mousses de l'ouest du Québec et du sud du Labrador (Foster, 1985; Zouaoui, 2010), les lichens terricoles des genres *Cladonia* sont abondants avant la fermeture du couvert et ils sont progressivement remplacés par les mousses hypnacées. Ce remplacement de peuplements dominés par un couvert de lichens au sol vers des peuplements dominés par des mousses est souvent associé aux caractéristiques de sites, c'est-à-dire une fermeture de la canopée associée à l'âge des peuplements qui a pour effet de créer des conditions de croissance plus favorables pour les mousses (Coxson et Marsh, 2001).

Les patrons de distribution des différentes espèces sont influencés par les conditions de lumière et d'humidité ainsi que par les capacités de dispersion des espèces. Les lichens se reproduisent sexuellement grâce à la production de spores par la partie fongique ou asexuellement par la production de propagules symbiotiques, contenant à la fois le mycobionte et le phycobionte : sorédies, isidies, fragments de thalle, etc. Les spores se disperseraient sur de plus longues distances que les sorédies et les isidies et les fragments de thalle seraient les propagules qui se disperseraient sur les plus courtes distances (Barkman, 1958; Hedenås *et al.*, 2003). Pour assurer leur dominance à l'échelle locale ainsi que la colonisation de nouveaux habitats, plusieurs espèces ont deux modes de dispersion (Gauslaa, 1997). Chez plusieurs espèces de lichens fruticuleux qui dominent la

canopée des forêts de conifères (*Bryoria* spp., *Usnea* spp., *A. sarmentosa*) ainsi que chez plusieurs lichens terricoles tels que les *Cladonia*, la fragmentation des thalles a un rôle important à jouer pour assurer la dispersion des espèces (Heinken, 1999; Stevenson, 1985, 1988). Une fois arrivées sur un site, les espèces doivent retrouver les conditions favorables à l'établissement des propagules et au développement des thalles juvéniles. Les facteurs abiotiques tels que la qualité des substrats, la disponibilité des substrats et les conditions microclimatiques influencent également l'attachement, la survie des diaspores et la croissance des espèces (Armstrong, 1988).

Les lichens sont des organismes poikilohydriques, c'est-à-dire qu'ils n'ont pas de mécanisme pour réguler leur perte et leur gain en eau (Nash, 1996). Leur activité métabolique est donc directement reliée au microclimat. La photosynthèse des lichens ne peut s'effectuer que lorsqu'ils sont simultanément mouillés et éclairés. Dans les forêts fermées, la photosynthèse des lichens est rarement maximale en raison de la faible intensité lumineuse qui prévaut dans ces forêts (Green et al., 1995) et, par conséquent, l'ouverture de la canopée peut avoir une influence positive sur la croissance des lichens (Gauslaa et al., 2006).

Les lichens terricoles constituent la diète principale hivernale des caribous forestiers (*Rangifer tarandus caribou*) (Kershaw, 1978). Les caribous forestiers fréquentent principalement les milieux ouverts riches en lichens terricoles, jusqu'à ce que les conditions de neige ne permettent plus le creusage de cratères d'alimentation (Vandal, 1985). Ils se déplacent ensuite vers des forêts plus denses et s'alimentent de lichens épiphytes (Courtois, 2003), particulièrement de *Bryoria* (Rominger et al., 1996). De façon générale, les forêts matures sont de bons habitats pour le caribou forestier car les risques de prédation y sont moins élevés et la bio-

masse en lichens épiphytes (notamment des genres *Bryoria* et *Alectoria*) généralement élevée (Fortin et al., 2008). Les caribous peuvent s'alimenter de lichens épiphytes qui se situent à environ 2 m au-dessus de la couche de neige (Jaakkola et al., 2006). Les lichens épiphytes représentent aussi une part importante de l'alimentation de plusieurs espèces de campagnols, du grand polatouche (*Glaucomys sabrinus*) et de plusieurs espèces d'invertébrés (Sharnoff et Rosentreter, 1998). Ils sont utilisés par certains animaux pour la construction de gîtes et de nids (par exemple, grand polatouche et paruline à collier (*Parula americana*)) (Sharnoff et Rosentreter, 1998) ou comme abris (invertébrés).

Les données acquises sur les lichens épiphytes et terricoles lors des inventaires forestiers réalisés au nord de la latitude 50° Nord permettront :

- 1) de déterminer l'effet de la hauteur des arbres, de la densité du couvert, de l'âge des peuplements ainsi que de la latitude et de la longitude sur la biomasse en lichens épiphytes et sur le recouvrement et la hauteur des lichens terricoles;
- 2) d'établir les liens unissant l'abondance et la composition en espèces de lichens fruticuleux épiphytes, à la hauteur des arbres, à la densité du couvert, à l'âge des peuplements, à la longitude et à la latitude;
- 3) d'évaluer au moyen de certaines espèces la capacité d'indicateur des lichens épiphytes quant à l'ouverture du couvert forestier;
- 4) de quantifier la biomasse en lichens épiphytes et le recouvrement en lichens terricoles disponibles pour le caribou forestier en fonction de la hauteur des arbres, de la densité du couvert, de l'âge des peuplements, de la longitude et de la latitude.



## Méthodologie

### 2.1 Stratégie d'échantillonnage

Les données utilisées ont été obtenues dans le cadre d'un programme d'inventaire écoforestier nordique sur un territoire qui couvre 242 000 km<sup>2</sup>. Le sondage écodendrométrique (2006-2009) a été réalisé selon des normes d'inventaire détaillées (Berger *et al.*, 2008) qui sont basées sur les mêmes standards de qualité que ceux des inventaires traditionnels réalisés plus au sud. On compte trois types de placettes nordiques, chacune de forme et de superficie différentes : la placette-échantillon écodendrométrique nordique (PEEN), la placette-échantillon post-feu nordique (PEFN) et la placette-échantillon permanente nordique (PEPN). Elles fournissent de nombreuses informations relatives aux caractéristiques physiques et écologiques du territoire, notamment des données d'observation et de mesures du profil pédologique, des données d'analyses physico-chimiques (réalisées en laboratoire), des données d'observation de l'abondance des lichens terricoles et épiphytes ainsi que des données d'inventaire systématique des plantes et des mousses de la placette. Ces placettes fournissent également des informations dendrométriques, entre autres des données d'observation sur les semis et les gaules, la description des couverts (hauteur, densité) des strates ligneuses et non ligneuses et des études de tiges. De plus, on récolte dans ces placettes des rondelles d'arbres pour en déterminer l'accroissement et des cônes pour en vérifier la germination. Au total, 875 placettes de 11,28 m de rayon (400 m<sup>2</sup>) ont été échantillonnées entre 2006 et 2009.

#### 2.1.1 Échantillonnage des lichens épiphytes

Les trois tiges d'essences commerciales (plus de 3 m de hauteur et debout, vivantes ou mortes) situées le plus près du centre de chaque placette de 11,28 m de rayon ont été sélectionnées pour échantillonner les lichens épiphytes. Sur chacun de ces arbres, le nombre d'étalons de lichens fruticuleux et foliacés présents entre 1 et 3 m de hauteur, tant sur les branches que sur les troncs, a visuellement été estimé. Un étalon représentait une quantité pesant 2,5 g pour les lichens fruticuleux et pesant 1,5 g pour les lichens foliacés (uniquement ceux pouvant être détachés de l'arbre en les pinçant entre les doigts). Par la suite, le pourcentage des thalles appartenant au genre *Bryoria* a été estimé à 10 % près.

Sur chacune des deux premières tiges sélectionnées, la branche attachée le plus près de 2,5 m de hauteur sur le tronc et mesurant plus de 50 cm de longueur a été prélevée. Lorsque la tige ne contenait aucune branche de plus de 50 cm de longueur entre 1 et 2,5 m de hauteur, la branche la plus longue dont le point d'attache se situait dans cette zone a été choisie. La longueur de la branche a été mesurée de même que le diamètre de la branche.

Sur les branches récoltées au cours des quatre inventaires, la biomasse des quatre groupes de lichens (*Bryoria* spp., *Usnea* spp., *Evernia mesomorpha* et *Alectoria sarmentosa*) a été évaluée en laboratoire. Sur environ la moitié des branches, les espèces de *Bryoria* ont été identifiées à l'intérieur de microplacettes (généralement au nombre de sept). Dans chacune des microplacettes, toutes

les espèces présentes étaient identifiées et l'espèce dominante était notée. Nous avons utilisé un indice de fréquence et de dominance pour évaluer l'abondance des espèces. La fréquence relative et la dominance relative ont été calculées à l'aide des formules suivantes :

- *Fréquence relative de l'espèce x* = (nombre de microplacettes où l'espèce x est présente / nombre total de microplacettes sur la branche) \* 100.
- *Dominance relative de l'espèce x* = (nombre de microplacettes où l'espèce x est dominante / nombre total de microplacettes sur la branche) \* 100.

### 2.1.2 Échantillonnage des lichens terricoles

Pour chacun des sites, le recouvrement par espèce de lichens terricoles a été évalué à l'échelle de la placette de 400 m<sup>2</sup> en classes de densité de couvert (voir le tableau A1 dans le matériel supplémentaire). Les recouvrements (valeurs médianes de la classe de densité de couvert) des espèces de *Cladonia* du groupe *Cladina* (*Cladonia rangiferina*, *C. mitis*, *C. stellaris*, *C. sp.*) ont été additionnés pour chacun des sites. Les analyses des espèces terricoles portent uniquement sur ce groupe de *Cladonia*, puisque ceux-ci constituent la diète principale des caribous (Kelsall, 1984; Webb, 1998).

À l'intérieur de chacun des sites pour lesquels une évaluation du couvert en lichens fruticuleux à l'échelle de la placette de 400 m<sup>2</sup> était supérieure à 5 %, l'épaisseur de la partie vivante des lichens terricoles a été mesurée à cinq endroits dans la placette. Les mesures ont été prises au sein d'un groupe de lichens formant une plaque d'au moins 20 cm de diamètre et presque exclusivement composée de lichens fruticuleux (*Cladonia* ou *Stereocaulon*), situé le plus près des centres des microplacettes de 1,69 m de rayon.

## 2.2 Analyse des données

### 2.2.1 Lichens épiphytes

Les lichens épiphytes ont été étudiés à l'échelle de la branche, de l'arbre et du peuplement. Cette stratification est importante puisque des facteurs différents influencent l'abondance des lichens épiphytes selon l'échelle considérée. Par exemple, à l'échelle de la branche, la biomasse dépend fortement des caractéristiques des branches (par exemple, la longueur et l'âge de la branche) et de leur position (par exemple, l'orientation et la hauteur de la branche); à l'échelle de l'arbre, la biomasse varie souvent en fonction du nombre de branches, de la taille et de l'âge de l'arbre; et à l'échelle de la station, des facteurs tels que l'ouverture du couvert forestier et le nombre de tiges présentes dans la station peuvent influencer la biomasse en lichens.

#### 2.2.1.1 Échelle de la branche

À l'échelle de la branche, des modèles mixtes ont été utilisés pour comparer la biomasse des genres rencontrés sur les branches récoltées (*Bryoria* spp., *Usnea* spp., *A. sarmentosa* et *E. mesomorpha*) en fonction de la hauteur, de la densité et de la région. Certaines classes de hauteur et de densité de couvert des peuplements ont été regroupées puisque leurs effectifs étaient très faibles (tableau 1). Des analyses préliminaires montraient que la biomasse des lichens variait de façon non linéaire avec la longueur et que la biomasse était généralement inférieure à l'ouest et à l'est qu'au centre du Québec. Une variable « région » a donc été créée afin de tester l'effet régional sur la biomasse (tableau 1). Les valeurs d'abondance des espèces de *Bryoria* ont aussi été analysées à l'aide de modèles mixtes. Seules les espèces présentes sur plus de 10 % des branches ont été considérées pour les analyses. Tout au long de ce texte, l'abondance réfère à la fréquence relative et à la dominance relative qui ont été estimées à l'aide des formules présentées à la section 2.1.1.

**TABLEAU 1**

Description des diverses classes utilisées dans les analyses des lichens fruticuleux épiphytes et terricoles en fonction de la hauteur, de la densité de couvert, de l'âge des peuplements et de la région.

	Classes	Description	Remarques
Hauteur	3	12 à 17 m	inclut les classes 1 (> 22 m) et 2 (17 à 22 m)
	4	7 à 12 m	
	5	< 7 m	inclut les classes 6 (2 à 4 m) et 7 (0 à 2 m)
Densité de couvert	C	40 à 60 %	inclut la classe B (60 à 80 %)
	D	25 à 40 %	
	L	10 à 25 %	
Âge	0-50 ans		inclut VIN et VIR
	70-90 ans		
	> 120 ans		
Région	Ouest	-78,18°O à -75,00°O	
	Centre-Ouest	-74,99°O à -70,00°O	
	Centre-Est	-69,99°O à -65,00°O	
	Est	-64,99°O à -57,54°O	

Dans chacun des modèles mixtes réalisés, la hauteur, la densité et la région étaient des variables catégoriques et la latitude était incluse à titre de covariable. Les interactions entre les diverses classes ainsi qu'entre la latitude et la région ont été testées et retirées des modèles lorsqu'elles étaient non significatives ( $p > 0,05$ ). Des tests de comparaisons multiples (Tukey) ont été utilisés pour déceler les différences significatives ( $p \leq 0,05$ ) entre les classes. Les données de l'année 2006 ont été exclues puisque les branches n'avaient pas été sélectionnées aléatoirement, contrairement aux branches des années 2007, 2008 et 2009; en effet, les branches présentant une forte biomasse avaient à ce moment été systématiquement récoltées.

Des analyses d'espèces indicatrices de chacune des régions et des classes de hauteur, de densité et d'âge ont aussi été réalisées (Dufrène et Legendre, 1997). Des valeurs indicatrices combinant la

fréquence relative et l'abondance relative de chacune des espèces ont été obtenues par cette méthode pour chacune des classes étudiées. La valeur indicatrice maximale a ensuite été testée à l'aide de permutations de Monte Carlo pour déterminer si elle était significativement différente des autres valeurs.

### 2.2.1.2 Échelle de l'arbre et de la station

Des modèles mixtes ont été utilisés pour comparer la biomasse, par arbre et par station, des lichens fruticuleux, des lichens foliacés et de la proportion occupée par les *Bryoria*. Les mêmes facteurs que ceux examinés à l'échelle de la branche ont été intégrés dans les analyses. Les interactions ont été testées et retirées des modèles lorsqu'elles n'étaient pas significatives. Pour évaluer la biomasse à l'échelle de la station, le nombre de tiges présentes dans chacune des stations a été multiplié par la biomasse moyenne des trois



arbres évalués. Les données recueillies sur les arbres de l'inventaire de 2006 ont été incluses puisque la biomasse en lichens observée sur ces derniers n'était pas systématiquement plus élevée que sur les arbres des autres années (comparaison entre les années :  $p > 0,05$ ).

Afin d'expliquer les variations de biomasse en lichens épiphytes fruticuleux à l'échelle de l'arbre, nous avons utilisé l'approche de sélection de modèles au moyen de l'AIC (*Akaike Information Criterion*) (Burnham et Anderson, 2004; Mazerolle, 2006). Cette approche permet de déterminer le modèle le plus parcimonieux parmi une série de modèles candidats. Vingt-huit modèles candidats ont été formulés *a priori* (voir le tableau A2 dans le matériel supplémentaire). Seules les variables qui nous semblaient pertinentes d'un point de vue biologique pour expliquer la biomasse en lichens épiphytes ont été considérées dans les modèles. Les variables densité, hauteur, âge et longitude ont été intégrées dans tous les modèles. Parce que nous pensons que l'effet de la densité et de la hauteur peut varier en fonction de l'âge des peuplements, nous avons considéré dans certains modèles les interactions « densité x âge » et « hauteur x âge ». L'interaction entre la hauteur et la densité a également été considérée dans certains modèles. Par exemple, les peuplements dont la hauteur se situe entre 7 et 12 m et dont la densité est élevée sont susceptibles de contenir moins de lichens que ceux dont la densité est intermédiaire en raison de la faible quantité de lumière parvenant jusqu'aux branches. Les variables altitude et latitude ont aussi été intégrées dans certains modèles, car elles pourraient avoir un effet sur la biomasse en lichens (par exemple, l'effet de la latitude et de l'altitude sur le climat de la station). Enfin, la variable longitude a été mise au carré (longitude<sup>2</sup>) car l'abondance de plusieurs espèces était supérieure dans les régions Centre-Ouest et Centre-Est comparativement aux régions Ouest et Est (voir la figure A1 dans le matériel supplémentaire).

