

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

ÉTUDE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX DÉTERMINANT LA
RÉPARTITION DE CHAMPIGNONS FORESTIERS COMESTIBLES
EN GASPÉSIE, QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

comme exigence partielle du programme de maîtrise en
Gestion de la faune et de ses habitats

PAR

MARIE-FRANCE GÉVRY

Août 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier Luc Sirois, directeur de recherche du présent mémoire, pour m'avoir permis de réaliser cette maîtrise. Sa grande expérience, sa rigueur scientifique et sa passion du métier m'ont été inspirantes tout au long de ces années où j'ai eu le plaisir de le côtoyer. Un vif merci aussi à Mathieu Côté, co-directeur de cette maîtrise, en particulier pour le soutien logistique sur le terrain et sa grande disponibilité pour tous les aspects de ce mémoire. Merci à tous les deux pour votre complicité, votre confiance et pour vous être investi dans ce projet pour sa réussite.

Je remercie aussi J. André Fortin, pionnier de la recherche en mycologie au Québec, pour m'avoir transmis une passion inlassable pour les champignons et pour toutes les discussions que j'ai pu avoir en sa compagnie tout au long de ce projet. Merci également à Andrew P. Coughlan, Normand Villeneuve, Jocy Fallu et Mélanie Guérette pour les discussions préliminaires à cette étude sur les champignons.

J'envoie ensuite mes plus sincères remerciements à tous les techniciens qui ont pris part aux trois années d'études sur le terrain, pour leur grand professionnalisme. Vous avez été au cœur de la réussite de ce projet. Merci à Maude Côté-Bédard et Sara Berthiaume, pour leur enthousiasme et leur curiosité qui ont rendu facile le démarrage du projet. Merci également à Jean-François Jetté, Élise Roussel-Garneau, Michel Grégoire, Maryse Nicol, Sébastien Dupuis, Andréanne Boisvert, Dave Johnson, Maude Picotin, Jacynthe Villemure, François Perreault, Hirondelle Varady-Szabo, Dominic Aspirault et Vanessa Richard. Pour leur soutien aux analyses statistiques et leur patience inébranlable, je remercie également Alain Caron et Yan Boulanger.

Merci aux membres du Cercle de mycologie de Rimouski pour leur soutien à l'identification des spécimens récoltés dans le volet « taxonomie des bolets, lactaires et hydnes » de cette étude, et plus particulièrement à Pauline Dubé et Gaétan Lefebvre. Merci également à Serge Audet qui a contribué à l'identification de spécimens plus complexes, notamment les hydnes. Pour leur contribution au montage de l'herbier mycologique de l'UQAR et toute autre tâche connexe de ce projet, je remercie Charlotte Gilbert et Viviane Bélair. Merci aussi à tous les membres de la Chaire de recherche sur la forêt habitée et du Consortium en foresterie Gaspésie-les-Iles pour avoir été d'aussi agréable compagnie lors de mes études.

Un merci spécial à tous les gaspésiennes et gaspésiens que j'ai eu le bonheur de rencontrer, et qui m'ont fait adorer la Gaspésie et ses vertes forêts aux airs salins, malgré ses indénombrables et insatiables mouches noires. En particulier les habitants de Murdochville, Roseline Joncas de Pabos et Hugues Arsenault du Foin Fou de Bonaventure, qui nous ont abrités lors des travaux de terrain.

Enfin, pour leur soutien moral et leur personnalité remarquable, je remercie mes amis et plus particulièrement chaque membre de ma famille : André, Monique, Martine, Caroline, Ghislain et ma toute petite filleule Laurence. Enfin, merci à toi Guillaume, de m'avoir accompagnée durant cette période importante de ma vie. Tu m'as donné les ailes qu'il me fallait pour prendre mon envol, même en gardant les deux pieds sur terre.

Ce projet a été réalisé avec le financement du Conseil de recherche en science et génie du Canada (CRSNG) et de la Fondation communautaire Gaspésie-les-Iles.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous forme de trois chapitres. D'abord, le premier chapitre est une introduction générale qui situe le lecteur quant au contexte théorique de l'étude. Le second chapitre est présenté sous forme d'article à être soumis à la revue *Forest Ecology and Management*, et présente les résultats finaux du projet. Le mémoire se termine par une conclusion générale. Les listes des variables mesurées et des espèces de bolets, de lactaires et des hydnes recensés lors des inventaires sont présentées en annexe.

RÉSUMÉ

La cueillette des champignons forestiers comestibles est une activité en plein essor au Québec, où la demande est croissante sur les marchés régionaux et internationaux. Cependant, malgré l'abondance et la diversité confirmée de la ressource, le manque de connaissances sur l'écologie des espèces de champignons comestibles d'intérêt, principalement ectomycorhiziens, freine actuellement le développement de cette économie. Notre étude vise donc à (i) déterminer l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la distribution des principales espèces de champignons ectomycorhiziens (ECM) comestibles dans l'Est du Québec, Canada, et (ii) d'identifier les habitats préférentiels pour chacune des espèces.

L'occurrence des fructifications d'espèces de champignons comestibles a été mesurée hebdomadairement pendant deux saisons (2005, 2006) dans 15 habitats forestiers représentatifs de la sapinière à bouleau blanc et de la sapinière à bouleau jaune de l'Est du Québec. L'ensemble des données environnementales mesurées a permis d'expliquer 32% de la variance expliquée avec une analyse de redondance canonique (RDA); la matrice de données floristique a été celle qui en a expliqué la majeure partie (26%), suivi de la matrice de structure du peuplement (9%), de la matrice édaphique (9%), et de la matrice topographique (7%). Parmi les variables floristiques, le pourcentage occupé par chacune des cinq essences arborescentes principales ont été les variables les plus déterminantes pour expliquer la répartition des espèces, avec la richesse en arbustes et en éricacées, et le recouvrement au sol en mousses et lichens. À l'échelle du paysage, des habitats préférentiels ont été déterminés pour 5 des 12 espèces rencontrées. Parmi les espèces rencontrées, *Lactarius deterrimus*, *Boletus* aff. *edulis* et *Catathelasma ventricosum* seraient fortement associées aux plantations de *Picea glauca* et de *P. abies*. Les espèces ubiquistes (*Cortinarius caperatus*, *Hydnum repandum*, *Leccinum piceinum*) associées à des hôtes largement répandus sur le territoire (*P. mariana*, *Abies balsamea*) ont été retrouvées dans ≥ 11 habitats forestiers différents.

Nos résultats suggèrent les variables principales à préconiser pour l'identification de zones à haut potentiel de récolte, à partir de données disponibles sur les cartes écoforestières (filtre brut). À l'échelle de la station forestière, la description des habitats des espèces n'a toutefois pas pu être complétée à l'intérieur des habitats préférentiels identifiés (filtre fin). Des recherches devront être menées pour documenter l'écologie de chacune des espèces d'ECM, de même que l'effet des traitements sylvicoles sur leur productivité. La maîtrise de telles interventions devrait s'insérer dans les modèles d'aménagement écosystémiques des forêts, tournés vers la mise en valeur de l'ensemble des ressources forestières et visant la conservation des diverses composantes de la diversité biologique.

Mots-clés : Champignon comestible, ectomycorhize, habitat, distribution, occurrence, sapinière, Gaspésie, produit forestier non-ligneux (PFNL), aménagement forestier multi-ressource.

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements.....	i
Avant-Propos	iii
Résumé.....	iv
Table des matières	v
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures	ix
Chapitre I	1
Introduction générale	1
1. Importance économique des champignons forestiers comestibles.....	1
2. Biologie des champignons	3
3. Répartition et abondance à l'échelle du paysage	6
4. Répartition et abondance à l'échelle du peuplement forestier	8
5. Production épigée des champignons	12
6. Perspectives de développement.....	17
Références bibliographiques – chapitre I.....	18
Chapitre II.....	31
Écologie et distribution des champignons forestiers comestibles en Gaspésie, Québec, Canada.....	31
Introduction.....	31

Matériel et méthode.....	33
Résultats	42
Discussion	53
Remerciements.....	62
Références bibliographiques – chapitre II	63
Chapitre III.....	72
Conclusion générale.....	72
Annexes	75
Annexe A. Liste des espèces de bolets, de lactaires et d’hydnes retrouvés en Gaspésie lors des inventaires.....	76
Annexe B. Variables mesurées sur le terrain et unités de mesure.	78
Annexe C. Mesures médianes calculées à partir des classes standards de texture du sol et mesures moyennes pour les classes de couvert.....	82

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.	Espèces de champignons ectomycorhiziens (ECM) comestibles inventoriées	39
Tableau 2.	Statistiques descriptives des habitats forestiers déterminés suite à une analyse de groupement avec lien complet	44
Tableau 3.	Contribution relative, valeurs propres, pourcentage cumulé de la variance expliquée pour chacun des axes (PVE) de l'analyse de redondance canonique pour la matrice floristique.	46
Tableau 4.	Contribution relative, valeurs propres, pourcentage cumulé de la variance expliquée pour chacun des axes (PVE) de l'analyse de redondance canonique pour la matrice édaphique	47
Tableau 5.	Contribution relative, valeurs propres, pourcentage cumulé de la variance expliquée pour chacun des axes (PVE) de l'analyse de redondance canonique pour la matrice de structure du peuplement forestier	47
Tableau 6.	Contribution relative, valeurs propres, pourcentage cumulé de la variance expliquée pour chacun des axes (PVE) de l'analyse de redondance canonique pour la matrice topographique	48

Tableau 7. Variance expliquée relative partagée par les 4 matrices de données environnementales et leurs combinaisons sur la distribution des ECM (R^2 ajusté)	50
Tableau 8. Probabilité d'occurrence des ECM dans les habitats forestiers et similitudes d'assemblages fongiques.	52

LISTE DES FIGURES

Figure 1.	Aire d'étude	34
Figure 2.	Diagramme de dispersion des ECM (en rouge) dans l'espace créé par les deux premiers axes de la RDA portant sur la matrice floristique, en contrôlant par la matrice topographique.	49

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Importance économique des champignons forestiers comestibles

La cueillette des champignons forestiers comestibles est une activité de grande valeur commerciale qui permet d'augmenter les revenus provenant des forêts sous aménagement forestier et dans certains cas, des forêts protégées (Cherkasov 1988). Cette activité est aujourd'hui bien établie en Europe, en Asie et dans l'Ouest américain et canadien (Hosford *et al.* 1997 ; Boa 2004).