Les variables explicatives ont été standardisées (moyenne = 0, SD = 2) afin de comparer les coefficients de chacune des variables et faire ressortir

les variables les plus déterminantes. Pour ce faire, les variables catégoriques hauteur, densité et âge ont été transformées en variables ordinales. Lorsque le  $w$  (*Akaike weight*) du meilleur modèle était  $< 0,95$ , la méthode de « moyenne des modèles » (*model averaging*) a été utilisée. Les coefficients moyens de chacun des paramètres ont été calculés à partir d'un sous-groupe des meilleurs modèles pour lesquels la somme des  $w$  était  $\geq 0,95$  (Burnham et Anderson, 2004; Janssen *et al.*, 2009). Les modèles ont été réalisés à partir d'une sélection aléatoire de 70 % des données. Les modèles ont ensuite été évalués sur les données restantes, soit celles non utilisées pour construire les modèles (30 % des données) (Picard et Cook, 1984).

### 2.2.2 Lichens terricoles

Le recouvrement et l'épaisseur de la partie vivante des lichens terricoles ont été comparés entre les classes de hauteur, de densité et entre les régions avec des modèles linéaires mixtes. La hauteur, la densité et la région étaient des variables catégoriques et la latitude était une covariable. Les interactions entre les variables ont été testées et retirées des modèles lorsqu'elles étaient non significatives ( $p > 0,05$ ).

L'approche de sélection de modèles en fonction de l'AIC (Burnham et Anderson, 2004; Mazerolle, 2006) a également été utilisée pour expliquer les variations dans le recouvrement des lichens terricoles à l'échelle du site à l'aide des variables explicatives. Les variables densité, hauteur, âge, longitude<sup>2</sup> et épaisseur de la matière organique ont été incluses dans tous les modèles (56 modèles, voir le tableau A3 dans le matériel supplémentaire). Certains modèles contenaient aussi les interactions entre les variables de densité, de hauteur et l'âge des peuplements. Les variables altitude, latitude et pente ont aussi été intégrées dans certains modèles puisque le recouvrement en lichens terricoles augmente généralement avec la latitude (Payette, 1992) et peut varier en fonction de l'altitude et de la pente (Lesmerises *et al.*, 2011). La même procédure que celle décrite précédemment a été utilisée pour sélectionner les meilleurs modèles et pour en évaluer la robustesse.



### 3.1 Abondance des lichens épiphytes et terricoles

La biomasse des *Bryoria* à l'échelle de la branche était respectivement 13, 92 et 347 fois plus importante que celle d'*A. sarmentosa*, d'*E. mesomorpha* et des espèces d'*Usnea*. En fait, près de 92 % de la biomasse en lichens épiphytes fruticuleux était constituée de *Bryoria*. La biomasse en lichens fruticuleux épiphytes par branche variait entre 0 et 32,920 g, avec une biomasse moyenne de  $1,513 \pm 2,911$  g (moyenne  $\pm$  1 SD,  $n = 1158$ ). La biomasse par branche était fortement corrélée à la longueur ( $r = 0,348$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 1151$ ) et au diamètre ( $r = 0,321$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 1109$ ) des branches. Les biomasses moyennes en lichens fruticuleux et en lichens foliacés épiphytes estimées à l'échelle de l'arbre étaient respectivement de  $6,7 \pm 7,6$  g ( $n = 2146$ ) et de  $1,4 \pm 2,4$  g ( $n = 2146$ ). Les biomasses en lichens fruticuleux et en lichens foliacés épiphytes estimées à l'échelle du peuplement étaient respectivement de  $6,7 \pm 7,6$  kg/ha et de  $1,7 \pm 3,0$  kg/ha.

Le recouvrement moyen en lichens terricoles était de  $31,5 \% \pm 32,5 \%$  et l'épaisseur des lichens variait entre 0 et 17 cm. La valeur moyenne était de  $4,5 \pm 4,3$  cm.

### 3.2 Relations entre la biomasse des lichens épiphytes et l'abondance des *Bryoria* à l'échelle de la branche et les variables de l'environnement

La hauteur des peuplements avait un effet significatif sur la biomasse des lichens épiphytes uniquement pour *Bryoria* (tableau 2a). Les peuplements de la classe de hauteur 4 possédaient la plus forte biomasse de *Bryoria* (figure 1), soit

1,5 fois plus de *Bryoria* par branche que dans les autres classes de hauteur. La densité influençait significativement la biomasse de *Bryoria* et d'*A. sarmentosa*. Les peuplements de densité C possédaient en moyenne deux fois moins de *Bryoria* que les peuplements de densité D et L (tableau 2a et figure 1). La biomasse d'*A. sarmentosa* était significativement plus élevée dans les peuplements de densité D que dans les peuplements de densité L. À l'exception d'*Usnea*, la biomasse des divers genres de lichens fruticuleux épiphytes variait significativement en fonction de la région (tableau 2a). La biomasse d'*A. sarmentosa* était significativement plus élevée dans les forêts de la région Est, comparativement aux autres régions, et elle était très faible dans la région Ouest (figure 1). À l'opposé, la biomasse d'*E. mesomorpha* était significativement plus élevée dans les forêts de la région Ouest. Quant à la biomasse de *Bryoria*, elle était supérieure dans les régions Centre-Est et Centre-Ouest et elle était positivement influencée par la latitude (tableau 2a). Les biomasses par branche d'*A. sarmentosa*, de *Bryoria* et de l'ensemble des lichens fruticuleux variaient significativement en fonction de l'âge des peuplements et elles étaient plus élevées dans les forêts > 120 ans comparativement aux forêts de 0-50 et 70-90 ans. (tableau 2b, figure 2a).

L'abondance de quatre espèces de *Bryoria* sur cinq (fréquence ou dominance) variait significativement avec la structure des peuplements (densité ou hauteur, tableau 3 et figure 3). *B. furcellata* et *B. simplicior* étaient significativement plus abondants dans les peuplements de densité L comparativement aux peuplements de densité C et D. La hauteur des peuplements influençait l'abondance de *B. nadvornikiana*, *B. lanestrus* et *B. simplicior* : les

peuplements de classe 5 avaient significativement plus de *B. simplicior*, mais significativement moins de *B. lanestris* que ceux des classes 3 et 4; et les peuplements de classe 3 renfermaient plus de *B. nadvornikiana* que ceux des classes 4 et 5. Le positionnement géographique (latitude et région) avait une influence significative sur l'abondance de toutes les espèces. Les abondances de *B. trichodes*, *B. furcellata* et *B. nadvornikiana* diminuaient avec la latitude et, à l'opposé, les abondances de *B. simplicior* et *B. lanestris* augmentaient avec la latitude (tableau 3). L'abondance de *B. trichodes* était supérieure dans les régions Centre-Est et Est comparativement aux régions Centre-Ouest et Ouest. C'est dans la région Ouest que l'abondance de *B. furcellata* était la plus élevée, mais c'est aussi dans cette région que l'abondance de *B. lanestris* était la moins élevée (tableau 3 et figure 3).

Les espèces indicatrices variaient selon les classes d'âge, de densité, de hauteur et les différentes régions (tableau 4). *A. sarmentosa*, *Bryoria* (biomasse) et *B. lanestris* étaient associés aux peuplements de la classe de hauteur 4. *B. nadvornikiana* était la seule espèce indicatrice de la classe de hauteur 3, tandis que *B. furcellata* et *B. simplicior* étaient indicatrices de la classe de hauteur 5. *B. nadvornikiana* était aussi associé aux peuplements les plus fermés (C), alors que *B. furcellata*, *B. simplicior*, *B. lanestris*, *E. mesomorpha* et *Bryoria* (biomasse) étaient associés aux peuplements les plus ouverts (L). *B. furcellata*, *E. mesomorpha* et *Usnea* étaient plus fréquents et abondants dans la région Ouest, alors qu'*A. sarmentosa* était plus fréquent et abondant dans la région Est. Les espèces indicatrices de la région Centre-Est étaient *B. trichodes* et *B. nadvornikiana* et celles indicatrices de la région Centre-Ouest étaient *Bryoria* (biomasse) et *B. lanestris*. *B. lanestris*, *B. trichodes*, *A. sarmentosa* et *Bryoria* (biomasse) étaient indicatrices des forêts > 120 ans. Les espèces indicatrices des forêts de 70-90 ans étaient *E. mesomorpha*, *B. furcellata* et *B. nadvornikiana* et celle indicatrice des forêts < 50 ans était *B. simplicior*.

### 3.3 Relations entre la biomasse des lichens épiphytes à l'échelle de l'arbre et les variables de l'environnement

Nos résultats montrent que la biomasse des lichens fruticuleux et la biomasse de *Bryoria* à l'échelle de l'arbre ne variaient pas de façon uniforme en fonction des classes de hauteur et des régions (tableau 5a et figure 4). De façon générale, la biomasse des lichens fruticuleux était inférieure dans les peuplements de classe 5. Toutefois, dans la région Est, il n'y avait pas de différence significative entre la biomasse des lichens fruticuleux des classes de hauteur 3 et 5. La biomasse des lichens foliacés était inférieure dans les peuplements de classe de hauteur 3. Les peuplements les plus fermés (C) renfermaient une plus faible biomasse de lichens fruticuleux et de *Bryoria*, et ce, indépendamment de la région. La biomasse de tous les groupes de lichens variait de façon significative avec la région, et elle était significativement plus faible dans la région Ouest comparativement aux autres régions. La biomasse de *Bryoria* et la biomasse des lichens foliacés étaient maximales dans la région Centre-Est. L'effet de la latitude variait selon les régions pour les lichens fruticuleux, les *Bryoria* et les lichens foliacés. La biomasse des lichens fruticuleux et la biomasse de *Bryoria* augmentaient avec la latitude dans toutes les régions, à l'exception de la région Ouest. L'âge des peuplements avait une influence significative sur la biomasse de *Bryoria*, de l'ensemble des lichens fruticuleux et des lichens foliacés (tableau 5b et figure 2b), avec des valeurs de biomasse plus élevées pour *Bryoria* et l'ensemble des lichens fruticuleux dans les forêts > 120 ans, et pour les lichens foliacés dans les forêts > 70 ans.

Le meilleur modèle pour expliquer les variations de biomasse en lichens fruticuleux épiphytes à l'échelle de l'arbre avait un  $w > 0,95$  (modèle 16 :  $w = 0,985$ ) et était de loin le meilleur modèle pour expliquer la biomasse en lichens épiphytes (tableau 6). La biomasse en lichens épiphytes augmentait avec l'âge du peuplement, l'altitude et la

latitude, et diminuait en fonction de la densité des peuplements et de la longitude<sup>2</sup> (tableau 7). Une grande portion de la variabilité était expliquée par l'âge du peuplement, alors que la hauteur avait relativement moins d'importance puisque l'intervalle de confiance à 95 % du coefficient de régression incluait le 0 (tableau 7). L'évaluation du modèle suggère un support moyen ( $r^2 = 0,300$ ) des valeurs de biomasses prédites par le modèle, comparativement aux valeurs observées par arbre (figure 5).

### **3.4 Relations entre la biomasse des lichens épiphytes à l'échelle de la station et les variables de l'environnement**

La densité, la hauteur, la région ainsi que la latitude avaient un effet significatif sur la biomasse à l'échelle de la station (tableau 8a et figure 6). À l'échelle du peuplement, la biomasse en lichens fruticuleux et la biomasse en *Bryoria* étaient significativement plus élevées dans les peuplements de densité de couvert C et D. Quant aux lichens foliacés, leur biomasse était significativement supérieure dans les peuplements de classe C. La biomasse des lichens fruticuleux était significativement plus élevée dans les régions Centre-Est et Est. La biomasse estimée à l'échelle du peuplement augmentait avec l'âge du peuplement (tableau 8b, figure 2c).

### **3.5 Relations entre le recouvrement et la hauteur des lichens terricoles à l'échelle de la station et les variables de l'environnement**

Le recouvrement des lichens terricoles variait significativement avec la densité, la hauteur et la région (tableau 9a et figure 7). Le recouvrement des lichens terricoles était près de trois fois moins important dans les peuplements de classe de hauteur 3 comparativement aux classes de hauteur 4 et 5. Le recouvrement était aussi plus élevé dans les peuplements de classe L, avec près de deux et trois fois plus de lichens que dans les peuplements

de classe C et D, respectivement. Le recouvrement le plus important de lichens terricoles a été observé dans la région Centre-Ouest (figure 7). L'interaction significative entre la région et la densité montre que dans les régions Centre-Ouest et Est, le recouvrement était supérieur dans les forêts les plus ouvertes (classe L); dans la région Centre-Est, le recouvrement était inférieur dans les forêts les plus fermées (classe C); alors que dans la région Ouest, le recouvrement variait peu en fonction de la densité. La latitude avait une influence significative positive sur le recouvrement des lichens terricoles (tableau 9a). Les peuplements > 120 ans avaient un recouvrement en lichens terricoles significativement plus faible que les peuplements de 0-50 ans et de 70-90 ans (tableau 9b et figure 8).

La hauteur des thalles de lichens terricoles variait significativement en fonction de la hauteur des peuplements, de la région et de l'âge des peuplements (tableau 9). La hauteur des thalles était significativement plus élevée à l'intérieur des peuplements de hauteur 4, de la région Centre-Ouest (figure 7) et de la classe d'âge 70-90 ans (figure 8).

Les coefficients de régression moyens suggèrent que les deux facteurs les plus importants pour expliquer le recouvrement des lichens terricoles étaient l'épaisseur de matière organique et la densité des peuplements (tableaux 10 et 11). Le recouvrement en lichens terricoles diminuait avec la densité, la hauteur, l'âge, le pourcentage de pente, l'épaisseur de matière organique et la longitude<sup>2</sup> (tableau 11). La latitude et l'altitude ainsi que les interactions entre la densité et l'âge et entre la hauteur et l'âge avaient relativement peu d'importance puisque les intervalles de confiance à 95 % de leur coefficient de régression incluait le 0. La validation du modèle apparaît encore une fois intermédiaire ( $r^2 = 0,390$ ) entre les valeurs observées et les valeurs prédites du recouvrement de lichens terricoles par station (figure 9).

**TABLEAU 2**

Résumé des modèles mixtes comparant a) la biomasse par branche des divers genres de lichens fruticuleux épiphytes en fonction de la hauteur, la densité, la région et la latitude et b) la biomasse par branche des divers genres de lichens en fonction de l'âge du peuplement, de la région et de la latitude. La hauteur, la densité, l'âge et la région sont en classes alors que la latitude est une variable continue.

	dln	dld	F	p		dln	dld	F	p
<b>a)</b>					<b>b)</b>				
<i>Alectoria</i>									
Hauteur	2	554	0,51	0,604	Âge	2	551	7,79	<b>&lt; 0,001</b>
Densité	2	558	7,23	<b>0,001</b>	Région	3	546	1,84	0,138
Région	3	555	34,37	<b>&lt; 0,001</b>	Âge*Région	6	546	2,79	<b>0,011</b>
Latitude	1	565	1,29	0,257	Latitude	1	559	0,04	0,834
<i>Bryoria</i>									
Hauteur	2	570	8,22	<b>&lt; 0,001</b>	Âge	2	558	13,86	<b>&lt; 0,001</b>
Densité	2	576	7,07	<b>0,001</b>	Région	3	574	13,22	<b>&lt; 0,001</b>
Région	3	555	34,37	<b>&lt; 0,001</b>	Latitude	1	585	19,16	<b>&lt; 0,001 (+)</b>
Latitude	1	585	10,50	<b>0,001 (+)</b>					
<i>Evernia</i>									
Hauteur	2	576	0,23	0,795	Âge	2	576	1,29	0,277
Densité	2	583	2,69	0,069	Région	3	568	3,78	<b>0,011</b>
Région	3	579	10,74	<b>&lt; 0,001</b>	Âge*Région	6	568	3,08	<b>0,006</b>
Latitude	1	594	0,03	0,857	Latitude	1	588	1,95	0,163
<i>Usnea</i>									
Hauteur	2	599	0,02	0,976	Âge	2	588	0,20	0,818
Densité	2	606	1,35	0,260	Région	3	605	1,72	0,162
Région	3	602	1,32	0,267	Latitude	1	617	0,82	0,367
Latitude	1	616	0,60	0,440					
<b>Fruticuleux</b>									
Hauteur	2	568	8,25	<b>&lt; 0,001</b>	Âge	2	556	17,01	<b>&lt; 0,001</b>
Densité	2	574	5,79	<b>0,003</b>	Région	3	571	11,50	<b>&lt; 0,001</b>
Région	3	568	18,51	<b>&lt; 0,001</b>	Latitude	1	582	18,13	<b>&lt; 0,001 (+)</b>
Latitude	1	583	10,67	<b>0,001 (+)</b>					

Note : les valeurs significatives sont en caractères gras. Le sens de la relation pour la variable « latitude » est indiquée par + ou -. Les données de tous les genres ont subi une transformation logarithmique. Les branches récoltées lors de l'inventaire 2006 ont été exclues.