La commercialisation des champignons comestibles n'est toutefois pas une activité de longue date en Amérique du Nord. Elle a débuté dans les années 70 suite au déclin des populations de *Tricholoma matsutake* (S. Ito & S. Imai) Singer au Japon, ouvrant le marché pour le *Tricholoma magnivelare* (Peck) Redhead, un substitut apparenté à l'espèce prisée japonaise (de Geus et Berch 1997 ; Redhead 1997, 2000). Dès 1997, le Canada devient le deuxième plus important exportateur de ce champignon au Japon, après la Chine (Weigand 2000). Aujourd'hui, plus de 40 espèces comestibles sont commercialisées en Colombie-Britannique (Berch et Cocksedge 2003). Les espèces les plus recherchées sont *Cantharellus formosus* Corner et *T. magnivelare*, suivi de *Boletus* aff. *edulis*, *Cantharellus subalbidus* A.H. Sm. & Morse et *Morchella* spp. Outre *B.* aff. *edulis*, une grande variété de bolets sont aussi commercialisés malgré une plus faible demande.

Afin d'éviter qu'un déclin des populations ne survienne suite à l'exploitation intensive de la ressource, divers travaux de recherche ont été menés dans l'Ouest canadien et américain au cours de la dernière décennie (Molina *et al.* 1993 ; Wiensczyk et Berch 2001 ; Kranabetter *et al.* 2002, 2005 ; Pilz *et al.* 2003). Ces études ont permis de mieux comprendre la biologie et l'écologie d'espèces à fort potentiel commercial tels *T. magnivelare*, *C. formosus*, et *Morchella* spp. D'autres études ont cherché à mesurer l'impact de l'aménagement forestier sur la production épigée et la diversité des champignons comestibles afin de favoriser une utilisation durable de cette ressource (Hosford *et al.* 1997 ; Pilz *et al.* 1999, 2003 ; Berch 2000 ; Pilz et Molina 2002).

Dans le centre du Canada, notamment au Nord de la Saskatchewan, le commerce des champignons forestiers a commencé à s'organiser au début des années 90, principalement dans la région de Nipawin. Des études sur *Cantharellus cibarius* Fr. et *T. magnivelare* y ont été poursuivies sur une période de trois ans afin de guider l'adoption de lois régissant la récolte de champignons comestibles dans une perspective de développement durable (Tanino *et al.* 2005).

Dans l'Est du Canada, le commerce des champignons forestiers ne permet actuellement d'approvisionner que les marchés d'alimentation locaux et un nombre marginal de restaurateurs; seules de faibles quantités de *C. cibarius* et de *Morchella* spp. sont exportées sur le marché international. Au Québec, en particulier, plusieurs facteurs pourraient être invoqués pour expliquer la sous-utilisation des champignons forestiers, tels que la méconnaissance de cette ressource, la dominance du marché par un nombre restreint d'espèces cultivées et la faible demande locale pour les espèces sauvages (Villeneuve 1995). Les problèmes de logistique reliés au transport des champignons sur

de longues distances et à leur entreposage feraient aussi partie des obstacles ayant restreint le développement de l'industrie des champignons forestiers au Canada (Redhead 2000).

En dépit de ces difficultés, l'abondance confirmée de la ressource et sa demande croissante sur les marchés suggèrent un potentiel de développement intéressant au Québec (Miron 1995 ; Biopterre 2009 ; Gévry 2010). Cet engouement s'est notamment manifesté par la multiplication des entreprises effectuant la cueillette et l'achat des champignons forestiers. Selon l'Association pour la commercialisation des champignons forestiers (ACCHF), la biomasse commercialisée au Québec aurait quintuplé en seulement 3 ans, atteignant 25 tonnes de champignons en 2008 au Québec, pour un profit estimé à 3 millions de dollars. Selon certaines extrapolations conservatrices, la valeur économique potentielle de la ressource à l'état brut (non-transformée) pourrait atteindre 10 à 30 millions de dollars (Biopterre 2009).

Malgré cet enthousiasme, l'insuffisance des connaissances actuelles sur la distribution des champignons forestiers comestibles dans l'Est du Canada et sur les conditions qui affectent leur productivité freine le développement de l'exploitation de cette ressource. La fugacité et la variabilité interannuelle des fructifications des champignons forestiers, de même que la complexité de la relation hôte-mycorhize en font des organismes particulièrement difficiles à inventorier.

2. Biologie des champignons

Un champignon supérieur possède deux composantes : le carpophore et le mycélium. Le carpophore est la fructification visible, le plus souvent à la surface de la

terre, produit par un appareil végétatif nommé « mycélium ». Ce dernier est formé de filaments généralement blanchâtres, les hyphes, et se situe dans divers substrats tels l'humus, le sol minéral, le bois pourri et l'écorce des arbres. La reproduction du champignon se fait par le moyen de spores, libérés par le carpophore; le prélèvement de ce dernier n'entraîne pas la destruction du mycélium. Pour qu'une reproduction sexuée survienne, il doit y avoir rencontre entre deux mycéliums primaires de la même espèce, mais de polarité différente. Le mycélium secondaire, issu de cette rencontre, pourra alors se développer et produire des fructifications dès que les conditions environnementales le permettront. Ce développement est parfois très précipité et dès l'apparition du carpophore, les jours sont déjà comptés avant que celui-ci ne dépérisse. Or, certains champignons font exception à la règle et peuvent prendre quelques semaines avant d'atteindre leur taille maximale, comme c'est le cas pour *C. cibarius*, qui nécessite en moyenne 44 jours avant d'atteindre sa maturité (Pilz *et al.* 2003).

Contrairement aux plantes, les champignons sont hétérotrophes et sont redevables soit à la symbiose, au saprophytisme ou au parasitisme pour leur développement. La symbiose entre un champignon et une plante, une relation nommée mycorhize, est un phénomène généralisé en forêt et qui est attribuable à la majorité des espèces de champignons comestibles (Fortin *et al.* 2008). La relation symbiotique est généralement limitée à des hôtes spécifiques (Molina et Trappe, 1982) et consiste en un échange entre les racines de la plante-hôte et le mycélium. D'une part, la plante bénéficie d'un apport accru en eau, en phosphore et en azote et en retour, l'arbre fournit au champignon les sucres produits lors de la photosynthèse (*e.g.* Fortin et Lamhamedi, 2009). Il existe

plusieurs formes d'associations mycorhiziennes: la symbiose menant à la formation de carpophores est appelée « ectomycorhize » (Smith et Read, 2008).

Cette symbiose suppose un lien étroit entre les deux parties, et de nombreuses études *in vitro* ont été menées au Québec entre autres pour élucider l'importance des facteurs liés à la photosynthèse dans les processus menant à la production d'un carpophore. Parmi celles-ci, Godbout et Fortin (1991) ont entre autres démontré qu'une diminution de la photopériode intensifie la production de carpophores de *Laccaria bicolor* (Maire) Orton, un champignon ectomycorhizien (ECM) largement utilisé en laboratoire pour des études sur les relations hôte-champignon. Cela pourrait être attribuable à l'arrêt de l'allocation des photosynthats aux bourgeons, qui seraient plutôt dirigés aux racines et rendus accessibles pour le mycélium.

Néanmoins, la compréhension des facteurs limitant la croissance des carpophores *in situ* demeure insuffisante. Les connaissances acquises lors d'études réalisées dans les forêts de l'Ouest canadien et américain ainsi qu'en Europe s'avèrent difficilement transposables aux forêts de l'Est canadien, considérant les différences observées tant chez les hôtes qu'au niveau du climat. L'acquisition de connaissances sur la biologie et l'écologie des ECM à même les forêts de l'Est canadien est donc primordiale dans l'optique d'orienter la cueillette domestique et commerciale des ECM comestibles et d'en assurer une utilisation durable.

Au cours de la dernière décennie, les perspectives favorables au développement de la cueillette commerciale des ECM comestibles au Québec ont poussé davantage les scientifiques vers la reconnaissance des conditions environnementales propices à leur

fructification, notamment par le biais d'analyses du potentiel de la cueillette commerciale (Villeneuve 1995 ; Deslandes et Pic 2001 ; Fallu 2003; Lamérant *et al.* 2008) et d'inventaires régionaux (Miron 1994, 1995; Guérette 2001 ; Boudreau *et al.* 2003; D'Aoust 2008 ; Gévry 2008, 2010). Ces inventaires effectués dans plusieurs régions du Québec (Abitibi, Charlevoix, Côte-Nord Estrie, Gaspésie, Lac-Saint-Jean) ont confirmé le potentiel de cueillette commerciale d'une variété d'ECM comestibles telles que *B. aff. edulis*, *C. cibarius*, *Craterellus tubaeformis* (Bull.) Quél., *Morchella* spp., *T. matsutake*, *Hypomyces lactifluorum* (Schwein.) Tul. & C. Tul., *Sarcodon squamosus* (Schaeff.) Quél., ainsi que d'une grande variété de bolets.

Néanmoins, les travaux effectués dans le but d'identifier les facteurs écologiques influençant la répartition spatiale et l'abondance des ECM en milieu forestier sont plus rares et les conclusions de ces études varient selon la région géographique étudiée. On peut globalement classer ces études en deux grandes catégories selon le type d'analyse utilisé : *i*) celles concernant l'influence des facteurs écologiques sur la distribution des ECM dans les peuplements et *ii*) celles portant sur les facteurs environnementaux influençant leur productivité (en termes de production épigée). Ces analyses peuvent être réalisées soit à l'échelle du paysage (macrohabitat), soit à celle du peuplement forestier (microhabitat), afin de mieux discerner les processus écologiques en cause.

3. Répartition et abondance à l'échelle du paysage

Dans le cadre d'études menées au Québec méridional, les travaux de Villeneuve *et al.* (1989, 1991), Villeneuve (1993) et de Nantel et Neumann (1992), constituent jusqu'à ce jour, les seuls travaux ayant permis d'évaluer la distribution des ECM dans divers

habitats forestiers au Québec. La présente section propose une revue de ces quelques travaux.

3.1 Composition de la végétation

La sélectivité des relations hôtes-mycorhizes s'avère un facteur de premier plan pour expliquer la répartition des ECM entre les divers habitats. La spécificité de certaines associations hôtes-mycorhizes aurait pour effet de moduler la distribution, la fréquence et la diversité des espèces d'ECM en fonction de la zonation bioclimatique. Au Québec, chacune des zones de végétation se succédant du sud vers le nord est caractérisée par la dominance d'essences-hôtes différentes (e.g. *Fagus grandifolia*, *Betula alleghaniensis*, *Abies balsamea* et *Picea mariana*), mais également par son propre cortège d'espèces d'ECM. La distribution spatiale de ces cortèges serait toutefois davantage reliée à la nature des hôtes dominants, plutôt qu'aux facteurs macroclimatiques et aux gradients latitude-altitude en eux-mêmes (Villeneuve *et al.* 1991).

La composition du cortège en ECM pourrait être influencée non seulement par la composition forestière actuelle, mais également par sa composition antérieure. En effet, des hypothèses suggèrent que les spores d'ECM libérées pourraient se conserver dans le sol et être maintenues en dormance pendant plusieurs décennies, pour ensuite être réactivées en présence d'un hôte adéquat (Watling 1981). L'historique de perturbation de la forêt pourrait ainsi expliquer une partie des variations des espèces de ECM observées entre deux peuplements pourtant de même composition forestière.

3.2 Structure du couvert forestier

Les caractéristiques structurales du couvert forestier, plus particulièrement l'âge du peuplement (Trappe 2004 ; Dunham *et al.* 2006) et la densité des tiges, sont aussi susceptibles d'influencer la fréquence spatiale (taux d'occupation) et la diversité des espèces d'ECM (Villeneuve 2000). Par exemple, dans les pessières ouvertes à *P. mariana* et lichens, la fréquence spatiale des espèces de ECM n'atteindrait pas plus de 10% de la fréquence cumulée par ces même espèces dans les pessières denses à *P. mariana* et mousses.

4. Répartition et abondance à l'échelle du peuplement forestier

Bien que les cortèges d'ECM soient d'abord influencés par la composition et la structure du couvert forestier, la nature de l'environnement édaphique (qualité physico-chimique des litières, du sol et des dépôts de surface) agit dans une certaine mesure (Villeneuve *et al.* 1989, 1991 ; Villeneuve 1993). En admettant que les facteurs qui affectent la distribution des champignons sont différents de ceux qui affectent la distribution de leurs hôtes, Nantel et Neumann (1992) ont montré que les ECM ne suivent leurs hôtes dans leur répartition que pour une partie du gradient édaphique qu'ils occupent réellement. Plusieurs espèces d'ECM éviteraient ainsi les sous-bois arbustifs denses et les stations à sols riches ou trop mal drainés, mais certaines seraient tout de même retrouvées dans les habitats où les conditions (dépôt, sol, drainage) lui sont sub-optimales (Nantel et Neumann, 1992).

4.1 Couvert arbustif et herbacée

Les couverts arbustif et herbacé modifient les conditions du microhabitat de différentes manières et influencent le développement et la fructification des ECM (Villeneuve 1993, 2000). Ils influencent l'humidité et la température du sol, de même que la qualité physico-chimique des substrats. Ils contribuent notamment à limiter les pertes en humidité en contrant l'effet du vent et des températures extrêmes et affecte la qualité de la litière en régulant la concentration des nutriments et des inhibiteurs chimiques dans les horizons organiques du sol.

Diverses observations faites dans le nord-est de l'Amérique du Nord indiquent que la répartition spatiale et la diversité des espèces d'ECM seraient affectées négativement par le recouvrement des arbustes et des plantes herbacées (Wilkins 1937; Villeneuve 2000 ; Guérette 2001). Cet effet pourrait s'expliquer par des phénomènes d'interférence et de compétition pour les minéraux du sol exercée par les racines de plantes arbustives et herbacées. Il a été démontré par exemple que *Kalmia angustifolia* L. interfère indirectement avec *P. mariana* en modifiant le cycle des nutriments et les flux d'énergie dans le sol (LeBel *et al.* 2008). Ses tannins pourraient également réduire la minéralisation de l'azote en stimulant l'immobilisation microbienne. Bien que plusieurs composés d'acide phénolique produits par le kalmia inhibent la croissance des racines de *P. mariana*, certaines espèces d'ECM telles *Paxillus involutus* réagiraient favorablement aux lessiviats de litière du kalmia (Zeng et Mallik, 2006).

Le développement de certaines espèces d'ECM comme *Catathelasma ventricosum* (Peck) Singer, *C. tubaeformis*, *Hydnum repandum* L., et *Cortinarius caperatus* (Pers.) Fr.

serait influencé positivement par un dense couvert muscinal dans le parterre forestier (Villeneuve *et al.* 1989; Miron 1995, 2000 ; Guérette 2001 ; Gévry 2008). Comparativement à un sous-bois composé d'herbacées, un parterre recouvert de mousses ou de lichens présente un taux de décomposition de la matière organique moins élevé. Néanmoins, ces sols jouent un rôle tampon en minimisant les écarts thermiques (Wardle *et al.* 2003). La mousse permet également de réguler les apports en azote puisque ses segments vivants contiennent des densités élevées de cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique, qui rendent accessible ce nutriment essentiel pour les plantes (DeLuca *et al.* 2002). Ce phénomène serait davantage marqué dans les forêts plus âgées (Zackrisson *et al.* 2004).

Le développement des ECM pourrait être aussi être affecté par le recouvrement des lichens dans les pessières ouvertes. Certains ont invoqué une action inhibitrice des lichens du genre *Cladina* (Villeneuve *et al.* 1989), alors que d'autres suggèrent que l'interférence de la couverture lichénique aurait davantage d'effets positifs que négatifs sur les ECM, en restreignant la compétition des arbustes éricacées et des herbacées graminoides reconnus pour leur obstruction physique ou chimique dans la rhizosphère (Gévry et Villeneuve, 2009).

4.2 Qualité de l'humus et richesse du sol

La majorité des ectomycorhizes se développent près de la surface du sol, à l'intérieur d'horizons organiques (litière, humus) qui contrôlent une part importante des conditions de la croissance fongique (Smith et Read, 2008). Les conditions y seraient favorables pour les mycorhizes à cause de la présence de fines racines de leur hôte, de la

composition spécifique de la microflore de l'humus et d'une concentration élevée en CO₂ (Meyer 1973). Chaque espèce d'ECM est susceptible d'avoir des exigences particulières en ce qui a trait à la qualité de l'humus et à la richesse du sol. Toutefois, puisque les propriétés de l'humus sont largement liées à la composition du couvert forestier (Wilkins 1937), il n'est pas facile d'isoler l'influence directe du sol forestier sur les ECM. Les études effectuées au Québec suggèrent néanmoins que les propriétés de l'humus (épaisseur de la litière, % de matière organique de l'humus, pH) et la richesse du sol minéral en cations échangeables (Ca et Mg principalement) et en azote ont une influence moindre que la végétation sur les cortèges ectomycorhiziens (Villeneuve *et al.* 1991; Nantel et Neumann, 1992).

4.3 Drainage et dépôts de surface

Le drainage et la nature des dépôts de surface (texture, profondeur, entourage) figurent parmi les plus importants facteurs édaphiques invoqués pour déterminer la répartition des ECM (Nantel et Neumann 1992). La sensibilité des ECM au stress hydrique peut influencer la répartition de certaines espèces le long d'un gradient d'humidité du sol (Nantel et Neumann 1992). En général, elles atteignent un développement optimal dans les stations mésiques et subhydriques (drainage bon à imparfait) même si plusieurs espèces présentent une résistance particulière pour les stations rapidement drainées (drainage rapide à excessif). Sur ces dernières stations, il est établi que les arbres-hôtes peuvent dépendre davantage des ECM pour accroître leur approvisionnement en eau et leur résistance à la sécheresse (Slankis 1974), favorisant la dominance des essences arborescentes ectomycorhiziennes dans la portion xérique du gradient hydrique. Plusieurs espèces d'ECM comestibles (*Boletus*, *Leccinum*, *Suillus*,

Sarcodon, *Tricholoma*) seraient particulièrement résistantes à la sécheresse du sol et seraient fréquentes sur les dépôts sableux d'origine fluvio-glaciaire, marine ou littorale (Villeneuve 2000).

À l'opposé, les stations mal drainées (drainage mauvais ou très mauvais) et les sols organiques en particulier sont généralement pauvres en espèces d'ECM. Seules quelques espèces comestibles sont considérées comme préférentielles des humus épais et des sols organiques humides, notamment *C. caperatus* et *C. tubaeformis* (Nantel et Neumann 1992 ; Harrington 2003 ; Gévry 2010).

5. Production épigée des champignons

Plusieurs espèces d'ECM comestibles comme *C. cibarius* ou *B. aff. edulis* apparaissent en symbiose avec une large variété d'essences-hôtes et dans des peuplements d'âge très variable (Molina et Trappe 1982 ; Molina *et al.* 1999). Cependant, la plupart des espèces ne produisent des quantités véritablement abondantes de carpophores que dans certains types d'habitats (Molina *et al.* 1993). Une connaissance suffisante des conditions du milieu et des processus dynamiques qui favorisent les pointes de productivité épigée chez les ECM s'avère donc essentielle à une implantation réussie de la cueillette commerciale.

Au cours des dernières années, les études effectuées au Québec ont permis d'initier l'identification de certaines caractéristiques spécifiques des habitats productifs en ECM comestibles. Deux facteurs clés reliés à la dynamique du couvert forestier ont été identifiés comme les principaux facteurs d'influence : i) l'âge du couvert arborescent et ii) la présence et la sévérité des perturbations naturelles ou anthropiques. La phénologie

des diverses espèces comestibles et l'influence des conditions météorologiques et saisonnières sur leur productivité est encore peu documentée au Québec et nos connaissances se limitent à ce jour aux observations sporadiques de mycologues amateurs. La revue des travaux réalisés ailleurs dans le monde apporte toutefois des éléments de réflexion intéressants qui permettent de mieux comprendre les observations provenant de la forêt québécoise.

5.1 Âge du couvert

L'influence des processus de maturation et de succession forestière sur la fructification des ECM en forêt n'est pas encore bien comprise (Laganà *et al.* 2002; Lodge *et al.* 2004). Pour plusieurs espèces toutefois, l'âge du couvert arborescent serait un des facteurs les plus déterminants pour la productivité fongique épigée (Miron 1995, 2000 ; Guérette 2001 ; Trappe 2004 ; Dunham *et al.* 2006), alors qu'elle serait peu importante pour d'autres (Bonet *et al.* 2004). La productivité fongique atteindrait généralement son apogée dans les jeunes forêts équiennes qui présentent un maximum d'accroissement annuel en volume (Villeneuve 2000). Par la suite, on assisterait, au fil du temps, à des modifications successives de la productivité fongique en réponse à l'évolution de l'âge des arbres, de la composition végétale et de la qualité des litières (Dighton *et al.* 1986 ; Termorshuizen, 1991 ; O'Dell *et al.* 1992 ; Egli et Ayer 1997 ; Guinberteau et Courtecuisse 1997 ; Kranabetter *et al.* 2005).

5.2 Perturbations naturelles et anthropiques

Au fil de la succession forestière, divers types de perturbations naturelles ou anthropiques sont susceptibles d'affecter le bilan annuel de productivité fongique. Selon

Jumpponen *et al.* (1999), l'historique de vie des ECM et de leur habitat serait davantage déterminant pour expliquer leur distribution que l'âge de leur hôte. On observe en effet que l'action du feu et des chablis aurait une incidence sur la productivité des *Morchella* spp (*cf.* Duchesne et Weber 1993). Certaines espèces seraient aussi favorisées par les perturbations anthropiques de faible amplitude (Egli et Ayer 1997 ; Salerni et Perini 2004) ou par la présence de souches coupées dans les forêts aménagées (Ohenoja 1978). D'autres espèces comme *H. lactifluorum* pourraient être favorisées par le piétinement et la présence de remblais le long des chemins forestiers (Villeneuve 2000). Dans une étude menée dans une pinède grise au nord du Lac-Saint-Jean (Québec), Rochon *et al.* (2009) ont démontré que bien que la biomasse moyenne totale de *H. lactifluorum* ne soit pas significativement différente entre les forêts naturelles et celles pourvues de sentiers, ces dernières présenteraient une productivité accrue lors de saisons sèches.