**TABLEAU 3**

Résumé des modèles mixtes comparant l'abondance (fréquence et dominance) par branche des espèces de *Bryoria* en fonction de la hauteur, la densité, la région et la latitude.

	Fréquence					Dominance			
	dln	dld	F	p		dln	dld	F	p
<b><i>Bryoria furcellata</i></b>					<b><i>Bryoria furcellata</i></b>				
Hauteur	2	502	0,47	0,625	Hauteur	2	502	1,81	0,164
Densité	2	502	6,48	<b>0,002</b>	Densité	2	502	2,44	0,088
Région	3	502	21,36	<b>&lt; ,0001</b>	Région	3	502	48,80	<b>&lt; 0,001</b>
Latitude	1	502	17,37	<b>&lt; ,0001</b>	(-) Latitude	1	502	3,17	0,076
<b><i>Bryoria lanestris</i></b>					<b><i>Bryoria lanestris</i></b>				
Hauteur	2	502	8,71	<b>&lt; 0,001</b>	Hauteur	2	499	5,70	<b>0,004</b>
Densité	2	502	0,91	0,402	Densité	2	499	2,87	0,058
Région	3	502	11,16	<b>&lt; 0,001</b>	Région	3	499	3,10	<b>0,027</b>
Latitude	1	502	39,78	<b>&lt; 0,001</b>	(+) Latitude	1	499	14,87	<b>&lt; 0,001</b>
					Latitude*Région	3	499	3,19	<b>0,023</b>
					O(-); CO(+); CE(+); E(+)				
<b><i>Bryoria nadvornikiana</i></b>					<b><i>Bryoria nadvornikiana</i></b>				
Hauteur	2	502	3,15	<b>0,044</b>	Hauteur	2	496	3,50	<b>0,031</b>
Densité	2	502	0,84	0,432	Densité	2	496	0,27	0,764
Région	3	502	11,58	<b>&lt; 0,001</b>	Région	3	496	1,69	0,169
Latitude	1	502	19,22	<b>&lt; 0,001</b>	(-) Région*Hauteur	6	496	2,10	<b>0,052</b>
					Latitude	1	496	20,17	<b>&lt; 0,001</b>
									(-)
<b><i>Bryoria simplicior</i></b>					<b><i>Bryoria simplicior</i></b>				
Hauteur	2	502	1,41	0,245	Hauteur	2	502	8,35	<b>&lt; 0,001</b>
Densité	2	502	3,25	<b>0,039</b>	Densité	2	502	2,98	<b>0,052</b>
Région	3	502	1,37	0,250	Région	3	502	0,35	0,791
Latitude	1	502	12,96	<b>&lt; 0,001</b>	(+) Latitude	1	502	0,14	0,707
<b><i>Bryoria trichodes</i></b>					<b><i>Bryoria trichodes</i></b>				
Hauteur	2	502	1,80	0,167	Hauteur	2	502	1,31	0,272
Densité	2	502	1,28	0,280	Densité	2	502	0,83	0,438
Région	3	502	19,20	<b>&lt; 0,001</b>	Région	3	502	19,37	<b>&lt; 0,001</b>
Latitude	1	502	6,63	<b>0,010</b>	(-) Latitude	1	502	6,01	<b>0,015</b>

Note : les valeurs significatives sont en caractères gras. Le sens de la relation pour la variable « latitude » est indiquée par + ou -. Les données de tous les genres ont subi une transformation logarithmique. Les branches récoltées lors de l'inventaire 2006 ont été exclues. O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.

**TABLEAU 4**

Espèces indicatrices épiphytes selon les classes d'âge, la hauteur, la densité et les régions. Seules les espèces présentes sur plus 10 % des branches ont été considérées pour cette analyse (voir le tableau 1 pour la description des classes).

	Âge	Hauteur	Densité	Région
<b>Biomasse par branche</b>				
<i>Alectoria sarmentosa</i>	> 120	4	D	Est
<i>Bryoria</i> spp.	> 120	4	L	Centre-Ouest
<i>Evernia mesomorpha</i>	70-90	-	L	Ouest
<i>Usnea</i> spp.	-	-	-	Ouest
<b>Fréquence moyenne</b>				
<i>Bryoria furcellata</i>	70-90	-	L	Ouest
<i>B. lanestris</i>	> 120	4	-	Centre-Ouest
<i>B. nadvornikiana</i>	70-90	3	-	Centre-Est
<i>B. simplicior</i>	0-50	5	L	-
<i>B. trichodes</i>	> 120	-	-	Centre-Est
<b>Dominance moyenne</b>				
<i>Bryoria furcellata</i>	70-90	5	L	Ouest
<i>B. lanestris</i>	> 120	4	L	Centre-Ouest
<i>B. nadvornikiana</i>	70-90	3	C	-
<i>B. simplicior</i>	0-50	5	L	-
<i>B. trichodes</i>	> 120	-	-	Centre-Est

**TABLEAU 5**

Résumé des modèles mixtes comparant la biomasse par arbre des *Bryoria* spp., de l'ensemble des lichens foliacés et des lichens fruticuleux épiphytes en fonction de la hauteur, la densité, la région et la latitude. La hauteur, la densité et la région sont en classes alors que la latitude est une variable continue.

	dln	dld	F	p		dln	dld	F	p
<b>a)</b>					<b>b)</b>				
<i>Bryoria</i> spp.					<i>Bryoria</i> spp.				
Hauteur	2	680	23,59	< 0,001	Âge	2	705	67,74	< 0,001
Densité	2	685	15,59	< 0,001	Région*Âge	3	694	7,50	< 0,001
Région	3	683	6,46	< 0,001	Latitude	1	693	32,74	< 0,001
Région*Hauteur	6	681	4,71	< 0,001	Latitude*Région	3	694	7,60	< 0,001
Latitude	1	682	21,59	< 0,001	O(-); CO(+); CE(+); E(+)				
Latitude*Région	3	683	6,66	< 0,001					
O(-); CO(+); CE(+); E(+)									
<b>Lichens fruticuleux</b>					<b>Lichens fruticuleux</b>				
Hauteur	2	680	27,55	< 0,001	Âge	2	704	81,57	< 0,001
Densité	2	685	11,84	< 0,001	Région*Âge	3	694	4,81	0,003
Région	3	683	4,00	0,008	Latitude	1	693	14,90	< 0,001
Région*Hauteur	6	681	4,64	< 0,001	Latitude*Région	3	694	4,90	0,002
Latitude	1	682	10,42	< 0,001	O(-); CO(+); CE(+); E(+)				
Latitude*Région	3	683	4,16	0,006					
O(-); CO(+); CE(+); E(+)									
<b>Lichens foliacés</b>					<b>Lichens foliacés</b>				
Hauteur	2	694	10,94	< 0,001	Âge	2	709	7,82	< 0,001
Densité	2	692	0,07	0,928	Région*Âge	3	694	6,47	< 0,001
Région	3	690	7,21	< 0,001	Latitude	1	692	12,84	< 0,001
Latitude	1	688	9,88	0,002	Latitude* Région	3	694	6,36	< 0,001
Latitude*Région	3	690	7,10	< 0,001	O(-); CO(+); CE(+); E(-)				
O(-); CO(+); CE(+); E(-)									

Note : les valeurs significatives sont en caractères gras. Le sens de la relation pour la variable « latitude » est indiquée par + ou -. Les données de tous les genres ont subi une transformation logarithmique. Les branches récoltées lors de l'inventaire 2006 ont été exclues. O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.



**TABLEAU 6**

Les 10 meilleurs modèles parmi les 28 utilisés pour expliquer les variations de biomasse en lichens fruticuleux épiphytes à l'échelle de l'arbre à partir des données standardisées (voir le tableau A2 pour la liste complète des modèles). Les variables « densité », « hauteur », « âge » et « longitude » sont présentes dans tous les modèles.

N°	Modèle	AIC	Δ AIC	w
16	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> alt lat	4664,9	0	0,985
24	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> alt lat	4673,6	8,7	0,013
28	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> alt lat	4677,7	12,8	0,002
4	Dens haut âge long long <sup>2</sup> alt lat	4680,3	15,4	0,000
14	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> alt	4681	16,1	0,000
12	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> alt lat	4682,9	18	0,000
8	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> alt lat	4685,6	20,7	0,000
22	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> alt	4689,6	24,7	0,000
20	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> alt lat	4690,7	25,8	0,000
26	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> alt	4691,5	26,6	0,000

Note : dens : densité; haut : hauteur; alt : altitude; lat : latitude; long : longitude.

**TABLEAU 7**

Coefficients, SE et intervalles de confiance (95 %) pour les paramètres inclus dans le meilleur modèle de biomasse en lichens fruticuleux épiphytes. Les coefficients en caractères gras diffèrent de 0 car leurs intervalles de confiance excluent le 0.

Effet	Coefficient	SE	CI 95 %	
Intercept	<b>1,687</b>	0,027	1,633	1,740
Densité	- <b>0,037</b>	0,010	- 0,056	-0,018
Hauteur	0,007	0,011	- 0,014	0,029
Âge	<b>0,157</b>	0,012	0,134	0,180
Hauteur*Âge	- <b>0,024</b>	0,005	- 0,034	-0,015
Longitude	<b>0,030</b>	0,011	0,009	0,052
Longitude <sup>2</sup>	- <b>0,020</b>	0,005	- 0,029	-0,010
Altitude	<b>0,068</b>	0,010	0,048	0,087
Latitude	<b>0,047</b>	0,010	0,028	0,065



**TABLEAU 8**

Résumé des modèles mixtes comparant la biomasse par station des *Bryoria* spp., de l'ensemble des lichens foliacés et des lichens fruticuleux épiphytes en fonction de l'âge, de la région et de la latitude. L'âge et la région sont en classes alors que la latitude est une variable continue.

	dln	dld	F	p		dln	dld	F	p
<b>Biomasse en lichens fruticuleux</b>									
Densité	2	699	29,18	<b>&lt; 0,001</b>	Âge	2	701	67,05	<b>&lt; 0,001</b>
Hauteur	2	699	55,14	<b>&lt; 0,001</b>	Région	3	701	4,25	0,006
Région	3	699	4,98	<b>0,002</b>	Latitude	1	701	4,52	0,034
Latitude	1	699	4,02	<b>0,046</b>	Latitude*Région	3	701	4,25	0,005
Latitude*Région	3	699	5,05	<b>0,002</b>	O(-); CO(+); CE(+); E(+)				
O(-); CO(+); CE(-); E(+)									
<b>Biomasse en lichens foliacés</b>									
Densité	2	671	5,93	<b>0,003</b>	Âge	2	701	11,45	<b>&lt; 0,001</b>
Hauteur	2	671	32,46	<b>&lt; 0,001</b>	Région	3	701	7,94	<b>&lt; 0,001</b>
Région	3	671	7,68	<b>&lt; 0,001</b>	Latitude	1	701	55,44	<b>&lt; 0,001</b>
Région*Hauteur	6	671	3,86	<b>&lt; 0,001</b>	Latitude*Région	3	701	7,73	<b>&lt; 0,001</b>
Région*Densité*Hauteur	22	671	2,73	<b>&lt; 0,001</b>	O(-); CO(+); CE(-); E(+)				
Latitude	1	671	15,83	<b>&lt; 0,001</b>					
Latitude*Région	3	671	7,37	<b>&lt; 0,001</b>					
O(-); CO(-); CE(-); E(-)									
<b>Biomasse de <i>Bryoria</i> spp.</b>									
Densité	2	699	19,65	<b>&lt; 0,001</b>	Âge	2	701	67,43	<b>&lt; 0,001</b>
Hauteur	2	699	55,03	<b>&lt; 0,001</b>	Région	3	701	6,98	<b>&lt; 0,001</b>
Région	3	699	6,91	<b>&lt; 0,001</b>	Latitude	1	701	0,00	0,981
Latitude	1	699	12,90	<b>&lt; 0,001</b>	Latitude*Région	3	701	7,00	<b>&lt; 0,001</b>
Latitude*Région	3	699	7,03	<b>&lt; 0,001</b>	O(-); CO(+); CE(-); E(-)				
O(-); CO(+); CE(-); E(-)									

Note : les valeurs significatives sont en caractères gras. Le sens de la relation pour la variable « latitude » est indiquée par + ou -. Les données de tous les genres ont subi une transformation logarithmique. O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.

**TABLEAU 9**

**Résumé des modèles mixtes comparant le recouvrement et l'épaisseur des thalles de lichens terricoles en fonction de la hauteur, la densité, la région et la latitude.**

	dln	dld	F	p		dln	dld	F	p
<b>a)</b>					<b>b)</b>				
<b>Couvert des lichens terricoles</b>									
Densité	2	680	7,62	<b>0,001</b>	Âge	2	710	21,94	<b>&lt; 0,001</b>
Hauteur	2	680	26,48	<b>&lt; 0,001</b>	Région	3	710	18,85	<b>&lt; 0,001</b>
Région	3	680	15,94	<b>&lt; 0,001</b>	Latitude	1	710	36,74	<b>&lt; 0,001 (+)</b>
Région*Densité	6	680	2,67	<b>0,015</b>					
Région*Densité* Hauteur	22	680	1,93	<b>0,007</b>					
Latitude	1	680	2,35	0,126					
<b>Épaisseur du tapis de lichens</b>									
Hauteur	2	677	20,53	<b>&lt; 0,001</b>	Âge	2	706	10,12	<b>&lt; 0,001</b>
Densité	2	677	2,27	0,104	Région	3	707	9,90	<b>&lt; 0,001</b>
Région	3	677	5,19	<b>0,002</b>	Latitude	1	707	14,73	<b>&lt; 0,001</b>
Région*Densité* Hauteur	28	676	2,67	<b>&lt; 0,001</b>	Latitude*Région	3	707	9,94	<b>&lt; 0,001</b>
Latitude	1	677	0,61	0,437	O(-); CO(+); CE(+); E(+)				
Latitude*Région	3	677	5,21	<b>0,002</b>					
O(-); CO(+); CE(+); E(+)									

Note : les valeurs significatives sont en caractères gras. Le sens de la relation pour la variable « latitude » est indiquée par + ou -. Les données de recouvrement ont subi une transformation logarithmique alors que celles de hauteur une transformation racine carrée. O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.

**TABLEAU 10**

Les 10 meilleurs modèles parmi les 56 utilisés pour expliquer les variations du recouvrement en lichens terricoles à l'échelle de la station à partir des données standardisées (voir le tableau 14 pour la liste complète des modèles). Les variables « densité », « hauteur », « âge », « longitude » et « épaisseur de la matière organique » (mo) sont présentes dans tous les modèles. Les modèles dont les AIC sont en caractères gras ont été utilisés pour calculer les coefficients moyens.

N°	Modèle	AIC	Δ AIC	w
2	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo pente	<b>1369,0</b>	0,0	0,507
6	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo lat pente	<b>1370,6</b>	1,6	0,228
10	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo pente	<b>1372,3</b>	3,3	0,097
14	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo lat pente	<b>1373,9</b>	4,9	0,044
4	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo alt pente	<b>1374,6</b>	5,6	0,031
18	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo pente	<b>1375,6</b>	6,6	0,019
26	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo pente	<b>1375,6</b>	6,6	0,019
8	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo alt lat pente	1376,2	7,2	0,014
22	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo lat pente	1377,2	8,2	0,008

Note : dens : densité; haut : hauteur; alt : altitude; lat : latitude; long : longitude; mo : épaisseur de la matière organique.