Cette réaction favorable de certains ECM à la perturbation de leur milieu ouvre la porte à diverses possibilités d'aménagement de l'habitat de ces espèces. L'aménagement des forêts (plantation, éclaircie, élagage, fertilisation) est de plus en plus considéré comme une avenue susceptible d'affecter favorablement la fructification d'espèces comestibles de haute valeur commerciale, dans la mesure où il peut affecter la densité, la vigueur et l'accroissement des arbres (Villeneuve 2000). Malgré un intérêt grandissant pour l'aménagement multi-ressources au Québec, aucune étude n'a encore été complétée pour jeter les bases de tels aménagements. La littérature scientifique mondiale présente toutefois de nombreux travaux d'intérêt à ce sujet (*e.g.* Menge et Grand 1978 ; Garbaye et Le Tacon 1982; Ohenoja 1988 ; Wiklund *et al.* 1995; Kropp et Albee 1996; Egli et

Ayer 1997 ; Salerni et Pereni 2004; Pilz *et al.* 2006). Les conclusions de ces dernières sont néanmoins très variables selon les espèces et les régions étudiées.

5.3 Phénologie

Les variations saisonnières et interannuelles de productivité sont grandement influencées par les conditions météorologiques du milieu. De ce fait, la capacité de fructification des ECM, dans une région donnée, est largement influencée par l'altitude et la latitude du lieu, en raison surtout de l'influence de ces paramètres sur la température et les précipitations (Ohenoja 1993). La température et l'humidité seraient en effet les principaux facteurs conditionnant la croissance des carpophores en milieu forestier (Lamoureux 1993). À une échelle locale, l'abondance des précipitations serait un excellent indicateur de la diversité et de la structure des communautés fongiques (O'Dell *et al.* 1999) et elle serait principalement importante pour initier la fructification (Ohenoja et Metsänheimo 1982). De même, un écart élevé entre les températures maximales et minimales du sol observées au cours d'une saison serait corrélé avec la date de première fructification de certains ECM (Pinna *et al.* 2010). Cela serait possiblement attribuable à une chute de température drastique, un phénomène appelé « choc froid » aussi proposé par Hall *et al.* (1998) pour *B. edulis*.

Chacune des saisons, à l'exception de la saison hivernale, susciterait le développement d'espèces différentes d'ECM. Sous les climats tempérés affectés par des précipitations estivales abondantes ainsi qu'aux latitudes nordiques, la saison estivale présenterait la plus grande richesse en fructifications (Lodge *et al.* 2004), en particulier durant la seconde moitié de la saison de croissance des arbres à compter de la mi-août

(Fortin et Lamhamedi, 2009). La température doit toutefois demeurer suffisamment élevée pour assurer la formation des carpophores (Ohenoja et Metsänheimo 1982). D'autre part, une humidité moyenne du sol élevée stimulerait la sortie de *B. aff. edulis* et *L. deterrimus*, alors qu'elle pourrait retarder celle de *C. caperatus* et *C. ventricosum* (Pinna *et al.* 2010).

En Europe, la période de fructification de certaines espèces à fructification typiquement automnale se serait significativement étendue depuis les années 1950, suite à une influence présumée des effets des changements climatiques (Gange *et al.* 2007). La date de première fructification serait plus hâtive alors que la date de dernière fructification serait plus tardive, doublant ainsi la période de fructification de certaines espèces. Des températures supérieures à la moyenne en août, couplées à des précipitations plus abondantes en octobre expliqueraient ce changement de la phénologie de certaines espèces de ECM. L'effet de ces changements climatiques sur les espèces arborescentes hôtes n'a toutefois pas été documenté simultanément, et conséquemment aucune hypothèse n'a pu être établie quant aux variations induites à l'allocation du carbone vers les racines.

Au Québec, le climat est généralement humide en toutes saisons et ce sont les températures froides de la fin de l'automne qui limitent véritablement la durée de la saison des fructifications. Sous les latitudes du Québec méridional, la productivité maximale des ECM comestibles s'étalerait sur environ 5 à 8 semaines en fin d'été et en automne (Villeneuve 2000). La longueur effective de la saison favorable diminuerait vers le nord et en altitude, et des côtes vers l'intérieur des terres (Villeneuve 2000). Néanmoins, certaines espèces telles que *Cantharellula umbonata* (J.F. Gmel.) Singer, *C.*

lutescens, *Tricholoma equestre* (L.) P. Kumm. et *T. matsutake* démontreraient davantage de tolérance à de basses températures du sol ($< 8\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Gévry 2010).

6. Perspectives de développement

Le développement récent de l'industrie des ECM comestibles en Amérique du Nord montre à quel point il est important de pouvoir établir un lien entre la distribution des espèces d'ECM en forêt et les facteurs du milieu environnant. Cette étape est cruciale pour bien orienter la cueillette en milieu naturel et en assurer la gestion durable à une échelle industrielle.

Dans l'Est du Canada et en particulier au Québec, la compréhension de l'écologie des ECM comestibles et des processus influençant leur productivité en milieu naturel demeure fragmentaire (Fortin et Piché 2000). En dépit de la contribution certaine des travaux revus ici, plusieurs facettes fondamentales de l'écologie des ECM demeurent inexplorées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES – CHAPITRE I

- BERCH, S.M. 2000. Integrating wild mushroom harvesting into forest management. In
Les champignons forestiers : récolte, commercialisation et conservation de la
ressource, Québec. Edited by J.A. Fortin and Y. Piché. Centre de recherche en
biologie forestière, Université Laval, Québec, Que. pp. 13–16.
- BERCH, S.M. et W. COCKSEGE. 2003. Commercially important wild mushrooms and
fungi of British Columbia: what the buyers are buying. British Columbia Ministry
of Forests, Research Branch, Victoria, B.C. Technical Report 006.
- BIOPTERRE. 2009. Analyse de commercialisation des champignons forestiers sauvages
à potentiel commercial du Québec, Projet AF-08-021, La Pocatière, Québec, 78 p.+
annexes.
- BOA, E. 2004. Wild edible fungi: a global overview of their use and importance to
people. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- BONET, J.A., C.R. FISCHER et C. COLINAS. 2004. The relationship between forest
age and aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus*
sylvestris forests of the central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*
203 : 157-175.
- BOUDREAU, F., B. BOULET, R. GAUTHIER et J.-F. PARADIS. 2003. Observations
sur les macromycètes de la région de Radisson, municipalité de la Baie-James,
Québec. *Herbier Louis-Marie*, Université Laval, Québec, Québec.

CHERKASOV, A.P. 1988. Classification of nontimber resources in the USSR. *Dans* Proceedings of the Finnish–Soviet Symposium on Nontimber Forest Resources, 25–29 Aug. 1986, Jyväskylä, Finland. Edité par I. Bannine et M. Raatikainen. Acta Botanica Fennica 139: 3–5.

D'AOUST, V. 2008. Étude du potentiel commercial de la cueillette de champignons forestiers dans la MRC de Charlevoix-Est, Montréal, Québec, 34 p.

DE GEUS, P.M.J. et S.M. BERCH. 1997. The pine mushroom industry in British Columbia. *Dans* Mycology in sustainable development: expanding concepts, vanishing borders. Edité par I.H. Chapela et M.E. Palm. Parkway Publishers, Boone, N.C. pp. 55–67.

DELUCA, T.H., O. ZACKRISSON, M.-C. NILSSON et A. SELLSTEDT. 2002. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature* 419 : 917-920.

DESLANDES, J. et C. PIC. 2001. Mise en valeur alimentaire et médicinale des plantes et champignons de sous-bois de la forêt feuillue de l'Outaouais, phase I, rapport préliminaire. Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue, Québec, Que. 64 p.

DIGHTON, J., J.M. POSKITT et D.M. HOWARD. 1986. Changes in occurrence of basidiomycete fruit bodies during forest stand development: with specific reference to mycorrhizal species. *Transactions of the British Mycological Society* 87: 163–171.

- DUCHESNE, L.C., and WEBER, M.G. 1993. High incidence of the edible morel *Morchella conica* in a jack pine, *Pinus banksiana*, forest following prescribed burning. Canadian Field-Naturalist. 107: 114-116.
- DUNHAM, S. M., T.E. O'DELL et R. MOLINA. 2006. Forest stand age and the occurrence of chanterelle (*Cantharellus*) species in Oregon's central Cascade Mountains. Mycological research 110 : 1433-1440.
- EGLI, S. et AYER, F. 1997. Est-il possible d'améliorer la production de champignons comestibles en forêt? L'exemple de la réserve mycologique de la Chanéaz en Suisse. Revue Forestière Française 49 (No. Special): 235-243.
- FALLU, J. 2003. Évaluation du potentiel de récolte des champignons forestiers comestibles dans les boisés de l'Estrie, Québec. Mémoire de maîtrise, Département de géographie et télédétection, Université de Sherbrooke. Sherbrooke, 184 p.
- FORTIN, J.A., et Y. PICHÉ. 2000. Les champignons forestiers : récolte, commercialisation et conservation de la ressource. Centre de recherche en biologie forestière, Université Laval, Québec, Que.
- FORTIN, J.A., C. PLENCHETTE et Y. PICHÉ. 2008. Les mycorhizes : la nouvelle révolution verte. Éditions Multi Mondes, 131 p.
- FORTIN, J.A. et M.S. LAMHAMEDI. 2009. Ecophysiology of sporocarp development of ectomycorrhizal basidiomycetes associated with boreal forest gymnosperms *Dans* Advances in Mycorrhizal Science and Technology, Edité par Khasa D.P., Y. Piché et A.P. Coughlan 2009. Chapitre 13, NRC Press, Ottawa, pp. 161-173.

- GANGE, A.C., E.C. GANGE, T.H. SPARKS et L. BODDY. 2007. Rapid and recent changes in fungal fruiting patterns. *Science* 316: 71.
- GARBAYE, J. et F. LE TACON. 1982. Influence of mineral fertilization and thinning intensity on the fruit body production of epigeous fungi in an artificial spruce stand (*Picea abies* Link.) in north-eastern France. *Acta Oecologica* 3: 153-160.
- GÉVRY, M.-F. 2008. Projet d'intégration de la récolte des champignons forestiers comestibles dans la communauté—Secteur de Mont-Louis : description du projet, résultats des inventaires et perspectives d'avenir locales. Comité de bassin de la rivière Mont-Louis, Mont-Louis, Que. 65 p. + annexes.
- GÉVRY, M.-F. et N. VILLENEUVE. 2009. Ecology and management of edible mycorrhizal mushrooms in eastern Canada *Dans Advances in Mycorrhizal Science and Technology*, Edité par Khasa D.P., Y. Piché et A.P. Coughlan 2009. Chapitre 14, NRC Press, Ottawa, pp. 175-191.
- GÉVRY, M.-F. 2010. Évaluation du potentiel en champignons forestiers comestibles dans la Forêt modèle du Lac Saint-Jean. Forêt modèle du Lac-Saint-Jean, Mashteuiatsh, Québec, 51 p. + annexes.
- GODBOUT, C. et J.A. FORTIN, 1991. Effect of nitrogen fertilization and photoperiod on basidiome formation of *Laccaria bicolor* associated with container-grown jack pine seedlings. *Canadian Journal of Botany* 70 : 181-185.
- GUÉRETTE, M. 2001. Évaluation du potentiel multiresource en Gaspésie. Groupement forestier Baie-des-Chaleurs, Bonaventure, Que.

- GUINBERTEAU, J. et R. COURTECUISSÉ. 1997. Diversité des champignons (surtout mycorrhiziens) dans les écosystèmes forestiers actuels. *Revue Forestière Française* 49 : 25-39.
- HALL, I.R., A.J.E. LYON, Y. WANG et L. SINCLAIR. 1998. Ectomycorrhizal fungi with edible fruiting bodies 2. *Boletus Edulis*. *Economic Botany* 52 : 44-56.
- HARRINGTON, T.J. 2003. Relationships between macrofungi and vegetation in the Burren. *Biology and Environment, Proceedings of the Royal Irish Academy*, 103B (3) : 147-159.
- HOSFORD, D., D. PILZ, R. MOLINA et M. AMARANTHUS. 1997. Ecology and management of the commercially harvested American matsutake. General Technical Report PNW-GTR-412, Portland, OR. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 68 p.
- JUMPPONEN, A., J. M. TRAPPE et E. CAZARES. 1999. Ectomycorrhizal fungi in Lyman Lake Basin : a comparison between primary and secondary successional sites. *Mycologia* 91: 575-582.
- KRANABETTER, J.M., R. TROWBRIDGE, A. MACADAM, D. MCLENNAN et J. FRIESEN. 2002. Ecological descriptions of pine mushroom (*Tricholoma magnivelare*) habitat and estimates of its extent in northwestern British Columbia. *Forest Ecology and Management* 158 : 249-261.
- KRANABETTER, J.M., J. FRIESEN, S. GAMIET et P. KROEGER. 2005. Ectomycorrhizal mushroom distribution by stand age in western hemlock –

- lodgepole pine forests of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 35 : 1527-1539.
- KROPP, B.R. et S. ALBEE. 1996. The effects of silvicultural treatments on occurrence of mycorrhizal sporocarps in a *Pinus contorta* forest: a preliminary survey. *Biological Conservation* 78 : 313-318.
- LAGANÀ, A., C. ANGIOLINI, E. SALERNI, C. PERINI, C. BARLUZZI et V. DE DOMINICIS. 2002. Periodicity, fluctuations and successions of macrofungi in forests (*Albies alba* Miller) in Tuscany, Italy. *Forest Ecology and Management* 169 : 187-202.
- LAMÉRANT, G., F. LEBEL, G. LANGLAIS et A. VÉZINA. 2008. Mise en valeur des produits forestiers non ligneux. Rapport présenté à Développement économique Canada - Ministère du Développement économique, Innovation et Exportation (DEC-MDEIE, section Bas-Saint-Laurent). Centre d'expertise sur les produits agroforestiers (CEPAF), La Pocatière, Québec, 188 p. + annexes.
- LAMOUREUX, Y. 1993. Le monde méconnu des champignons, *Quatre-Temps*, 17: 25-26.
- LEBEL, P., N. THIFFAULT et R. L. BRADLEY. 2008. *Kalmia* removal increases nutrient supply and growth of black spruce seedlings : An effect fertilizer cannot emulate. *Forest Ecology and Management* 256 : 1780-1784.
- LODGE, D.J., J.F. AMMIRATI, T.E. O'DELL, G.M. LODGE, S.M. HUHNDORF, C.-H. WANG, J.N. STOKLAND, J.P. SCHMIT, L. RYVARDEN, P.R. LEALOCK,

- M. MATA, L. UMANA, Q. WU et D.L. CZEDERPILTZ. 2004. Terrestrial and lignicolous macrofungi. *Dans* Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods. Edité par G.M. Lodge, G.F. Bills, and M.S. Foster. Elsevier, Amsterdam. pp. 127–172.
- MENGE, J.A. et L.F. GRAND. 1978. Effect of fertilization on production of epigeous basidiocarps by mycorrhizal fungi in loblolly pine plantations. *Canadian Journal of Botany* 56 : 2357-2362.
- MEYER, F. H. 1973. Distribution of ectomycorrhizae in Native and Man-Made forests. Chapter 3. *Dans* Ectomycorrhizae, Édité par G.C. Marks et T.T. Kozlowski, Academic Press, 444 p.
- MIRON, F. 1994. Champignons forestiers sauvages : potentiel de cueillette et de mise en marché, phase 1. Rapport du programme Essais, expérimentations et transfert technologique en foresterie par Champignons Laurentiens inc. Disponible à Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Québec, Que. Rep. 4050.
- MIRON, F. 1995. Champignons forestiers sauvages : potentiel de cueillette et de mise en marché, phase 2. Rapport du programme Essais, expérimentations et transfert technologique en foresterie par Champignons Laurentiens inc. Disponible à Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Québec, Que. Rep. 4054.

- MIRON, F. 2000. Récolte et commercialisation des champignons forestiers : six ans d'expérience. *Dans* Les champignons forestiers : récolte, commercialisation et conservation de la ressource. Edité par J.A. Fortin and Y. Piché. Centre de recherche en biologie forestière, Université Laval, Québec, Que. pp. 53–57.
- MOLINA R. et J.M. TRAPPE. 1982. Patterns of ectomycorrhizal host specificity and potential among Pacific Northwest conifers and fungi, *Forest Science* 28: 423-458.
- MOLINA, R., T. E. O'DELL, D. LUOMA, M. AMARANTHUS, M. CASTELLANO et K. RUSSELL. 1993. Biology, ecology, and social aspects of wild edible mushrooms in the forests of the Pacific Northwest: a preface to managing commercial harvest. General Technical Report PNW-GTR-309, Portland, OR, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 42 p.
- MOLINA, R., T.E. O'DELL, S. DUNHAM et D. PILZ. 1999. Biological diversity and ecosystem functions of forest soil fungi: management implications. *Dans* Proceedings: Pacific Northwest Forest and Rangeland Soil Organism Symposium, 17–19 Mar. 1998, Corvallis, Ore. Technical Edité par R.T. Meurisse, W.G. Ypsilantis et C. Seybold. General Technical Report PNW-GTR-461, Portland, OR, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, pp. 45–58.
- NANTEL, P. et P. NEUMANN. 1992. Ecology of ectomycorrhizal-basidiomycete communities on a local vegetation gradient. *Ecology* 73 : 99-117.

- O'DELL, T.E., D.L. LUOMA et R.J. MOLINA. 1992. Ectomycorrhizal fungal communities in young, managed, and old-growth Douglas-fir stands. *Northwest Environmental Journal* 8: 166–168.
- O'DELL, T.E., J.F. AMMIRATI et E.G. SCHREINER. 1999. Species richness and abundance of ectomycorrhizal basidiomycete sporocarps on a moisture gradient in the *Tsuga heterophylla* zone. *Canadian Journal of Botany* 77: 1699-1711.
- OHENOJA, E. 1978. Mushrooms and mushroom yields in fertilized forests. *Annales Botanici Fennici* 15: 38-46.
- OHENOJA, E. 1988. Effect of forest management procedures on fungal fruit body production in Finland. *Acta Botanica Fennica* 136: 81-84.
- OHENOJA, E. 1993. Effects of weather conditions on the larger fungi in different forest sites in northern Finland, 1976–1988. Thèse de doctorat, *Scientiae Rerum Naturalium* 243. University of Oulu, Oulu, Finland.
- OHENOJA, E. et K. METSÄNHEIMO. 1982. Phenology and fruit body production of macrofungi in subarctic Finnish Lapland. *Dans Arctic and alpine mycology*. Edité par G.A. Laursen et J.F. Ammirati. University of Washington Press, Seattle, Washington. pp. 390–404.
- PILZ, D. et R. MOLINA. 2002. Commercial harvests of edible mushrooms from the forests of the Pacific Northwest United States: issues, management, and monitoring for sustainability. *Forest Ecology and Management* 155 : 3-16.

- PILZ, D., J. SMITH, M.P. AMARANTHUS, S. ALEXANDER, R. MOLINA et D. LUOMA. 1999. Mushrooms and timber: managing commercial harvesting in the Oregon Cascades. *Journal of Forestry* 97: 4–11.
- PILZ, D., L. NORVELL, E. DANELL et R. MOLINA. 2003. Ecology and management of commercially harvested chanterelle mushrooms. General Technical Report PNW-GTR-576, Portland, OR, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 83 p.
- PILZ, D., R. MOLINA et J.J. MAYO. 2006. Effects of thinning young forests on chanterelle mushroom production. *Journal of Forestry* 104: 9–14.
- PINNA, S., M.-F. GÉVRY, M. CÔTÉ et L. SIROIS. 2010. Factors influencing fructification phenology of edible mushrooms in a boreal mixed forest of Eastern Canada, *Forest ecology and management* 260 : 294-301.
- REDHEAD, S.A. 1997. The pine mushroom industry in Canada and the United States: why it exists and where it is going. *Dans Mycology in sustainable development: expanding concepts, vanishing borders*. Edité par M.E. Palm et I.H. Chapela. Parkway Publishers, Boone, N.C. pp. 15–54.
- REDHEAD, S.A. 2000. Forest mushroom harvesting in Canada: past, present and future. *Dans Les champignons forestiers : récolte, commercialisation et conservation de la ressource*. Edité par J.A. Fortin et Y. Piché. Centre de recherche en biologie forestière, Université Laval, Québec, Que. pp. 1–5.