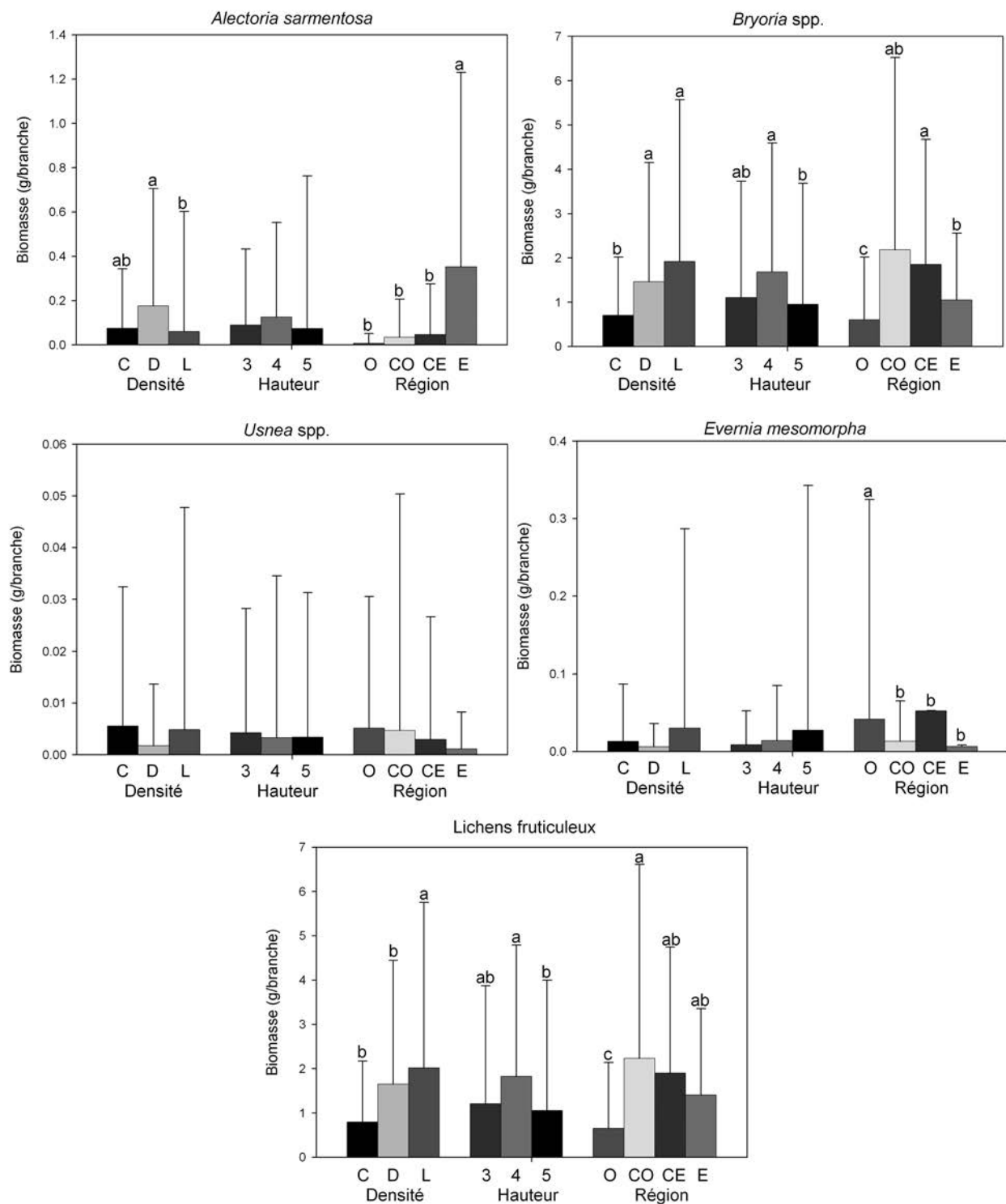
**TABLEAU 11**

Coefficients moyens, SE et intervalles de confiance (95 %) pour les paramètres inclus dans les meilleurs modèles de recouvrement des lichens terricoles. Les coefficients en caractères gras diffèrent de 0 car leurs intervalles de confiance excluent le 0.

Effet	Coefficient moyen	SE moyen	CI 95 %	
Intercept	<b>3,041</b>	0,063	3,164	2,918
Âge	- <b>0,056</b>	0,025	- 0,007	- 0,104
Densité	- <b>0,217</b>	0,021	- 0,175	- 0,259
Hauteur	- <b>0,090</b>	0,029	- 0,034	- 0,146
Longitude	- <b>0,112</b>	0,033	- 0,047	- 0,177
Longitude	- <b>0,082</b>	0,020	- 0,043	- 0,122
Altitude	0,006	0,024	0,053	- 0,040
Latitude	0,082	0,156	0,389	- 0,225
MO	- <b>0,252</b>	0,023	- 0,207	- 0,298
Pente	- <b>0,096</b>	0,022	- 0,052	- 0,139
Densité * Âge	- 0,020	0,011	0,001	- 0,042
Hauteur * Âge	- 0,007	0,013	0,019	- 0,033

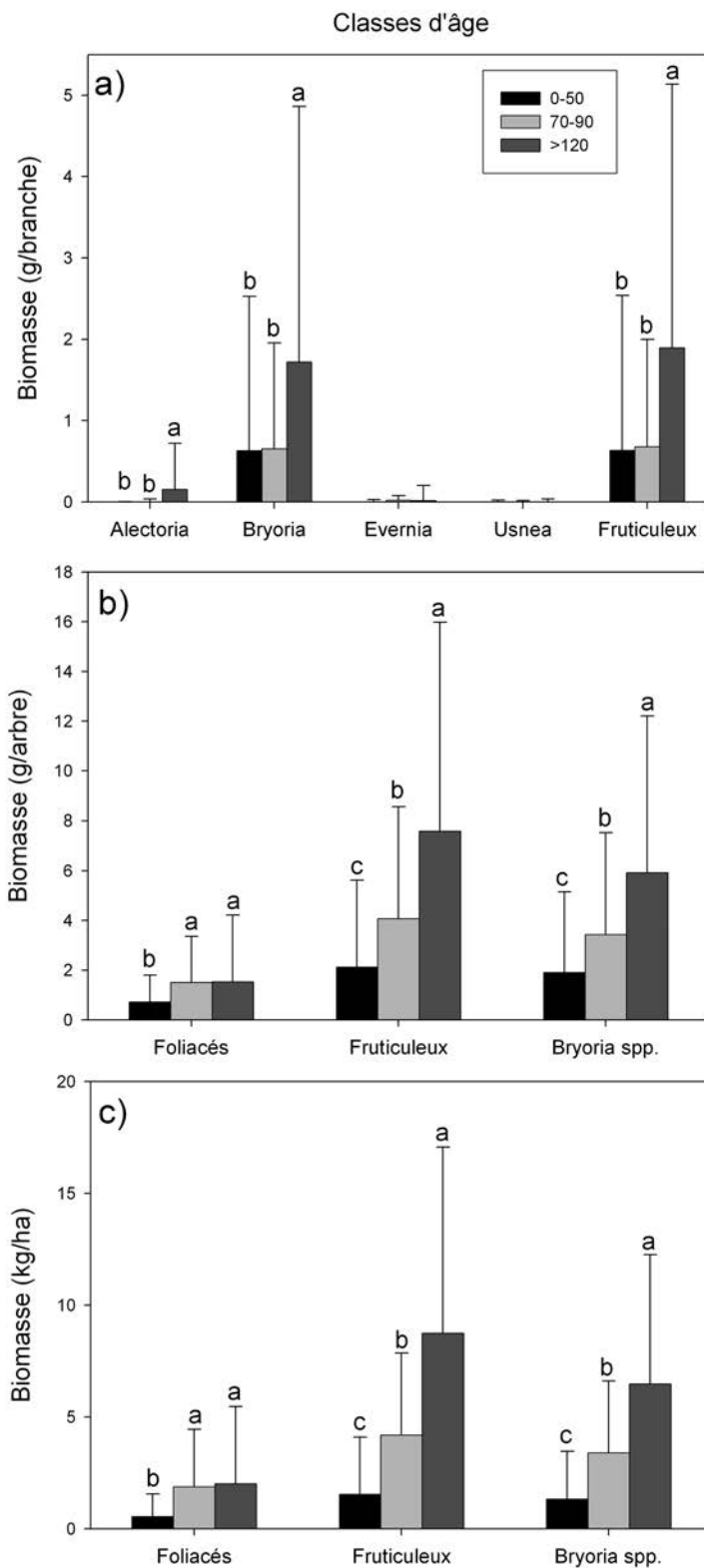
**FIGURE 1**

Biomasse moyenne d'*Alectoria sarmentosa*, d'*Usnea* spp., d'*Evernia mesomorpha*, de *Bryoria* spp. et de l'ensemble des lichens fruticuleux à l'échelle de la branche pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de biomasse et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey). O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.



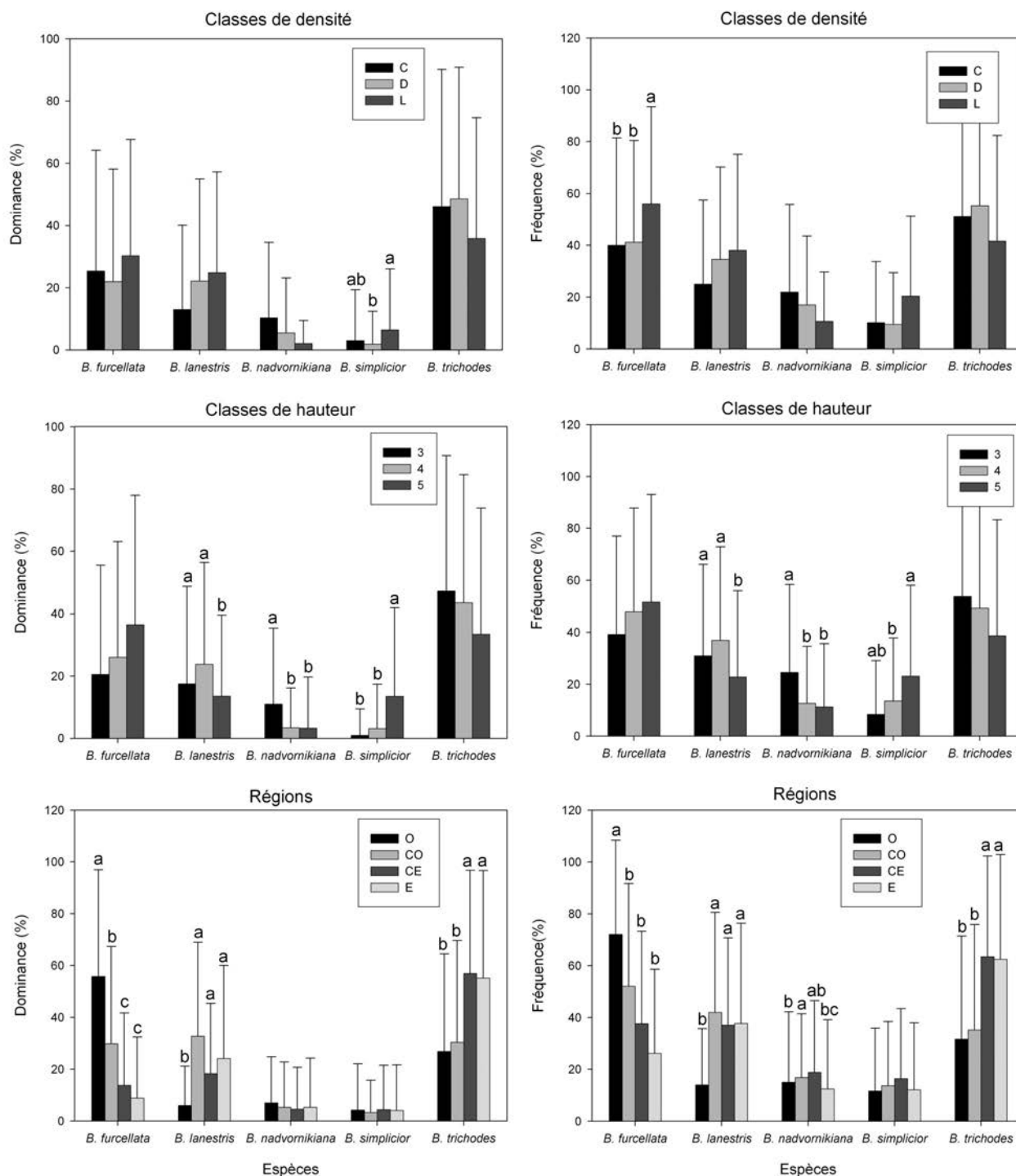
**FIGURE 2**

Biomasse moyenne des lichens épiphytes à l'échelle (a) de la branche, (b) de l'arbre et (c) du peuplement en fonction de l'âge des forêts. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de biomasse et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey).



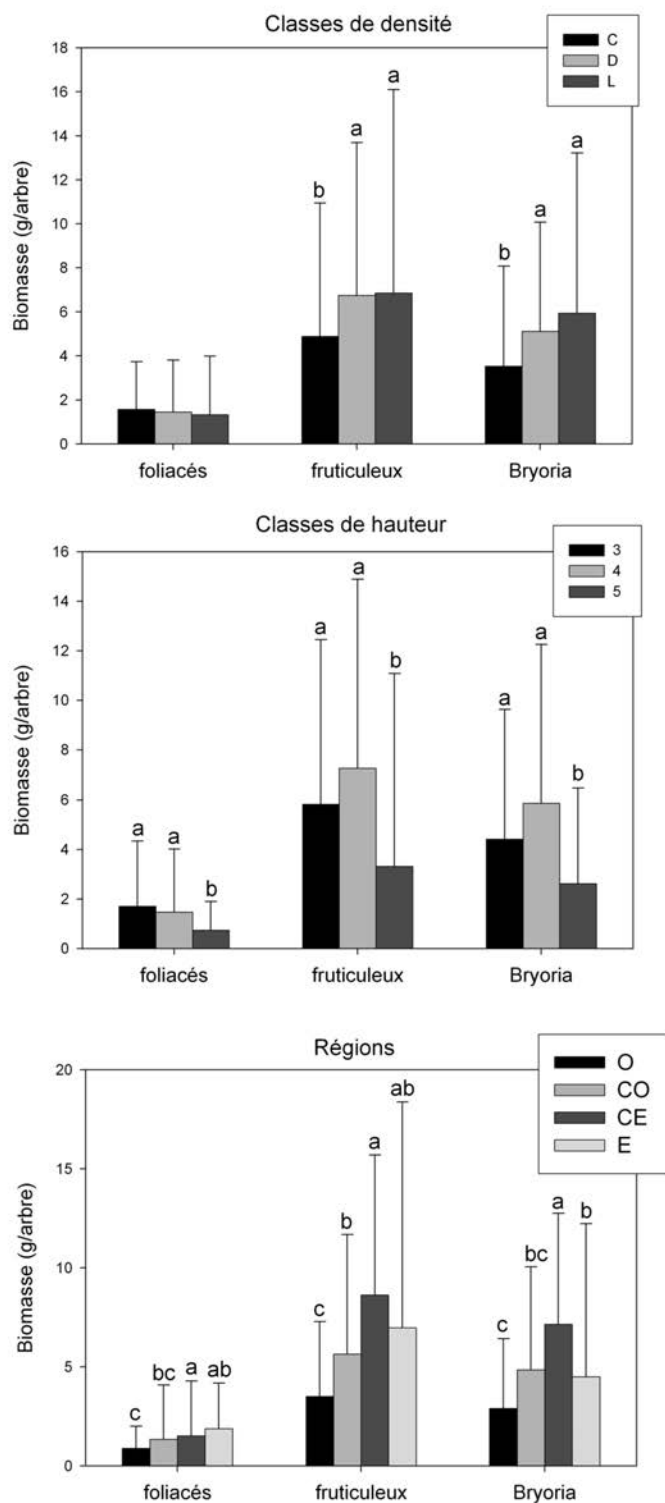
**FIGURE 3**

Dominance et fréquence des diverses espèces de *Bryoria* pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de dominance ou de fréquence et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey). O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.



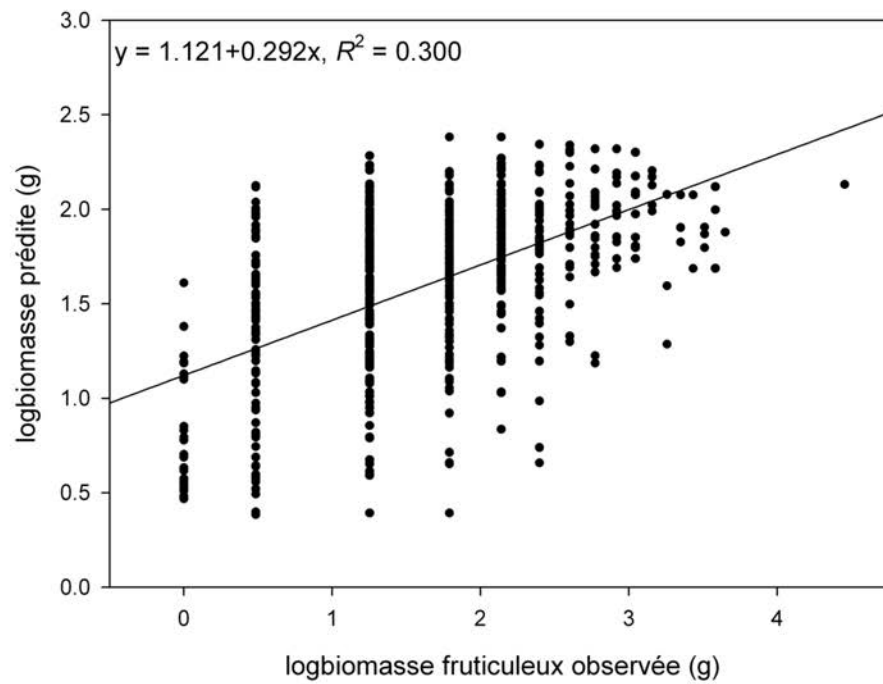
**FIGURE 4**

Biomasse moyenne des lichens foliacés, fruticuleux et des *Bryoria* spp. à l'échelle de l'arbre pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de biomasse et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey). O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.



**FIGURE 5**

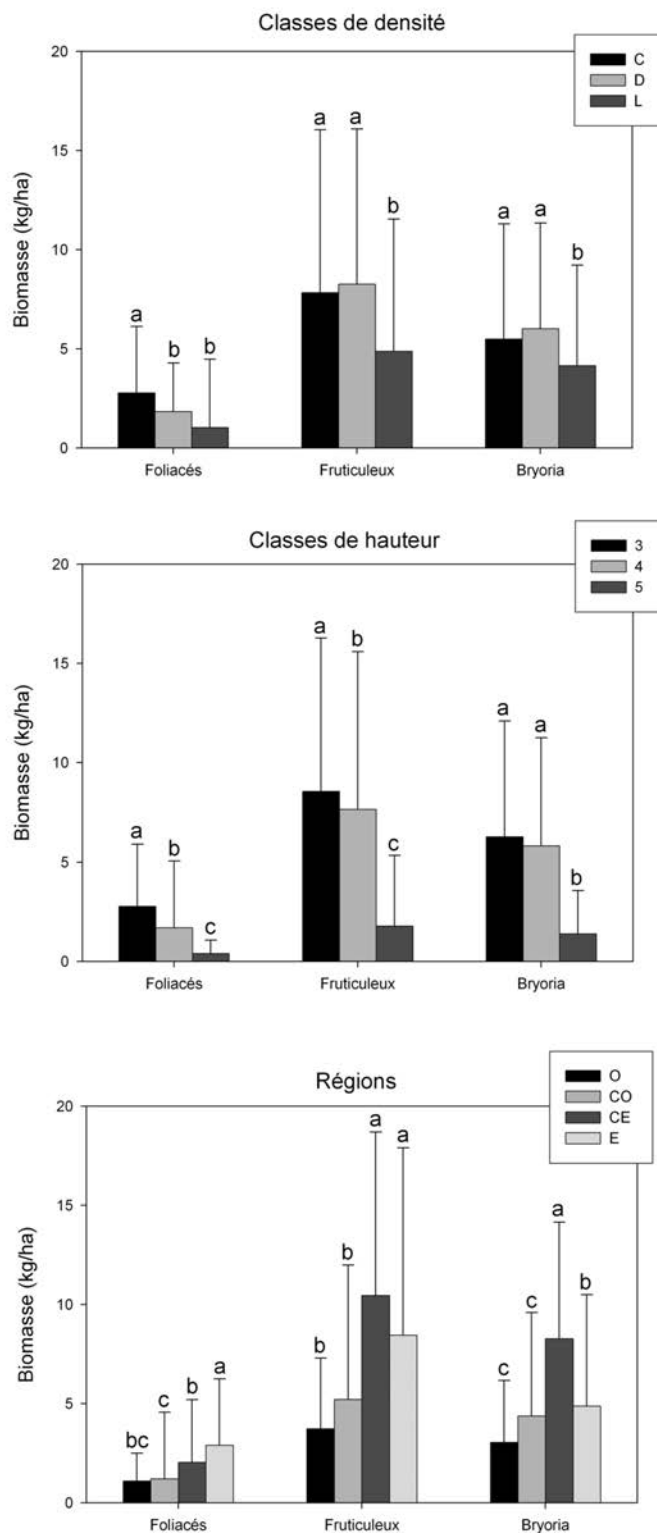
Régression entre la biomasse en lichens fruticuleux observée à l'échelle de l'arbre et la biomasse prévue à l'aide du modèle.





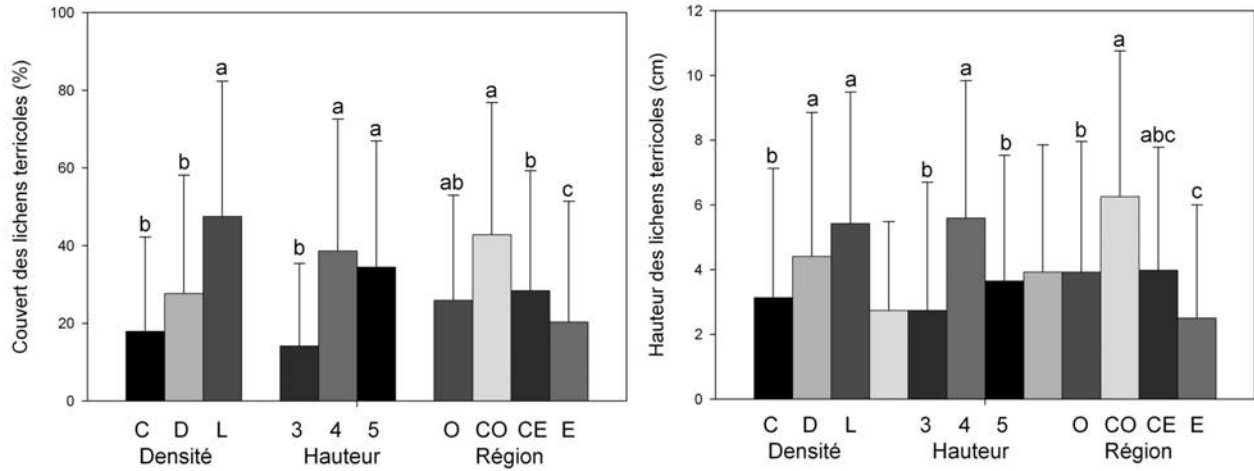
**FIGURE 6**

Biomasse moyenne des lichens foliacés, fruticuleux et des *Bryoria* spp. à l'échelle de la station pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de biomasse (reportées à l'hectare) et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey). O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.



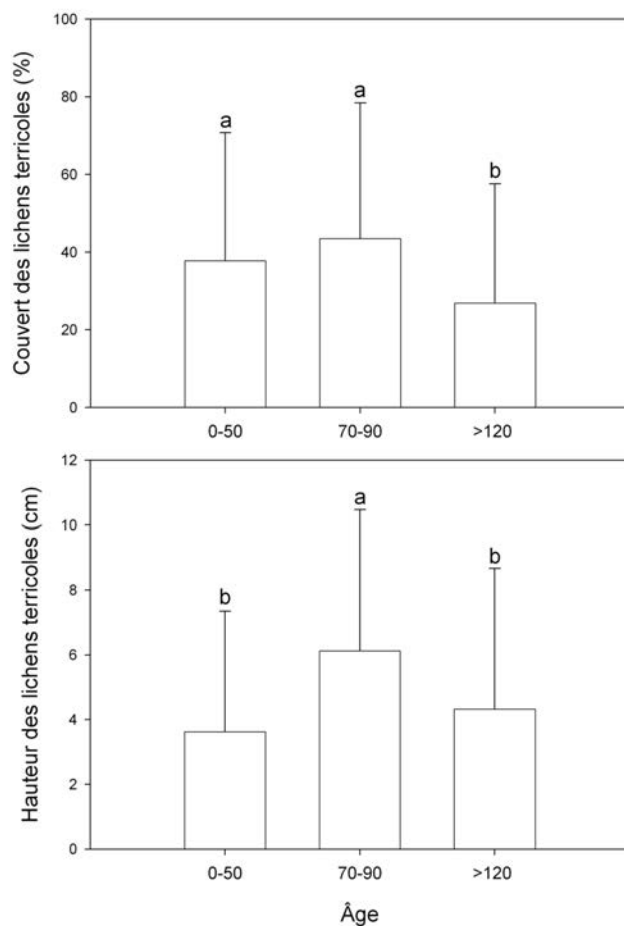
**FIGURE 7**

Recouvrement moyen et épaisseur moyenne des lichens terricoles à l'échelle de la station pour chaque classe de densité et de hauteur et en fonction de chacune des régions. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de recouvrement ou de hauteur et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey). O : Ouest; CO : Centre-Ouest; CE : Centre-Est; E : Est.



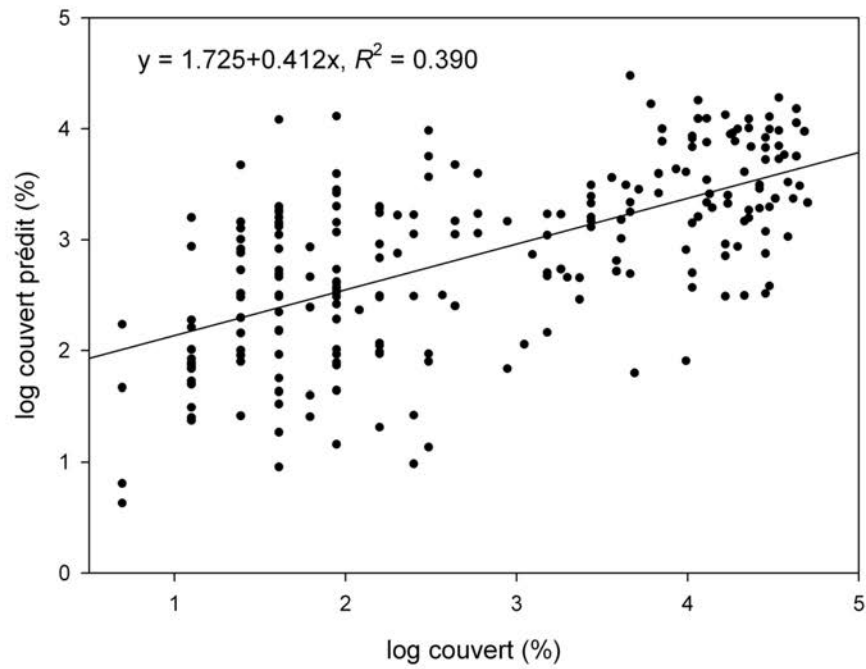
## FIGURE 8

Recouvrement moyen et épaisseur moyenne des lichens terricoles à l'échelle de la station en fonction des classes d'âge. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de recouvrement ou de hauteur et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey).



**FIGURE 9**

Régression entre le recouvrement en lichens terricoles observée à l'échelle de la station et le recouvrement prévu à l'aide du modèle.





## Discussion

L'accumulation de biomasse en lichens épiphytes et terricoles dans la forêt boréale est un processus complexe, dépendant de plusieurs facteurs affectant directement (par exemple, la croissance, la fragmentation des thalles) ou indirectement (par exemple, la diminution de la quantité de substrats) les lichens. Parmi ces facteurs, le temps écoulé depuis la dernière perturbation, la disponibilité et la qualité des substrats, le potentiel de dispersion des propagules, le microclimat et le climat régional ont une influence importante sur les lichens épiphytes et terricoles. Ces différents facteurs seront abordés dans les sections suivantes.

### 4.1 Temps écoulé depuis le dernier feu

Plusieurs études ont montré que les vieilles forêts renferment une plus forte abondance et une plus grande diversité de lichens épiphytes que les jeunes forêts (Boudreault *et al.*, 2009; Esseen *et al.*, 1996; Lesica *et al.*, 1991; McCune, 1993). Deux raisons principales peuvent expliquer l'association entre les lichens épiphytes et les vieilles forêts : (1) les propagules ont de faibles potentiels de dispersion et les probabilités qu'elles atteignent un site et le colonisent augmentent en fonction du temps écoulé depuis la perturbation (Dettki *et al.*, 2000; Esseen *et al.*, 1996; Hilmo, 2002; Sillett *et al.*, 2000); ou (2) les conditions microclimatiques sont inadéquates à l'établissement, à la croissance ou au maintien des espèces dans les jeunes forêts (Gauslaa *et al.*, 2007; Stevenson et Coxson, 2003). Nos résultats montrent que l'âge des forêts est le facteur déterminant pour expliquer la biomasse en lichens épiphytes à l'échelle de l'arbre (voir le tableau 7). La biomasse épiphyte à l'échelle de la branche et de l'arbre était particulièrement faible dans les peuplements jeunes et

matures comparativement à la biomasse observée dans les vieux peuplements. Nos résultats concordent avec ceux obtenus par Boudreault *et al.* (2009) montrant que les peuplements < 100 ans renferment une biomasse épiphyte beaucoup moins importante que ceux âgés de 101-150 ans. Selon ces auteurs, la biomasse épiphyte était faible dans les peuplements < 100 ans parce que ces derniers présentaient peu d'ouvertures (St-Denis *et al.*, 2010) et les arbres étaient en moyenne deux fois plus jeunes que ceux du stade de développement suivant (100-150 ans). Selon Sillett *et al.* (2000), la faible abondance des lichens fruticuleux épiphytes dans les jeunes forêts fermées dépendrait plus de la structure des forêts qui change en fonction du temps écoulé depuis la perturbation que des limitations dans leur capacité de dispersion. Dans notre étude, des analyses détaillées montrant les différences entre les classes de densité à l'intérieur d'une même classe d'âge montrent qu'à l'intérieur des vieux peuplements, les peuplements les plus denses n'offrent pas de bonnes conditions pour l'accumulation des lichens épiphytes à l'échelle de l'arbre (classe C; voir la figure A2 dans le matériel supplémentaire). En revanche, peu importe le degré d'ouverture des forêts, les forêts de moins de 50 ans resteront toujours faiblement colonisées par les lichens épiphytes en raison du peu de temps écoulé depuis la dernière perturbation, temps nécessaire pour la dispersion, la colonisation et la croissance des thalles et pour que des substrats de qualité se développent (voir la figure A3 dans le matériel supplémentaire). Par conséquent, le facteur temps est important pour expliquer l'accumulation de lichens épiphytes dans un site, dans la mesure où les substrats et les conditions microclimatiques appropriés sont présents dans ce site.

La longévité des substrats a une influence positive sur l'accumulation de la biomasse en lichens épiphytes puisque les substrats pourront accumuler des propagules pendant une longue période de temps (Boudreault *et al.*, 2002; Esseen *et al.*, 1996; Lyons *et al.*, 2000). Comme plusieurs auteurs l'ont auparavant observé (Esseen *et al.*, 1996; Lyons *et al.*, 2000; Boudreault *et al.*, 2009), la biomasse en lichens fruticuleux épiphytes dans cette étude était corrélée à la longueur et au diamètre de la branche, deux variables souvent fortement corrélées à l'âge de la branche. Les grosses branches offrent un plus grand nombre de substrats pour l'établissement et la croissance des lichens. Leur écorce possède en plus des propriétés physiques et chimiques particulières souvent plus favorables à l'établissement des lichens (Johansson et Ehrlén, 2003).

Plusieurs auteurs ont estimé à une centaine d'années le temps nécessaire pour qu'un recouvrement important de lichens terricoles soit à nouveau observé dans les forêts après feu (Arseneault *et al.*, 1997; Briand *et al.*, 2009; Coxson et Marsh, 2001; Morneau et Payette, 1989). Par exemple, dans la pessière à lichens, Morneau et Payette (1989) ont observé une dominance des *Cladonia* à partir de 100 ans après feu qui se maintient par la suite en l'absence de perturbation. À l'opposé, dans la pessière à mousses, les lichens sont remplacés par les mousses hypnacées après la fermeture du couvert forestier puisque les nouvelles conditions microclimatiques favorisent la croissance des mousses (Foster, 1985). Dans le cas particulier des forêts paludifiées (par exemple, sur la ceinture d'argile de l'Abitibi), le recouvrement des lichens terricoles augmente dans les forêts plus vieilles (> 200 ans), après la réouverture du couvert forestier suite à la mort de certains individus de la première cohorte (Zouaoui, 2010). Dans l'étude actuelle, le déclin observé dans les plus vieilles forêts (> 120 ans) semble être associé à une augmentation du recouvrement des mousses dans ces forêts (voir la figure A4 dans le matériel supplémentaire). Même si le recouvrement en *Cladonia* était aussi important dans les forêts âgées de 0-50 ans que dans celles

âgées de 70-90 ans, la hauteur des thalles était toutefois supérieure dans les forêts de 70-90 ans. Une période de 70-90 ans semble donc nécessaire pour que la biomasse maximale en *Cladonia* soit atteinte dans le territoire étudié.