- ROCHON, C., D. PARÉ, D.P. KHASA et J.A.FORTIN. 2009. Ecology and management of the lobster mushroom in an eastern Canadian jack pine stand. *Canadian journal of forest research* 39 : 2080-2091.
- SALERNI, E. et C. PERINI. 2004. Experimental study for increasing productivity of *Boletus edulis* s.l. in Italy. *Forest Ecology and Management* 201 : 161-170.
- SLANKIS, V. 1974. Soil factors influencing formation of mycorrhizae. *Annual Review of Phytopathology* 12: 437-457.
- SMITH S. E et D. J. READ. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, Third Edition, Academic Press, London. 787 p.
- TANINO, K.K., G. IVANOCHKO, C. JESSUP, J. NELSON. et W. HRYCAN. 2005. Stage I: Sustainable harvest of wild mushrooms in northern Saskatchewan. Final report. Saskatchewan Government, Agriculture Department Fund, Saskatoon, Sask. Project ADF 20000235.
- TERMORSHUIZEN A. J., 1991. Succession of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands. *Journal of Vegetation Science* 2 : 555-564.
- TRAPPE, M. J. 2004. Habitat and host associations of *Craterellus tubaeformis* in northwestern Oregon. *Mycologia* 96 : 498-509.
- VILLENEUVE, N. 2000. Diversité et productivité des champignons forestiers : les apports de la recherche et de l'inventaire. *Dans* Les champignons forestiers : récolte, commercialisation et conservation de la ressource. Edité par J.A. Fortin et

- Y. Piché. Centre de recherche en biologie forestière, Université Laval, Québec, Que. pp. 91–100.
- VILLENEUVE, N. 1995. Estimation de la productivité naturelle des champignons comestibles dans les forêts de l'Est québécois. Dessau Environnement et Aménagement Inc., Saint-Romuald, Que.
- VILLENEUVE, N. 1993. Organisation cénologique et écologie des macromycètes terrestres dans les forêts des laurentides québécoises. Ph.D. thesis. Université Laval, Québec, Que.
- VILLENEUVE, N., M.M. GRANDTNER et J.A. FORTIN. 1991. The coenological organization of ectomycorrhizal macrofungi in the Laurentide mountains of Quebec. *Canadian Journal of Botany* 69 : 2215-2224.
- VILLENEUVE, N., M.M. GRANDTNER et J.A. FORTIN. 1989. Frequency and diversity of ectomycorrhizal and saprophytic macrofungi in the Laurentide mountains of Quebec. *Canadian Journal of Botany* 67: 2616–2629.
- WARDLE, D.A., M.-C. NILSSON, O. ZACKRISSON et C. GALLET. 2003. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* 35:827-835.
- WATLING, R. 1981. Relationships between macromycetes and the development of higher plant communities. *Dans* The fungal community: its organization and role in the ecosystem. Edité par D.T. Wicklow and G.C. Carroll. Marcel Dekker, New York. pp. 427–458.

- WEIGAND, J.F. 2000. Wild edible mushroom harvests in North America: market econometric analyses. *Dans* Les champignons forestiers : récolte, commercialisation et conservation de la ressource. Edité par J.A. Fortin and Y. Piché. Centre de recherche en biologie forestière, Université Laval, Québec, Que. pp. 35–43.
- WIENSCZYK, A.M. et S.M. BERCH. 2001. Ecological description and classification of some pine mushroom habitat in British Columbia. *B.C. Journal of Ecosystems and Management* 1: 119–125.
- WIKLUND, K., L.-O. NILSSON et S. JACOBSSON. 1995. Effect of irrigation, fertilization, and artificial drought on basidioma production in a Norway spruce stand. *Canadian Journal of Botany* 73 : 200-208.
- WILKINS, W.H., E.M. ELLIS et J.L. HARLEY. 1937. The ecology of the larger fungi : Constancy and frequency of fungal species in relation to certain vegetation communities, particularly oak and beech. *Annals of Applied Biology* 24 : 703-732.
- ZENG, R. S. et A. U. MALLIK. 2006. Selected ectomycorrhizal fungi of black spruce (*Picea mariana*) can detoxify phenolic compounds of *Kalmia augustifolia*. *Journal of Chemical Ecology* 32 : 1473-1489.
- ZACKRISSON, O., T.H. DELUCA, M.-C. NILSSON, A. SELLSTEDT et L.M. BERGLUND. 2004. Nitrogen-fixation increases with successional age in boreal forests. *Ecology* 85 : 3327-3334.

CHAPITRE II

ÉCOLOGIE ET DISTRIBUTION DES CHAMPIGNONS FORESTIERS COMESTIBLES EN GASPÉSIE, QUÉBEC, CANADA.

(Manuscrit en préparation pour publication)

Marie-France Gévry^{1,2,3}, Luc Sirois^{1,3} et Mathieu Côté⁴

1 Chaire de recherche sur la forêt habitée. Université du Québec à Rimouski. 300, allée des Ursulines. Rimouski, QC. G5L 3A1, Canada.

2 Centre d'études nordiques. 300, allée des Ursulines. Rimouski, QC. G5L 3A1, Canada.

3 Centre d'étude de la forêt, Université du Québec à Rimouski. 300, allée des Ursulines. Rimouski, QC. G5L 3A1, Canada.

4 Consortium en Foresterie Gaspésie-Les-Îles. 37, rue Chrétien. B. 26. C.P. 5. Gaspé, QC. G4X 1E1, Canada

Introduction

La cueillette des champignons forestiers comestibles est une activité qui permet d'augmenter les revenus provenant des forêts sous aménagement forestier et dans certains cas, des forêts protégées (Cherkasov 1988). Cette activité est aujourd'hui bien établie en Europe, en Asie ainsi que dans l'Ouest américain et canadien (Hosford *et al.* 1997 ; Boa 2004).

L'abondance confirmée de la ressource dans l'Est du Canada et sa demande croissante sur les marchés lui confère un potentiel de développement intéressant (Miron 1995 ; Biopterre 2009). De même, dans le contexte de la gestion forestière moderne, la diversification des ressources tirées de la forêt par le biais de produits forestiers non-ligneux, comme les champignons forestiers comestibles, se présente comme une avenue

visant à renforcer les économies régionales dépendantes des ressources forestières (Laméran *et al.* 2008).

Malgré l'engouement croissant pour cette ressource dans l'Est du Canada, les connaissances actuelles sur la distribution des champignons forestiers comestibles et sur les conditions qui affectent la productivité des champignons ectomycorhiziens (ECM) comestibles sont limitées. La fugacité et la variabilité interannuelle des fructifications des ECM, de même que la complexité de la relation hôte-mycorhize en font des organismes particulièrement difficiles à étudier. Les résultats des travaux provenant des forêts de l'Ouest canadien et américain ou d'Europe s'avèrent difficilement transposables aux forêts de l'Est canadien à cause de différences climatiques et floristiques entre ces régions.

Au cours de la dernière décennie, de nombreuses études régionales ont permis de dresser le potentiel de la cueillette commerciale dans certaines régions de l'Est du Canada (Miron 1995 ; Guérette 2001; Fallu 2003; Boudreau *et al.* 2003; D'Aoust 2008 ; Gévry 2008, 2010). Cependant, seulement quelques travaux ont été effectués dans le but d'identifier les facteurs écologiques contrôlant la répartition spatiale et l'abondance des champignons comestibles en milieu forestier (Villeneuve *et al.* 1989, 1991; Villeneuve 1993; Nantel et Neumann 1992; Maneli 2008). Entre autres choses, ces études ont démontré l'importance du couvert forestier dans la distribution des ECM, et la sensibilité des espèces aux autres facteurs environnementaux, tels l'âge du peuplement, la densité du couvert arborescent, le recouvrement des arbustes et des plantes herbacées du parterre forestier, le recouvrement en mousses et de lichens au sol et la nature de l'environnement

édaphique (pH, drainage, épaisseur et qualité physico-chimique des litières, du sol et des dépôts de surface).

Or, les tendances révélées par ces études varient selon la région géographique étudiée et en fonction des objectifs poursuivis par ces dernières. Par conséquent, la compréhension de l'écologie des champignons forestiers comestibles et des processus influençant leur productivité en milieu naturel demeure fragmentaire (Fortin et Piché 2000), alors qu'il s'agit de connaissances essentielles pour assurer le développement durable des activités de récolte des champignons comestibles.

C'est dans cet optique que la présente étude vise à : *(i)* déterminer l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la distribution des principales espèces d'ECM comestibles dans l'Est du Québec, Canada, et *(ii)* d'identifier les habitats préférentiels des principales espèces d'ECM. Nous posons l'hypothèse que l'hétérogénéité des habitats forestiers est associée aux variations des conditions spécifiques à la fructification de chacune des espèces. Ainsi, les sites ayant des caractéristiques biophysiques similaires devraient présenter des assemblages fongiques comparables.

Matériel et méthode

2.1 Aire d'étude

L'aire d'étude couvre l'ensemble de la péninsule de la Gaspésie, soit un territoire totalisant 20 272 km² (Gouvernement du Québec, 2010) (Fig. 1). L'altitude moyenne est de 400 m et le plus haut sommet (Mont Jacques-Cartier : 1268 m) se trouve dans la chaîne appalachienne des monts Chic-Chocs et Mc Gerrigle (MRNF, 2005). Cette région présente une grande diversité d'habitats notamment en raison de son relief et de sa

composition géologique variée. Le centre de la Gaspésie est dominé par des dépôts glaciaires, d'altération et de colluvionnement. Le till est abondant sur l'ensemble de la péninsule et les formations géologiques de la péninsule sont dominées par la présence de calcaire (MRNF, 2005).

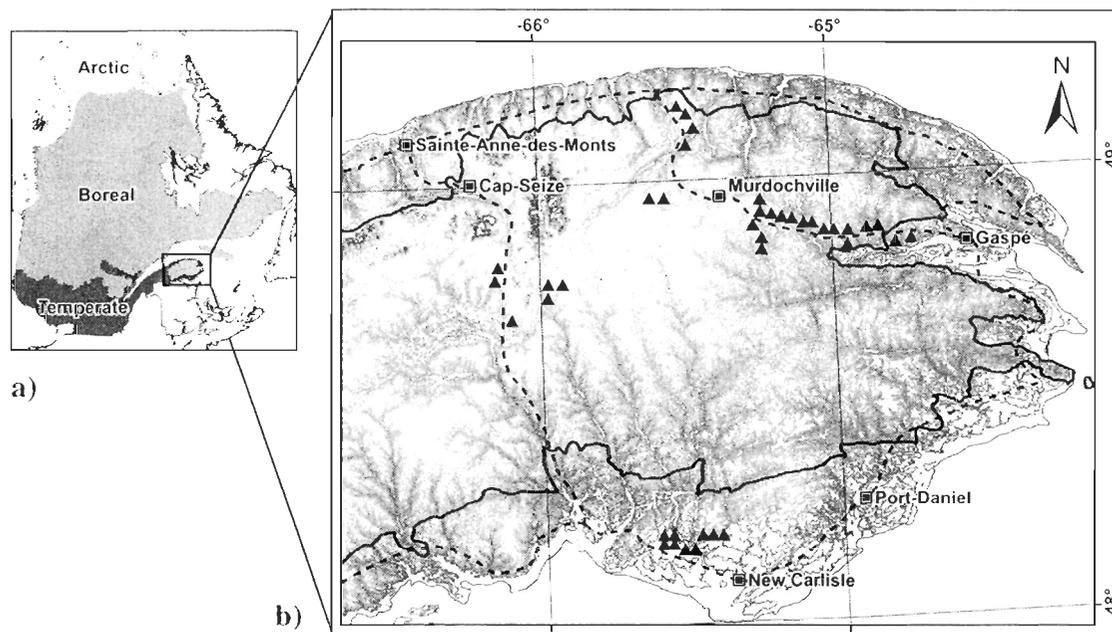


Figure 1. Aire d'étude (48°00'02" N - 49°15'25" N, 64°08' 40" W – 67°03' 10" W) : a) localisation de la région administrative de la Gaspésie (encadré) dans la province de Québec (en gris), Canada, et les trois grandes formations végétales sous l'influence du climat (de bas en haut : la zone tempérée nordique, la zone boréale et la zone arctique); b) Localisation des sites d'étude et des principales villes. Le relief de l'aire d'étude est illustré par une augmentation de l'altitude du gris au blanc, les plus hauts sommets sont en gris foncé; le tracé noir représente la limite entre les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau jaune (à l'extérieur) et de la sapinière à bouleau blanc (à l'intérieur). Le tracé pointillé noir représente le réseau routier principal.