#### 4.2 Structure horizontale et verticale des forêts

Les résultats de cette étude indiquent que les peuplements moins denses et plus ouverts comportent une biomasse de *Bryoria* et d'*A. sarmentosa* par branche et une biomasse en *Bryoria* et en lichens fruticuleux par arbre plus importantes que les peuplements denses relativement fermés. La structure du couvert forestier influence fortement les conditions environnementales prévalant dans les forêts. Par exemple, l'ouverture de la canopée avec le temps depuis le dernier feu (~100 ans) favorise la pénétration de la lumière et de l'humidité (Geiger, 1965; McCune, 1993) ainsi que l'établissement et la croissance des lichens épiphytes dans les forêts. Par exemple, plusieurs études montrent que la croissance des lichens est limitée dans les forêts fermées en raison de la faible luminosité et qu'une ouverture du couvert peut accroître le taux de photosynthèse et favoriser la croissance des lichens (Gauslaa *et al.*, 2006, 2007; Jansson *et al.*, 2009). Par contre, la pénétration du vent dans les forêts lorsque le couvert forestier est ouvert peut avoir un effet significatif sur la biomasse des lichens épiphytes en fragmentant les thalles fragiles de certaines espèces au port retombant, particulièrement les *Bryoria* et *A. sarmentosa* (Boudreault *et al.*, 2008; Boudreault, 2011; Esseen et Renhorn, 1998; Rheault *et al.*, 2003).

À l'échelle de la placette, cependant, même si les peuplements de faible densité (< 25 %) renferment une plus forte biomasse par branche et par arbre de lichens épiphytes comparativement aux peuplements les plus fermés (> 40 %), comme la quantité de substrats disponibles pour la colonisation des lichens y est inférieure, la biomasse totale y est aussi inférieure (voir la figure 6). Un phénomène similaire avait été remarqué dans les pessières à mousses de l'Abitibi où le déclin des lichens dans les plus vieux peuplements

(> 200 ans) était principalement expliqué par la faible densité de tiges observée dans ces peuplements (Boudreault *et al.*, 2009). Jaakkola *et al.* (2006), dans une étude réalisée dans les forêts du nord de la Finlande, ont également montré que la disponibilité de substrats dans les forêts plus âgées et plus ouvertes était un facteur limitant pour l'abondance des lichens épiphytes.

Dans cette étude, c'est dans les peuplements les moins hauts, ceux dont la hauteur était < 7 m (classe 5), que la plus faible biomasse de *Bryoria* et de lichens fruticuleux a été trouvée. Les branches prélevées dans ces sites faisaient aussi majoritairement partie de la classe d'âge 0-50 ans (voir la figure A4 dans le matériel supplémentaire). Les branches de la strate de hauteur 1 à 3 m dans la classe 5 étaient vraisemblablement plus jeunes que celles des autres classes de hauteur et, par conséquent, peu colonisées par les lichens. Un fort couvert d'aiguilles sur les branches de ces arbres aurait pu aussi influencer négativement la colonisation des lichens (Boudreault *et al.*, 2009).

Nos résultats ont montré que la structure des forêts avait une grande influence sur le recouvrement et la hauteur des lichens terricoles du genre *Cladonia* (groupe *Cladina*). Dans les forêts relativement fermées et les plus hautes, l'abondance et la hauteur des lichens terricoles étaient particulièrement faibles. Lesmerises *et al.* (2011), dans une étude réalisée à ~100 km au nord de la rivière Saguenay, ont également trouvé une plus faible occurrence de lichens terricoles avec une augmentation de la hauteur et de la densité du peuplement. Plusieurs études ont montré que dans les forêts fermées, les conditions microclimatiques telles qu'une diminution de la lumière parvenant au sol, une augmentation de l'humidité ainsi qu'une accumulation de matière organique favorisent le développement d'un tapis de mousses au détriment des lichens terricoles (Coxson et Marsh, 2001; Esseen *et al.*, 1997; Fenton *et al.*, 2005; Foster, 1985; Heinselman, 1981; Johnson, 1981). Dans les forêts plus ouvertes, les lichens seraient capables de maintenir leur dominance en absence de perturbations (Morneau et Payette, 1989). Dans

certains cas, l'ouverture graduelle de la canopée des forêts fermées avec le temps pourrait favoriser la réinstallation et la croissance des lichens en permettant à la lumière d'atteindre le sol (Zouaoui, 2010).

#### 4.3 Écologie des taxons de lichens épiphytes

Le genre *Bryoria* est le groupe de lichens fruticuleux dominant dans cette étude. Les espèces du genre *Bryoria* ont généralement une grande amplitude écologique par rapport aux conditions de lumière et d'humidité (Edwards *et al.*, 1960). Elles sont tolérantes aux conditions de sécheresse, mais supportent mal les périodes d'hydratation prolongées (Campbell et Coxson, 2001; Goward, 1998). Ce genre est représenté par une dizaine d'espèces au Québec. Parmi ce genre, *B. furcellata*, *B. trichodes* et *B. lanestris* étaient les espèces les plus fréquentes. Le genre *Bryoria* est un genre complexe, représenté à la fois par des espèces de début et de fin de succession. Par exemple, les espèces au port buissonnant (par exemple, *B. furcellata* et *B. simplicior*), se dispersant à l'aide de sorédies, ont un potentiel de dispersion élevé, colonisent relativement tôt les sites (sont déjà abondantes dans les jeunes peuplements < 50 ans) et sont bien adaptées à des conditions de fort ensoleillement. Les résultats semblent indiquer un potentiel de dispersion assez élevé pour *B. nadvornikiana*, qui se disperse principalement par sorédies puisque cette espèce est fréquente et abondante dans les peuplements matures âgés entre 50 et 90 ans. À l'opposé, les espèces plus filamenteuses (*B. lanestris* et *B. trichodes*), dont le port est retombant et qui se dispersent davantage à l'aide de fragments de thalle plus lourds que par sorédies, sont moins efficaces sur le plan de la dispersion, mettent davantage de temps à coloniser un site et sont plus abondantes dans les vieux peuplements. Ces deux espèces sont indicatrices de forêts âgées de plus de 120 ans. Selon Brodo et Hawksworth (1977), l'espèce *B. nadvornikiana* est particulièrement bien adaptée à de faibles conditions d'ensoleillement et, parmi les *Bryoria* rencontrés, elle est



probablement la plus tolérante à l'ombre. Dans notre étude, cette espèce était plus fréquente et abondante dans les peuplements les plus hauts, vraisemblablement parce que les branches de la canopée inférieure y sont davantage ombragées que dans les peuplements moins hauts.

L'écologie des espèces du genre *Usnea* a été peu étudiée. Ce groupe comprend un grand nombre d'espèces avec des exigences écologiques différentes, certaines étant côtières et d'autres plus continentales (Halonon *et al.*, 1998; Laflamme-Lévesque, 1983). Les espèces rencontrées dans notre étude étaient probablement plus continentales que côtières puisque le groupe ne montre pas d'association particulière avec les régions plus humides telles que les régions Est ou Centre-Est. Il est à noter également que ce genre était globalement très peu abondant dans le territoire d'étude.

*Evernia mesomorpha* est particulièrement abondant dans les sites ensoleillés (Brodo *et al.*, 2001). Dans la ceinture d'argile de l'Abitibi, cette espèce était plus souvent notée dans les forêts relativement ouvertes comportant une forte proportion de pins gris (Boudreault *et al.*, 2002) et elle était peu influencée par l'âge du peuplement ou l'âge de l'arbre (Boudreault *et al.*, 2009). À l'échelle du Québec, cette espèce était plus abondante et fréquente dans les forêts de la région Ouest comparativement aux autres régions.

*Alectoria sarmentosa* est une espèce avec une distribution côtière (Brodo *et al.*, 2001; Laflamme-Lévesque *et al.*, 1983), généralement rencontrée dans la partie inférieure de la canopée (Campbell et Coxson, 2001). Au Québec, cette espèce est particulièrement abondante dans les sapinières (Arseneau *et al.*, 1997). Dans le territoire d'étude, *A. sarmentosa* montrait clairement une préférence pour la portion Est plus humide du Québec. Nos résultats montrent que son abondance diminuait à mesure que l'on s'éloignait de la côte. Selon Brodo *et al.* (2001), cette espèce pourrait être limitée dans la portion Ouest du Québec aux stations particulièrement riches et à certains îlots plus humides. Cette espèce est associée aux

vieilles forêts dans plusieurs régions du monde (Esseen *et al.*, 1997) et son association avec les vieilles forêts pourrait s'expliquer par son faible potentiel de dispersion. Dans notre étude, l'espèce *A. sarmentosa* était absente ou très faiblement représentée dans les peuplements jeunes et matures, et elle était significativement plus abondante à l'échelle de la branche dans les vieux peuplements (> 120 ans). Le degré d'ouverture de la canopée dans les peuplements de densité L est probablement trop élevé pour cette espèce adaptée à des conditions de lumière diffuse, associée à des habitats relativement humides et qui est vulnérable à la fragmentation par le vent (c'est-à-dire que le thalle est très finement divisé et retombant). Dans le territoire d'étude, des forêts dont la densité du couvert se situe entre 25 et 40 % et qui sont âgées de plus de 120 ans seraient l'habitat optimal pour cette espèce.

#### 4.4 Localisation de la placette

Le climat continental plus sec à l'ouest comparativement à d'autres régions du Québec pourrait expliquer la plus faible abondance de lichens épiphytes rencontrée dans la région Ouest. *A. sarmentosa* était nettement plus abondant dans la région Est et, à l'opposé, *E. mesomorpha* et *B. furcellata* étaient plus abondants dans la région Ouest. Ces espèces ont des exigences écologiques contrastées, la première étant associée aux habitats plus humides alors que les deux dernières sont tolérantes aux conditions de sécheresse et communes dans les endroits bien éclairés (Brodo et Hawksworth, 1977; Brodo *et al.*, 2001). Les plus fortes valeurs de recouvrement de lichens terricoles qu'on retrouve dans la région Ouest, comparativement à la région Est, concordent avec les résultats obtenus par Crête *et al.* (1990). Les conditions de croissance seraient moins favorables pour les lichens et, inversement, plus favorables pour les mousses dans la région Est que dans la région Ouest, probablement en raison des précipitations plus élevées et du cycle de feu plus long (Bouchard *et al.*, 2008).

La latitude influençait également l'abondance des lichens épiphytes et des lichens terricoles. Cer-



taines espèces sont plus abondantes dans les forêts situées plus au nord alors que d'autres sont plus abondantes au sud. Par exemple, nos résultats concernant *B. simplicior* concordent avec les observations réalisées par Thomson (1984), qui considère cette espèce comme étant caractéristique de la portion nord de la forêt boréale, tant en Amérique qu'en Europe et en Asie. À l'opposé, *B. nadvornikiana* est, selon Brodo et Hawksworth (1977), une espèce particulièrement abondante dans la portion sud de la forêt boréale. Nous l'avons observé plus fréquemment et abondamment dans les forêts situées plus au sud. L'augmentation de l'abondance des lichens terricoles avec la latitude est conforme aux résultats attendus, puisque que les placettes situées au nord de la latitude 52° Nord font partie pour la plupart du domaine bioclimatique de la pessière à lichens (sauf pour la plupart des placettes de la région Est qui font partie du domaine bioclimatique de la pessière à mousses). Dans ce domaine caractérisé par des forêts ouvertes, le climat, le type de sol, les feux plus fréquents ou des perturbations en rafale pourraient nuire à la régénération des épinettes noires, créant ainsi des conditions propices à l'accumulation et au maintien des lichens terricoles (Kershaw, 1977, 1978; Morneau et Payette, 1989; Payette et al., 2000).

#### **4.5 Importance des lichens épiphytes et terricoles dans les peuplements nordiques pour le caribou**

Selon nos résultats, les forêts âgées entre 70 et 90 ans, peu denses (< 25 % de couvert) et dont la hauteur moyenne des arbres est < 12 m de hauteur seraient de bons habitats pour l'alimentation du caribou forestier puisque ceux-ci contiennent une forte abondance de lichens terricoles (c'est-à-dire que 40 % du sol, en moyenne, est recouvert par les lichens terricoles). Ces résultats se comparent à ceux de Hins et al. (2009) dans la région du Saguenay–Lac-Saint-Jean. Ces auteurs ont observé une plus forte utilisation par les caribous des forêts matures dont la densité de couvert est inférieure à 25 % et dont la couverture au sol par les lichens est supérieure à 40 %.

En comparaison avec la biomasse disponible pour les caribous au sol, la biomasse en lichens épiphytes disponible pour les caribous est généralement peu abondante en forêt boréale (Boudreault et al., 2009; Courtois et al., 2007; Zouaoui, 2010). Toutefois, les lichens épiphytes peuvent être une source complémentaire de nourriture quand les lichens terricoles sont inaccessibles (trop grande accumulation de neige ou présence d'une croûte de glace) (Courtois et al., 2007; Mosnier et al., 2003; Stone et al., 2008; Thomas et al., 1996). Les lichens épiphytes sont surtout utilisés dans les endroits où ils sont particulièrement abondants, tels que le bord des lacs (Cichowski, 1996).

La biomasse en lichens épiphytes estimée dans cette étude (moyenne de 6,7 kg/ha, entre 1 et 3 m de hauteur) pourrait se comparer aux résultats obtenus par Jaakkola et al. (2006) dans le nord de la Finlande (entre 1 et 7 kg/ha (sous 2 m)). Courtois et al. (2007) ont obtenu des estimations de biomasse en lichens fruticuleux épiphytes pour la région Centre du Québec (~50° Nord, ~70° Ouest) inférieures à celles obtenues dans notre étude (entre 3 et 4,5 kg/ha (entre 1 et 3 m)). Cette étude a toutefois été réalisée dans un territoire fortement aménagé où les modifications des forêts au plan des conditions environnementales peuvent influencer négativement l'accumulation de biomasse en lichens épiphytes (Boudreault et al., 2008; Rheault et al., 2003). Il est à noter que la biomasse estimée dans la strate inférieure des arbres, considérée comme étant accessible aux caribous, ne représente qu'une faible portion de la biomasse en lichens épiphytes que peut contenir un arbre, principalement en raison du faible nombre de branches à cette strate de hauteur. Par exemple, Jaakkola et al. (2006) ont estimé que la biomasse comprise entre 0 et 2 m de hauteur correspond seulement entre 1 % et 11 % de la biomasse totale en lichens épiphytes que peut contenir un arbre. Boudreault et al. (2009) ont trouvé près de deux fois moins de lichens dans la strate de hauteur de 0-5 m comparativement à la strate de hauteur 5-10 m dans des pessières à mousses de l'ouest du Québec.

Nos résultats sous-estiment probablement la biomasse en lichens épiphytes pouvant servir de nourriture aux caribous forestiers. Par exemple, lorsque la couverture de neige est très épaisse, les caribous peuvent s'alimenter de lichens situés entre 4 et 5 m de hauteur (Rominger *et al.*, 1996). De plus, une source additionnelle de lichens est souvent présente sur la neige lorsque des lichens sont délogés par des épisodes de vents violents, la neige ou la glace, ou lorsque des arbres sont renversés lors d'un chablis. Enfin, les caribous préfèrent les lichens épiphytes du genre *Bryoria* (Rominger *et al.*, 1996) et ce groupe était de loin le plus abondant dans notre étude.



## Conclusion

Dans les peuplements de densité de couvert variant entre 25 et 40 % (classe D), nous avons observé une forte biomasse des deux groupes de lichens épiphytes les plus abondants (*Bryoria* et *Alectoria*), tant à l'échelle de la branche, de l'arbre que du peuplement. Dans les peuplements dont la densité était supérieure à 40 % (classe C), les forêts étaient trop fermées pour permettre une forte accumulation de lichens épiphytes à l'échelle de la branche et de l'arbre. Toutefois, la forte densité de tiges dans ces peuplements compensait pour la plus faible abondance de lichens et, par conséquent, la biomasse estimée à l'échelle du peuplement était comparable à celle retrouvée dans les peuplements de densité D. Puisque le caribou semble attiré par des arbres possédant une forte abondance en lichens épiphytes (Cichowski, 1996), il est probable que ces sites soient moins attractifs pour cet animal que ceux qui sont plus ouverts. À l'opposé, dans les peuplements dont la densité était inférieure à 25 % (classe L), la quantité de substrats disponibles pour les lichens était un facteur limitant l'abondance des lichens épiphytes à l'échelle du peuplement. Les peuplements de plus de 7 m de hauteur renfermaient une forte biomasse en lichens épiphytes à toutes les échelles étudiées comparativement aux peuplements de moins de 7 m. La biomasse moyenne en lichens épiphytes entre 1 et 3 m de hauteur a été estimée à 6,7 kg/ha.

Le plus fort recouvrement en lichens terricoles a été observée dans les peuplements de densité de couvert inférieure à 25 % (classe L), avec près de deux fois plus de lichens terricoles (groupe *Cladina*) que dans les peuplements dont la densité variait de 25 à 40 %. Dans ces peuplements ouverts (classe L), le recouvrement moyen des lichens

fruticuleux au sol était d'environ 50 %. Le recouvrement le plus élevé en lichens terricoles a été noté dans les peuplements de moins de 12 m de hauteur.

Plusieurs espèces étaient indicatrices des forêts de densité inférieure à 25 % (classe L) : *Bryoria* spp., *E. mesomorpha*, *B. furcellata*, *B. simplicior* et *B. lanestrus*. *B. nadvornikiana* était la seule espèce associée aux forêts les plus hautes (classe 3) et les plus denses (classe C) et *A. sarmentosa* était la seule espèce associée aux forêts dont la densité se situait entre 25 et 40 % (classe D) et à la région Est.

En bref, au nord de la latitude 50° Nord, le recouvrement en lichens terricoles, la biomasse épiphyte et la composition en espèces de lichens épiphytes étaient associés de façon significative aux caractéristiques des peuplements. La biomasse en lichens épiphytes était supérieure dans la classe de densité 25 à 40 % alors que l'abondance des lichens terricoles était nettement supérieure dans les forêts ouvertes dont la densité était inférieure à 25 %. Les peuplements de classe de hauteur 4 (7 à 12 m) sont de bons habitats à la fois pour les lichens terricoles et épiphytes. Une période de 120 ans doit s'écouler pour qu'une forte biomasse de lichens épiphytes ait le temps de s'accumuler, alors que de 70 à 90 ans sont nécessaires pour la formation d'un tapis de lichens terricoles important. Enfin, l'abondance en lichens variait de façon régionale : la biomasse en lichens épiphytes était supérieure dans les régions Centre-Est et Est alors que le recouvrement en lichens terricoles était supérieur dans les régions Ouest et Centre-Ouest.





## Références

- Armstrong, R.A., 1988. Substrate colonization, growth and competition. *Dans* : Galum, M. (sous la direction de). CRC Handbook of lichenology, Volume II, Boca Raton, (Florida) : CRC Press. Assen, Pays-Bas.
- Arseneau, M.-J., L. Sirois, et J.-P. Ouellet, 1997. Effects of altitude and tree height on the distribution and biomass of fruticose arboreal lichens in an old growth balsam fir forest. *Écoscience* 1 : 206-213.
- Arseneault, D., N. Villeneuve, C. Boismenu, Y. Leblanc et J. Deshayé, 1997. Estimating lichen biomass and caribou grazing on the wintering grounds of northern Quebec: an application of fire history and Landsat Data. *J. Appl. Ecol.* 34 : 65-78.
- Barkman, J.J., 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, Pays-Bas.
- Berger, J.-P., J. Joncas, P. Morin, C. Morneau, Y. Philibert et P. Racine, 2008. Normes d'inventaire écodendrométrique nordique. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers. 251 p.
- Bouchard, M., D. Pothier et S. Gauthier, 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Can. J. For. Res.* 38(6) : 1621-1633.
- Boudreault, C., 2011. Les lichens épiphytes dans la pessière à mousses de l'Ouest du Québec : indicateurs de la qualité et de la fragmentation des habitats. Thèse de doctorat. Université du Québec à Montréal.
- Boudreault, C., Y. Bergeron, S. Gauthier et P. Drapeau, 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Can. J. For. Res.* 32(6) : 1080-1093.
- Boudreault, C., Y. Bergeron, P. Drapeau et L.M. López, 2008. Edge effects on epiphytic lichens in remnant stands of managed landscapes in the eastern boreal forest of Canada. *For. Ecol. Manage.* 255(5-6) : 1461-1471.
- Boudreault, C., Y. Bergeron et D. Coxson, 2009. Factors controlling epiphytic lichen biomass during post-fire succession in black spruce boreal forest. *Can. J. For. Res.* 39 : 2168-2179.
- Briand, Y., J.-P. Ouellet, C. Dussault et M.-H. St-Laurent, 2009. Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest: empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Écoscience* 16 : 330-340.
- Brodo, I.M. et D.L. Hawksworth, 1977. *Alectoria* and allied genera in North America. *Opera Botanica* 42 : 1-77.
- Brodo, I.M., S.D. Sharnoff et S. Sharnoff, 2001. Lichens of North America. Yale University Press, New Haven, Conn.
- Burnham, K.P. et D.R. Anderson, 2004. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2<sup>nd</sup> ed. Springer.

- Campbell, J. et D.S. Coxson, 2001. Canopy microclimate and arboreal lichen loading in subalpine spruce-fir forest. *Can. J. Bot.* 79 : 537-555.
- Cichowski, D.B., 1996. Managing woodland caribou in West-central British Columbia. *Rangifer* 9 : 119-126.
- Courtois, R., 2003. La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. Thèse de doctorat, Université du Québec à Rimouski.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras et C. Dussault, 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Écoscience* 14 : 491-498.
- Coxson, D.S. et J. Marsh, 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forest of northern interior British Columbia. *Can. J. Bot.* 79 : 1449-1464.
- Crête, M., C. Morneau et R. Nault, 1990. Biomasse et espèces de lichens terrestres disponibles pour le caribou dans le nord du Québec. *Can. J. Bot.* 68 : 2047-2053.
- Dettki, H., P. Klintberg et P.-A. Esseen, 2000. Are epiphytic lichens in young forests limited by local dispersal. *Écoscience* 7 : 317-325.
- Dufrêne, M. et P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67 : 345-366.
- Edwards, R.Y., J. Soos et R.W. Ritcey, 1960. Quantitative observations on epidendric lichens used as food by caribou. *Ecology* 41 : 425-431.
- Esseen, P.-A. et K.-E. Renhorn, 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conserv. Biol.* 12 : 1307-1312.
- Esseen, P.-A., K.-E. Renhorn et R.B. Pettersson, 1996. Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effects of branch quality. *Ecol. Appl.* 6: 228-238.
- Esseen, P.A., B. Ehnström, L. Ericson et K. Sjöberg, 1997. Boreal forests. *Ecol. Bull.* 46 : 16-47.
- Fenton, N., N. Lecomte, S. Légaré et Y. Bergeron, 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *For. Ecol. Manage.* 213(1-3) : 151-159.
- Fortin, D., R. Courtois, P. Etcheverry, C. Dussault et A. Gingras, 2008. Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *J. Appl. Ecol.* 45 : 1392-1400.
- Foster, D.R., 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (Black Spruce) – *Pleurozium* forests of southeastern Labrador, Canada. *J. Ecol.* 73 : 517-534.
- Gauslaa, Y., 1997. Population structure of the epiphytic lichen *Usnea longissima* in a boreal *Picea abies* forest. *Lichenologist* 29 : 455-469.
- Gauslaa, Y., M. Lie, K.A. Solhaug et M. Ohlson, 2006. Growth and morphological acclimatation of the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* in forests with contrasting light climates. *Oecologia* 147 : 406-416.
- Gauslaa, Y., K. Palmqvist, K.A. Solhaug, H. Holien, O. Hilmo, L. Nyballen, L.C. Myhre et M. Ohlson, 2007. Growth of epiphytic old forest lichens across climatic and successional gradients. *Can. J. For. Res.* 37 : 1832-1845.
- Geiger, R., 1966. *Climate near the ground*. Harvard University Press. 611 p.

- Goward, T., 1998. Observations on the ecology of the lichens genus *Bryoria* in high elevation conifer forests. *Canadian Field-Naturalist* 112 : 496-501.
- Green, T.G.A., A. Meyer, B. Buedel, H. Zellner et O.L. Lange, 1995. Diel patterns of CO<sub>2</sub>-exchange for six lichens from a temperate rain forest in New Zealand. *Symbiosis* 18 : 251-273.
- Halonen, P., P. Clerc, I.M. Brodo et K. Wulf, 1998. Synopsis of the Genus *Usnea* (Lichenized Ascomycetes) in British Columbia, Canada. *The Bryologist* 101 : 36-60.
- Hedenås, H., V.O. Bolyukh et B.G. Jonsson, 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *J. Veg. Sci.* 14 : 233-242.
- Heinken, T., 1999. Dispersal patterns of terricolous lichens by thallus fragments. *Lichenologist* 31 : 603-612.
- Heinselman, M.L., 1981. Fire and succession in the conifer forests of North America. *Dans* : West, D.C., H.H. Shugart et D.B. Botkin (éditeurs). *Forest succession: concepts and application*. Springer-Verlag, New York, New York, USA. p. 374-406.
- Hilmo, O., 2002. Growth and morphological response of old-forest lichens transplanted into a young and an old *Picea abies* forest. *Ecography* 25 : 329-335.
- Hins, C., J.-P. Ouellet, C. Dussault et M.-H. St-Laurent, 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect. *For. Ecol. Manage.* 257 : 636-643.
- Hyvarinen, M., P. Halonen et M. Kauppi, 1992. Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the middle-boreal forests of Finland. *Lichenologist* 24 : 165-180.
- Jaakkola, L.M., T.P. Helle, J. Soppela, M.T. Kuitenen et M.J. Yrjönen, 2006. Effects of forest characteristics on the abundance of alectoroid lichens in northern Finland. *Can. J. For. Res.* 36 : 2955-2965.
- Janssen, P., D. Fortin et C. Hébert, 2009. Beetle diversity in a matrix of old-growth boreal forest: influence of habitat heterogeneity at multiple scales. *Ecography* 32 : 423-432.
- Jansson, K.U., K. Palmqvist et P.-E. Esseen, 2009. Growth of the old forest lichen *Usnea longissima* at forest edges. *Lichenologist* 41 : 663-672.
- Johansson, P. et J. Ehrlén, 2003. Influence of habitat quantity, quality and isolation on the distribution of two epiphytic lichens. *J. Ecol.* 91 : 213-221.
- Johnson, E.A. 1981. Vegetation organization and dynamics of lichen woodland communities in the Northwest Territories, Canada. *Ecology* 62 : 200-215.
- Kelsall, J.P., 1984. Status report on woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). Committee on status of endangered wildlife in Canada (COSEWIC), Ottawa.
- Kershaw, K.A., 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Can. J. Bot.* 55 : 393-410.
- Kershaw, K.A., 1978. The role of lichens in boreal tundra transition areas. *The Bryologist* 81 : 294-306.
- Laflamme-Lévesque, M., J.M. Perron et L. Jobin, 1983. Distribution sur les conifères des lichens appartenant aux genres *Bryoria*, *Alectoria*, *Usnea* et *Ramalina* sur la Côte Nord et la Côte Sud du Golfe Saint-Laurent. *Canadian Field-Naturalist* 97 : 26-32.
- Lang, G.E., W.A. Reiners et L.H. Pike, 1980. Structure and biomass dynamics of epiphytic lichen communities of balsam fir forests in New Hampshire. *Ecology* 61 : 541-550.



- Lesica, P., B. McCune, S.V. Cooper et W.S. Hong, 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Can. J. Bot.* 69 : 1745-1755.
- Lesmerises, R., J.-P. Ouellet et M.-H. St-Laurent, 2011. Assessing terrestrial lichen biomass using ecoforest maps: a suitable approach to plan conservation areas for forest-dwelling caribou. *Can. J. For. Res.* 41(3) : 632-642.
- Liu, C., H. Ilvesniemi et C.J. Westman, 2000. Biomass of arboreal lichens and its vertical distribution in a boreal coniferous forest in central Finland. *Lichenologist* 32 : 495-504.
- Lyons, B., N.M. Nadkarni et M.P. North, 2000. Spatial distribution and succession of epiphytes on *Tsuga heterophylla* (western hemlock) in an old-growth Douglas-fir forest. *Can. J. Bot.* 78 : 957-968.
- Mazerolle, M., 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia* 27 : 169-180.
- McCune, B. 1993. Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in western Oregon and Washington. *The Bryologist* 96 : 405-411.
- Morneau, C. et S. Payette, 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Can. J. Bot.* 67 : 2770-2782.
- Mosnier, A., J.-P. Ouellet, L. Sirois et N. Fournier, 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Can. J. Zool.* 81 : 1174-1184.
- Nash, T.H. (éditeur), 1996. *Lichen biology*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Neitlich, P.N., 1993. Lichen abundance and biodiversity along a chronosequence from young managed stands to ancient forest. Thèse, Université du Vermont, Burlington, Vermont, USA.
- Payette, S., 1992. Fire as a controlling process in the North American Boreal forest. *Dans* : Shugart, H.H., R. Leemans et G.B. Bonan (éditeurs). *A systems analysis of the global Boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge, New York. p. 145-169.
- Payette, S., N. Bhiry, A. Delwaide et M. Simard, 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Can. J. For. Res.* 30(2) : 288-305.
- Picard, R.R. et R.D. Cook, 1984. Cross-validation of regression models. *J. Am. Stat. Assoc.* 79 : 575-583.
- Rheault, H., P. Drapeau, Y. Bergeron et P.-A. Esseen, 2003. Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America. *Can. J. For. Res.* 33(1) : 23-32.
- Rominger, E.M., C.T. Robbins et M.A. Evans, 1996. Winter foraging ecology of woodland caribou in northeastern Washington. *J. Wild. Manage.* 60 : 719-728.
- St-Denis, A., D. Kneeshaw et Y. Bergeron, 2010. The role of gaps and tree regeneration in the transition from dense to open black spruce stands. *For. Ecol. Manage.* 259 : 469-476.
- Sharnoff, S. et R. Rosentreter, 1998. Lichen use by wildlife in North America. <http://www.lichen.com/animals.html>.
- Sillett, S.C., B. McCune, J.E. Peck, T.R. Rambo et A. Ruchty, 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent old-growth forests. *Ecol. Appl.* 10 : 789-799.

- Stevenson, S.K., 1985. Enhancing the establishment and growth of arboreal forage lichens in intensively managed forests: problem analysis. Research, Ministries of Environment and Forests. IWIFR-26. Victoria, B.C.
- Stevenson, S.K., 1988. Dispersal and colonization of arboreal forage lichens in young forests. Research, B.C. Ministry of Environment and B.C. Ministry of Forests. IWIFR-38. Victoria, B.C.
- Stevenson, S.K. et D.S. Coxson, 2003. Litterfall, growth, and turnover of arboreal lichens after partial cutting in an Engelmann spruce – subalpine fir forest in north-central British Columbia. *Can. J. For. Res.* 33 : 2306-2320.
- Stone, I., J.-P. Ouellet, L. Sirois, M.-J. Arseneau et M.-H. St-Laurent, 2008. Impacts of silvicultural treatments on arboreal lichen biomass in balsam fir stands on Québec's Gaspé Peninsula: Implications for a relict caribou herd. *Can. J. For. Res.* 255 : 2733-2742.
- Tibell, L., 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests. *Nord. J. Bot.* 12 : 427-450.
- Vandal, D., 1985. Écologie comportementale du caribou du parc des Grands-Jardins. Maîtrise, Université Laval, Québec, Québec.
- Webb, E.T., 1998. Survival, persistence, and regeneration of the reindeer lichens, *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, and *C. mitis* following clear-cut logging and forest fire in Northwestern Ontario. *Rangifer* 10 : 41-47.
- Zouaoui, S., 2010. Dynamique des lichens terricoles du genre *Cladina* après les feux et les coupes dans le domaine de la pessière à mousses. Thèse de doctorat. Université du Québec à Montréal.





## Matériel supplémentaire

**TABLEAU A1**

**Code des classes de densité de couvert utilisées lors de l'échantillonnage.**

Code	Description
A	de 81 % à 100 % de couvert
B	de 61 % à 80 % de couvert
C	de 41 % à 60 % de couvert
D	de 26 % à 40 % de couvert
E+	de 11 % à 25 % de couvert
E-	de 6 % à 10 % de couvert
F	de 1 % à 5 % de couvert
F+	Espèce fréquence jusqu'à 1 % de couvert
+	Espèce sporadique jusqu'à 1 % de couvert
0	Aucun couvert dans la strate végétale considérée

**TABLEAU A2**

**Modèles utilisés pour expliquer les variations de biomasse en lichens fruticuleux épiphytes à l'échelle de l'arbre à partir des données standardisées.**

N°	Modèle	AIC	Δ AIC	w
1	Dens haut âge long long <sup>2</sup>	4724,5	59,6	0,000
2	Dens haut âge long long <sup>2</sup> alt	4694,4	29,5	0,000
3	Dens haut âge long long <sup>2</sup> lat	4712,3	47,4	0,000
4	Dens haut âge long long <sup>2</sup> alt lat	4680,3	15,4	0,000
5	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup>	4731,8	66,9	0,000
6	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> alt	4699,8	34,9	0,000
7	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> lat	4719,7	54,8	0,000
8	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> alt lat	4685,6	20,7	0,000
9	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup>	4723,6	58,7	0,000
10	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> alt	4694,7	29,8	0,000
11	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> lat	4713,8	48,9	0,000
12	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> alt lat	4682,9	18	0,000
13	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup>	4717,4	52,5	0,000
14	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> alt	4681	16,1	0,000
15	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> lat	4703,8	38,9	0,000
16	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> alt lat	<b>4664,9</b>	0	0,985
17	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup>	4732,4	67,5	0,000
18	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> alt	4702,9	38	0,000
19	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> lat	4722,5	57,6	0,000
20	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> alt lat	4690,7	25,8	0,000
21	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup>	4726,2	61,3	0,000
22	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> alt	4689,6	24,7	0,000
23	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> lat	4712,7	47,8	0,000
24	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> alt lat	4673,6	8,7	0,013
25	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup>	4725,5	60,6	0,000
26	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> alt	4691,5	26,6	0,000
27	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> lat	4714,4	49,5	0,000
28	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> alt lat	4677,7	12,8	0,002

Note : dens : densité; haut : hauteur; alt : altitude; lat : latitude; long : longitude.