La saison de croissance thermique dans cette région varie en fonction des effets de l'altitude et de la proximité de la mer; elle atteint un maximum de 1426 degrés-jours à New Carlisle (altitude : 45 m) et un minimum de 1214 degrés-jours à Murdochville (altitude : 575 m). Les précipitations sont également variables, atteignant un maximum annuel de 1296 mm à Port-Daniel et un minimum de 845 mm à Sainte-Anne-des-Monts.

La température moyenne maximale est de 23°C en juillet (Gaspé) et la température moyenne minimale est de -20°C en janvier (Cap-Seize) (Environnement Canada, 2004 (période de référence 1971-2000)).

Le centre de la péninsule est situé dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (MRNF, 2000), dominé par les peuplements de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et d'épinette blanche, mélangés au bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) sur les sites mésiques. On y retrouve aussi des peuplements dominés par l'épinette noire et le mélèze, accompagnés du bouleau blanc ou du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.). L'ensemble de la côte gaspésienne, qui comprend la quasi totalité des villes et terres privées de la Gaspésie, est regroupé dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune. Sur les sites mésiques, on retrouve des peuplements mélangés de bouleaux jaunes (*Betula alleghaniensis* Britton.) et de résineux. Le principal facteur de la dynamique forestière de cette région est la tordeuse des bourgeons de l'épinette, et le régime de perturbations est caractérisé par une récurrence de chablis et de rares feux (Pinna *et al.* 2009). Des activités d'aménagement forestier et les coupes forestières ont amené un rajeunissement et une uniformisation du paysage du territoire à l'étude (Desponts *et al.* 2001).

2.2 Sélection des sites d'études

Dans le but d'obtenir le portrait mycologique régional le plus représentatif possible et de valider la prévalence des ECM pour certains habitats, la sélection des sites d'étude a été faite en fonction de la superficie relative des différents types de peuplement de l'aire d'étude à partir de statistiques descriptives issues de cartes écoforestières (MRNF, 2005).

L'identification de sites d'étude potentiels a été effectuée en utilisant une stratégie aléatoire, stratifiée en fonction du recouvrement des types de peuplement dominants sur le territoire, mais aussi suivant leur accessibilité et leur potentiel fongique. Ainsi, des peuplements reconnus comme productifs dans la littérature et moins fréquents sur le territoire ont tout de même été sélectionnés (ex. : plantations) (Miron, 1995; Guérette, 2001). Ces sites ont dû être surreprésentés dans le plan d'échantillonnage, afin d'obtenir un nombre suffisant de réplicats ($n=3$). En plus du groupement essence, la densité du peuplement et la pente ont également été considérés dans le choix des sites, puisque ces variables sont susceptibles d'affecter l'humidité du sol par leur effet respectif sur l'évapotranspiration et la rétention de l'eau. Ainsi, seuls les sites considérés suffisamment humides (classes de densité de 60 à 100 % et inclinaison de pente < 15 degrés) ont été sélectionnés. La composition arborescente, la densité du peuplement, la pente et l'âge approximatif de tous les sites présélectionnés ont ensuite été validés sur le terrain. Lorsque plus de trois sites d'un même type de peuplement étaient validés, un tirage permettait la sélection aléatoire des trois sites d'étude retenus par types de peuplement. Enfin, certains peuplements présélectionnés (ex. : bétulaies) ont dû être retirés de l'étude en raison d'une superficie des parcelles de peuplement trop petite, ou encore à cause de leur accessibilité restreinte. Au total, 39 sites d'étude ont été retenus (figure 1).

2.3 Stratégie d'échantillonnage

L'allocation de l'effort d'échantillonnage dans les 39 sites a été faite de façon systématique en disposant des parcelles circulaires permanentes de 5 m² à tous les 20 m, le long de transects linéaires d'une longueur moyenne de 500 m de longueur (min. : 180 m; max : 640 m), orientés perpendiculairement au réseau routier et totalisant 894

parcelles. Selon Castellano *et al.* (1999), l'utilisation de parcelles permanentes bien réparties serait particulièrement efficace pour recueillir des données permettant de conduire des analyses spatiales et temporelles explicites lorsque l'habitat exact d'une espèce n'est pas connu.

2.4 Caractérisation des sites d'étude

La classe de drainage, le type d'humus, sa composition ainsi que son épaisseur ont été évalués à chaque parcelle, à l'aide de clés d'identification (Saucier 1998). L'utilisation de clés a aussi permis de déterminer la texture du sol à chaque parcelle *in situ* en se référant aux douze classes de texture du sol classiques (Saucier *et al.* 1998). Le prélèvement des échantillons pour la mesure du pH de l'horizon minéral supérieur du sol a été réalisé au cours de la première semaine du mois d'août 2006. Les échantillons ont été récoltés à proximité de chaque parcelle à l'aide d'une pelle, ont été conservés dans un sac de plastique hermétique et ont été congelés dans les 12h suivant le prélèvement. La mesure du pH a été réalisée en laboratoire avec une sonde (*modèle HI9812, Hanna Instruments*) dans une solution de CaCl_2 0,01 mol/L, en utilisant un ratio 1:2 (Burt, 2004). L'altitude (m) de chacune des parcelles a été évaluée avec un GPS (*modèle Garmin Legend*, précision ± 20 m). La caractérisation de la pente (degré d'inclinaison, exposition) a été faite en utilisant un clinomètre et une boussole.

La structure diamétrale arborescente a été mesurée en utilisant un prisme (facteur 2) à partir du centre de chaque parcelle; les tiges ont été dénombrées par classe de diamètre de 2 cm à hauteur de poitrine (DHP). La présence d'espèces arbustives dans un rayon de 10 m du centre de la parcelle a été notée. Le pourcentage de recouvrement du couvert

forestier (> 7 m) et arbustif (0,5 - 7 m) ont été évalués visuellement au centre de chacune des parcelles selon sept classes utilisées communément lors d'inventaires forestiers (80-100% ; 60-80% ; 40-60% ; 25-40% ; 5-25% ; 1-5 % ; 0 %) (Saucier *et al.*, 1998). L'âge du peuplement a été estimé tous les 100 m sur deux arbres représentatifs du peuplement en utilisant une sonde de *Pressler*; le dénombrement des cernes de croissance des échantillons a été réalisé en laboratoire. Le recouvrement par les espèces herbacées, la mousse et le lichen a également été évalué pour chaque parcelle en utilisant les sept classes mentionnées précédemment. Finalement, l'origine du peuplement (régénération naturelle ou plantation) et la présence d'interventions sylvicoles récentes (< 10 ans) ont été notées pour chaque parcelle.

Le calcul de la densité spécifique (T/ha) a été fait à partir du nombre de tiges mesurées et de la distance de repérage du prisme pour chacune des classes de DHP pour les classes arborescente (≥ 9 cm) et arbustive (< 9 cm; hauteur > 0,5 m). La mesure de la surface terrière spécifique a porté sur les tiges ≥ 9 cm. Les proportions (%) de la surface terrière occupée par espèce, par les espèces hôtes ectomycorhiziennes et par les espèces résineuses ont également été calculées. De même, la richesse spécifique a été calculée pour les catégories suivantes: espèces arborescentes, espèces arborescentes ectomycorhiziennes, espèces arborescentes résineuses, espèces arbustives, espèces arbustives ectomycorhiziennes, éricacées et herbacées. La caractérisation de chacune des parcelles a été réalisée en juin et juillet 2006.

2.5 Inventaire des champignons

Le suivi des sites d'études a été réalisé durant deux saisons de fructifications (2005, 2006), de la mi-juillet à la fin septembre, pendant 10 semaines consécutives, à raison d'un relevé aux sept jours. À chaque visite, la présence de chacune des 12 espèces de champignon ciblées (tableau 1) a été notée dans un rayon de 10 m du centre des parcelles, sans égard au nombre d'individus présents. Une attention particulière a été mise lors des déplacements entre les parcelles de manière à limiter l'effet nuisible du piétinement sur le mycélium de certaines espèces (Egli *et al.* 2006). Un spécimen de chaque espèce recensée a été récolté dans les parcelles et conservé dans l'herbier mycologique de l'Université du Québec à Rimouski.

Tableau 1. Espèces de champignons ectomycorhiziens (ECM) comestibles inventoriées.

Nom latin	Nom français et synonymes	CODE
<i>Boletus aff. edulis</i> Bull. : Fr.	Bolet comestible, bolet cèpe, cèpe d'Amérique	BO_EDU
<i>Boletus subglabripes</i> Peck	Bolet à pied glabrescent	BO_SUS
<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.	Chanterelle commune	CA_CIB
<i>Catathelasma ventricosa</i> (Peck) Sing.	Armillaire ventru	CA_VEN
<i>Cortinarius caperatus</i> (Pers.) Fr. (= <i>Rozites capareta</i> (Pers.Fries) P. Karst.)	Pholiote ridée, rozite ridé	CO_CAP
<i>Craterellus tubaeformis</i> (Bull.) Quéf.	Chanterelle en tube, craterelle en tube	CR_TUB
<i>Hydnum repandum</i> Linn. : Fr.	Hydne sinuée, pied-de-mouton	HY_REP
<i>Hypomyces lactifluorum</i> (Fr.) Tul.	Dermatose des russules, « Lobster »	HY_LAC
<i>Lactarius deterrimus</i> Gröger	Lactaire des épinettes	LA_DET
<i>Lactarius thynos</i> A.H. Sm.	Lactaire du thuya	LA_THY
<i>Leccinum atrospitatum</i> A.H. Sm., Thiers & Watling	Bolet à pied noir	LE_AT
<i>Leccinum piceinum</i> (Pilát) Dermek	Bolet des épinettes	LE_PI

2.6 Analyses statistiques

2.6.1 Analyse de groupement sur les parcelles

Étant donné l'hétérogénéité rencontrée le long des transects, nous avons procédé à une analyse de groupement agglomératif hiérarchique, en utilisant les liens complets, sur l'ensemble des parcelles de manière à associer chacune d'elles à un groupe détenant des attributs forestiers similaires. Les attributs utilisés dans l'analyse de groupement ont été le drainage, le pourcentage de la surface terrière occupé par chacune des sept essences arborescentes principales, la surface terrière totale, l'âge et l'altitude. Les parcelles dont la surface terrière était $< 8 \text{ m}^2/\text{ha}$ ($n=31$) ont préalablement été retirées des analyses puisqu'elles ne contenaient pas suffisamment d'information pour être classées avec l'analyse de groupement. Chacun des groupes ainsi formés correspond à un habitat forestier distinct de l'aire d'étude.