**TABLEAU A3**

**Modèles utilisés pour expliquer les variations du recouvrement en lichens terricoles à l'échelle de la station à partir des variables explicatives standardisées.**

N°	Modèle	AIC	Δ AIC	w
1	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo	1382,0	13,0	0,001
2	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo pente	1369,0	0,0	0,507
3	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo alt	1387,5	18,5	0,000
4	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo alt pente	1374,6	5,6	0,031
5	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo lat	1381,5	12,5	0,001
6	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo lat pente	1370,6	1,6	0,228
7	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo alt lat	1387,0	18,0	0,000
8	Dens haut âge long long <sup>2</sup> mo alt lat pente	1376,2	7,2	0,014
9	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo	1385,6	16,6	0,000
10	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo pente	1372,3	3,3	0,097
11	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt	1391,0	22,0	0,000
12	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt pente	1377,8	8,8	0,006
13	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo lat	1385,6	16,6	0,000
14	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo lat pente	1373,9	4,9	0,044
15	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt lat	1390,6	21,6	0,000
16	Dens haut âge dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt lat pente	1379,4	10,4	0,003
17	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo	1388,6	19,6	0,000
18	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo pente	1375,6	6,6	0,019
19	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo alt	1394,1	25,1	0,000
20	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo alt pente	1381,2	12,2	0,001
21	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo lat	1388,1	19,1	0,000
22	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo lat pente	1377,2	8,2	0,008
23	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo alt lat	1393,6	24,6	0,000
24	Dens haut âge dens*haut long long <sup>2</sup> mo alt lat pente	1382,8	13,8	0,001
25	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo	1387,7	18,7	0,000
26	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo pente	1375,6	6,6	0,019
27	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo alt	1393,2	24,2	0,000
28	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo alt pente	1381,1	12,1	0,001
29	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo lat	1387,7	18,7	0,000
30	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo lat pente	1377,2	8,2	0,008
31	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo alt lat	1393,2	24,2	0,000
32	Dens haut âge âge*haut long long <sup>2</sup> mo alt lat pente	1382,8	13,8	0,001

**TABLEAU A3** (suite)

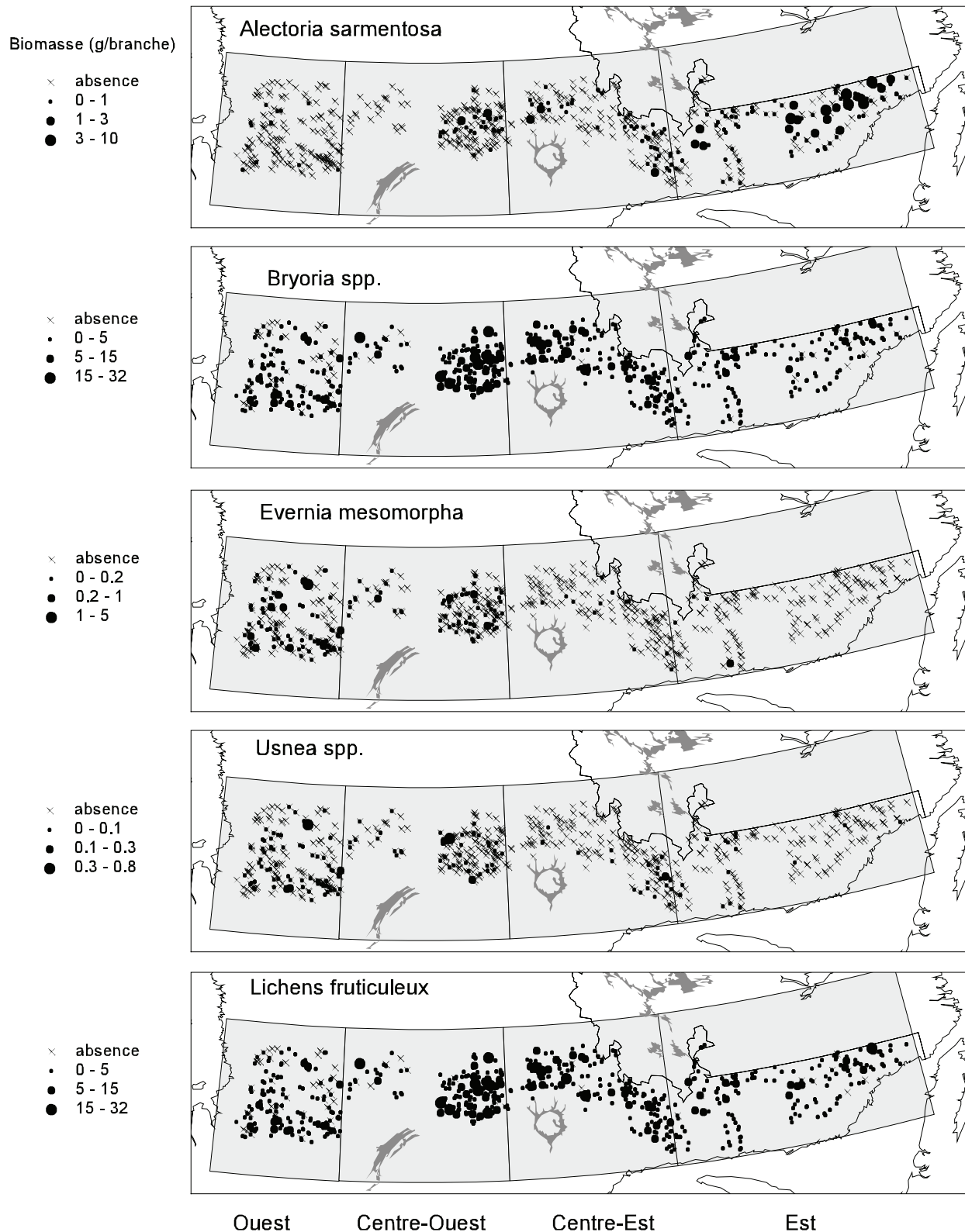
N°	Modèle	AIC	Δ AIC	w
33	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo	1392,2	23,2	0,000
34	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo pente	1379,0	10,0	0,003
35	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt	1397,6	28,6	0,000
36	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt pente	1384,4	15,4	0,000
37	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo lat	1391,8	22,8	0,000
38	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo lat pente	1380,6	11,6	0,002
39	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt lat	1397,2	28,2	0,000
40	Dens haut âge dens*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt lat pente	1386,1	17,1	0,000
41	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo	1391,6	22,6	0,000
42	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo	1379,0	10,0	0,003
43	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt	1397,0	28,0	0,000
44	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt	1384,4	15,4	0,000
45	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo lat	1391,6	22,6	0,000
46	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo lat	1380,6	11,6	0,002
47	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt lat	1397,0	28,0	0,000
48	Dens haut âge âge*haut dens*âge long long <sup>2</sup> mo alt lat	1386,1	17,1	0,000
49	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> mo	1398,2	29,2	0,000
50	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> mo pente	1385,6	16,6	0,000
51	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> mo alt	1403,7	34,7	0,000
52	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> mo alt pente	1391,1	22,1	0,000
53	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> mo lat	1398,2	29,2	0,000
54	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> mo lat pente	1387,3	18,3	0,000
55	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> mo alt lat	1403,6	34,6	0,000
56	Dens haut âge dens*haut dens*âge haut*âge long long <sup>2</sup> mo alt lat pente	1392,7	23,7	0,000

Note : dens : densité; haut : hauteur; alt : altitude; lat : latitude; long : longitude; mo : épaisseur de la matière organique.



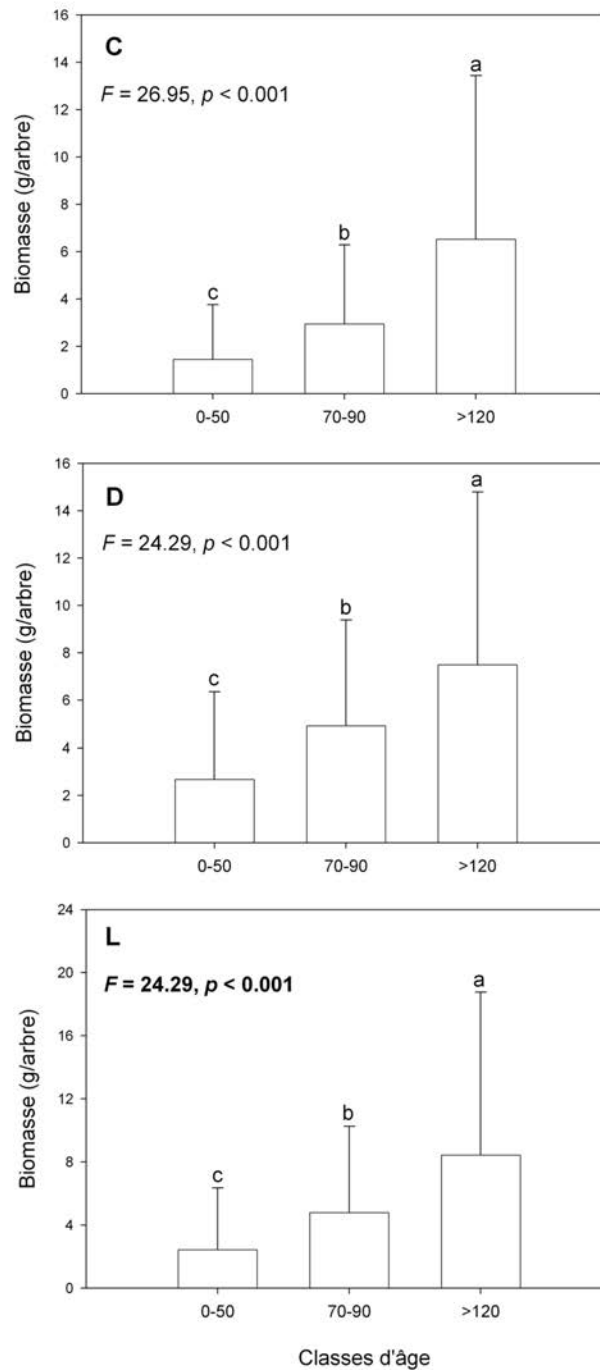
**FIGURE A1**

Répartition des genres de lichens fruticuleux au Québec (voir le tableau 1 pour les limites des différentes régions apparaissant au bas de la carte).



## FIGURE A2

Biomasse moyenne des lichens fruticuleux épiphytes par arbre et par classe de densité en fonction de chacune des classes d'âge. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de dominance ou de fréquence et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey).



### FIGURE A3

Biomasse moyenne des lichens fruticuleux épiphytes par arbre et par classe d'âge en fonction de chacune des classes de densité. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de dominance ou de fréquence et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey).

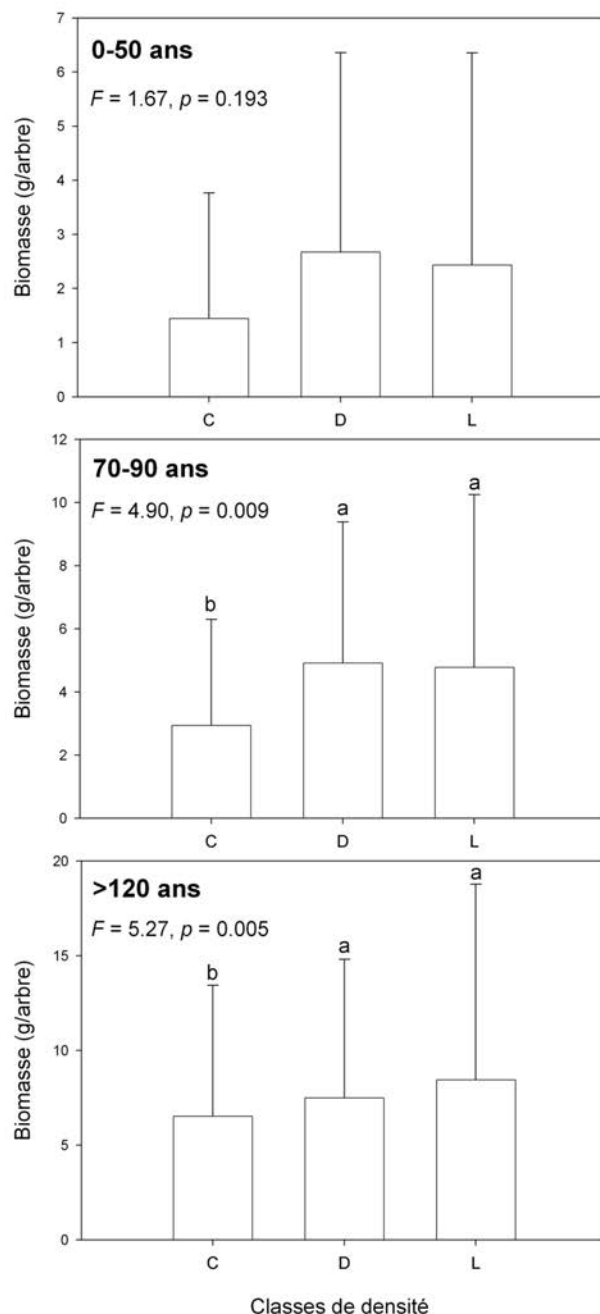
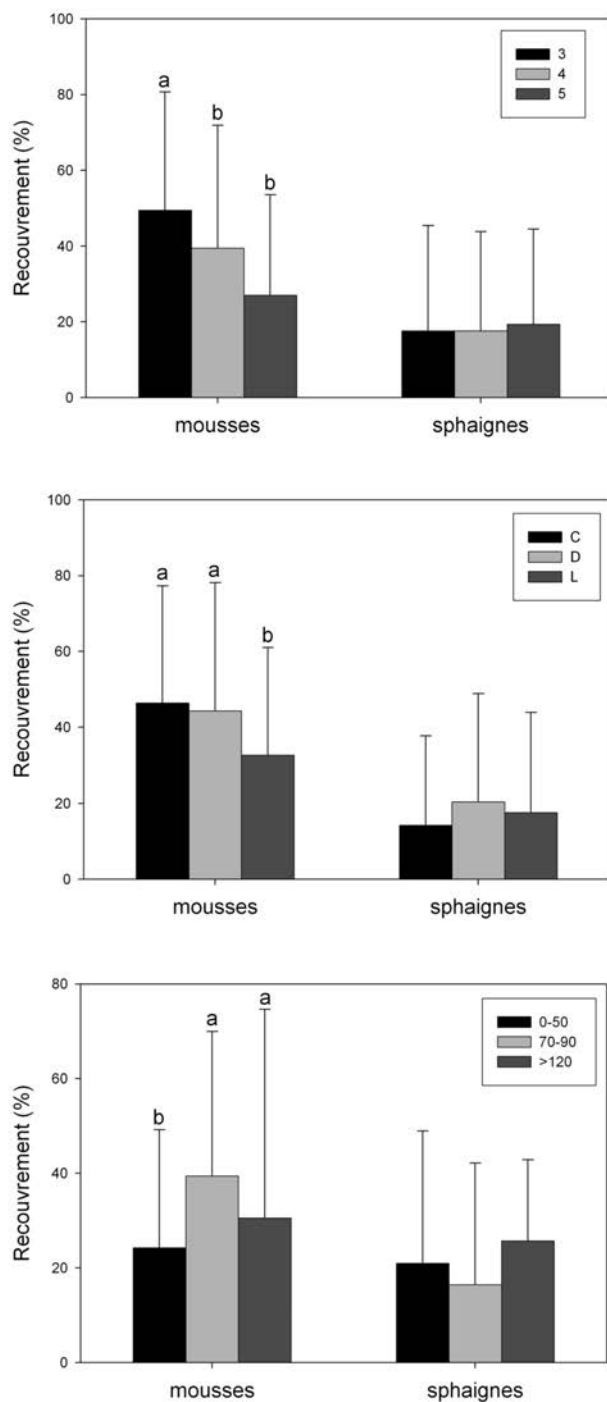


FIGURE A4

Recouvrement moyen des mousses et des sphaignes en fonction des classes d'âge. Les colonnes correspondent aux valeurs non transformées de recouvrement et les barres d'erreurs sont les écarts-types. Les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ( $p \leq 0,05$ ; tests de Tukey).





*Ressources  
naturelles*

Québec 