Comme les parcelles adjacentes sont plus sujettes à détenir la même composition fongique que celles plus distancées (Murakami, 1987), les parcelles contigües identifiées au même groupe ont été fusionnées en un segment. Une fréquence spatiale (i.e. taux d'occupation = nombre de parcelles avec présence/ nombre de parcelles total) a été calculée pour chaque espèce d'ECM. Pour les données environnementales, nous avons attribué la moyenne des valeurs de chacune des variables aux segments.

2.6.2 Relations champignons-habitat

Une transformation d'*Hellinger* a d'abord été faite sur les données de fréquence spatiale des ECM afin de restreindre l'importance accordée aux espèces rares (Legendre et Gallagher, 2001). Une analyse de corrélation de Spearman a été effectuée sur

l'ensemble des variables explicatives, afin d'éliminer les variables colinéaires ($r_c > 0,7$). Les variables biotiques et abiotiques retenues ont ensuite été classées selon les quatre matrices de données environnementales suivantes : la matrice floristique (composition de la végétation), la matrice de structure (de la végétation), la matrice édaphique et la matrice topographique.

Quatre analyses de redondances canoniques (RDA) ont été faites sur les fréquences spatiales des espèces d'ECM pour chacune des matrices de données environnementales (Legendre et Legendre, 1998). Puisque l'altitude est une variable qui peut limiter la répartition des habitats forestiers de part son influence sur le climat, une RDA supplémentaire a été réalisée sur la distribution des ECM en fonction des variables de la matrice floristique, en contrôlant pour la matrice topographique. La contribution relative de chacune des matrices sur la distribution des ECM par rapport à la variation totale a été estimée par une partition de la variance en utilisant un R^2 ajusté (Borcard *et al.* 1992).

Un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a également permis de tester s'il y avait une différence entre les fréquences spatiales observées dans les habitats forestiers pour les principales ECM. Lorsque c'était le cas, un test de comparaison multiple non-paramétrique pour effectifs inégaux (Behrens-Fisher) a permis d'identifier les similitudes d'assemblages fongiques entre les habitats forestiers et de discriminer les plus favorables à chacune des espèces. Enfin, la probabilité de retrouver les espèces de champignons dans les divers types d'habitats a été estimée sur la base de la présence des espèces dans les segments, par habitat (*ex. : 3 présences sur 10 segments = 0,3*).

L'ensemble des analyses ont été réalisées en utilisant le Progiciel R (R Development Core Team 2008) à l'exception des corrélations de Spearman qui ont été faites avec Systat 12 (Systat Software Inc. 2007).

Résultats

3.1 Analyses de groupement sur les parcelles

L'analyse de groupement a permis de reclasser les 863 parcelles retenues en 15 groupes associés à divers habitats forestiers reconnus sur le territoire par le MRNF (1999; 2000) (tableau 2). La fusion des parcelles contigües classées dans un même habitat a permis de former un total de 188 segments distincts. Chaque habitat forestier fut représenté par un nombre de segments indépendants variant de 4 (habitat 3) à 26 (hab. 6).

Parmi les quatre habitats dominés par l'épinette noire, l'habitat 1 est doté d'une couverture de lichen au sol, alors que les habitats 2, 3 et 4 présentent un recouvrement de mousse. L'habitat 3, en plus basse altitude, est une pessière hydrique organique ombrotrophe et représente l'habitat le plus âgé de ceux inventoriés. Les habitats 1 et 3 sont en milieu ouvert, alors que l'habitat 4 a un couvert plus dense, localisé en plus haute altitude et est parsemé de sapins baumiers. Le sapin baumier domine et co-habite avec l'épinette noire, le bouleau blanc et l'épinette blanche dans l'habitat 5, qui présente un humus épais et une richesse élevée en herbacées et en arbustes. Le sapin baumier est également dominant dans l'habitat 6, au couvert arborescent dense et avec un humus épais, localisé en plus haute altitude. Il est également présent de façon notable avec le peuplier faux-tremble dans l'habitat 7, caractérisé par un drainage subhydrique et une végétation herbacée, arbustive et arborescente diversifiée, en basse altitude. L'épinette

blanche occupe une place notable dans trois habitats, soit l'habitat 8, où elle co-domine avec le sapin baumier en haute altitude, l'habitat 9, où elle est régénérée naturellement sur d'anciennes terres agricoles en basse altitude et l'habitat 14, qui résulte d'une plantation monospécifique de l'essence. La mousse recouvre une part notable du sol des habitats 6 et 8. Les habitats 10 et 11 sont caractérisés par un couvert dense une composition arborescente mixte dominée par le peuplier faux-tremble et une présence du bouleau blanc et du sapin baumier; l'épinette noire occupe également une part importante de la surface terrière dans l'habitat 10. L'habitat 11, localisé en basse altitude, est caractérisé par un drainage plus lent et d'une richesse en herbacées supérieure. L'habitat 12 est une peupleraie dense de texture fine avec quelques trouées de mousse au sol. Les plantations de pin gris avec une couverture de lichen et d'éricacées au sol (hab. 13) et les plantations denses d'épinette de Norvège en basse altitude (hab. 15) constituent finalement les deux autres habitats.

Tableau 2. Statistiques descriptives des habitats forestiers déterminés suite à une analyse de groupement avec lien complet (moyenne des valeurs mesurées et écart-type (SD) entre parenthèses).
Les données mises en caractères gras sont celles qui contribuent à discriminer les habitats.

Habitats forestiers	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Total des segments
Nb segments	16	20	4	21	9	26	14	18	7	23	10	5	6	5	4	188
<i>Variables édaphiques</i>																
Drainage *	2,6 (0,5)	2,6 (0,5)	4,0 (0,8)	2,6 (0,6)	2,7 (0,5)	2,9 (0,8)	3,4 (0,5)	2,9 (1)	2,8 (0,4)	3,0 (0,5)	3,7 (0,6)	2,8 (0,4)	2,3 (0,4)	3,0 (0,0)	3,0 (0,0)	2,9 (0,7)
Épaisseur de l'humus	5,5 (3,3)	5,1 (1,9)	18,6 (22,2)	5,5 (3,1)	8,1 (3,8)	7,4 (6,5)	1,9 (1,3)	4,8 (3,2)	0,6 (0,9)	5,8 (3,3)	2,4 (3,1)	2,6 (0,5)	2,8 (1,5)	0,5 (0,3)	0,1 (0,2)	5,1 (5,3)
% Argile dans le sol	13,7 (2,7)	17,5 (17,3)	22,7 (19,2)	16,9 (18,1)	30,0 (14,4)	29,5 (16,4)	34,6 (15,8)	31,1 (16,8)	33,0 (15,0)	13,3 (15,0)	32,7 (21,6)	41,3 (17,9)	11,4 (3,7)	20,5 (14,7)	35,2 (9,5)	25,1 (17,0)
% Sable dans le sol	20,8 (2,4)	45,0 (36,5)	12,4 (11,1)	47,8 (36,6)	16,8 (5,7)	23,4 (12,4)	14,9 (4,6)	27,0 (12,6)	14,3 (5,9)	21,7 (7,9)	16,6 (6,3)	20,0 (12,2)	15,7 (5,2)	18,4 (6,6)	12,3 (4,1)	25,7 (21,7)
pH - minéral	2,8 (0,2)	2,7 (0,3)	2,9 (0,4)	2,8 (0,6)	3,3 (0,6)	3,1 (0,8)	3,9 (0,9)	3,4 (1,0)	4,0 (0,5)	3,0 (0,6)	3,9 (0,9)	3,6 (0,8)	3,1 (0,4)	3,7 (0,2)	3,6 (0,1)	3,2 (0,8)
<i>Composition arborescente relative</i>																
ST Épinette noire (%)	77,2 (13,2)	83,9 (15,6)	83,8 (18,1)	77,2 (17,2)	19,5 (19,4)	5,4 (10,4)	3,9 (5,9)	5,8 (11,2)	1,2 (3,2)	22,9 (18,1)	2,1 (3,9)	-	4,3 (4,5)	1,3 (2,0)	0,6 (1,2)	31,9 (36,4)
ST Épinette blanche (%)	0,1 (0,4)	1,9 (5,8)	3,6 (7,1)	2,1 (4,7)	11,9 (10,5)	11,3 (9,9)	9,9 (12,2)	31,3 (28,9)	75,1 (17,3)	0 (11,0)	1,2 (3,2)	-	-	93,5 (5,6)	0,1 (0,2)	12,1 (23,7)
ST Épinette de Norvège (%)	-	-	-	-	-	-	-	-	0,8 (1,3)	-	-	-	-	-	99,0 (1,1)	2,1 (14,3)
ST Sapin baumier (%)	5,3 (8,4)	11,6 (15,5)	1,7 (2,2)	14,2 (15,7)	50,1 (20,1)	79,2 (10,9)	42,5 (21,0)	40,0 (20,8)	5,8 (9,2)	12,1 (7,8)	14,3 (8,4)	8,9 (11,9)	-	3,0 (4,8)	-	26,5 (28,8)
ST Pin gris (%)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	95,7 (4,5)	-	-	3,1 (16,9)
ST Thuya occidental (%)	-	-	-	-	1,4 (3,4)	-	4,3 (9,5)	-	5,0 (9,0)	-	0,9 (2,3)	-	-	-	-	0,6 (3,4)
ST Peuplier faux-tremble (%)	15,7 (14,2)	2,6 (4,2)	7,1 (14,3)	5,3 (7,3)	1,9 (3,8)	-	23,7 (13,7)	4,7 (9,6)	9,5 (15,7)	43,4 (13,5)	63,0 (30,6)	91,1 (11,9)	-	1,5 (1,5)	0,3 (0,6)	16,1 (24,6)
ST Bouleau blanc (%)	1,7 (3,4)	-	-	1,1 (2,7)	13,9 (13,7)	3,6 (4,7)	4,3 (7,0)	11,3 (12,7)	1,6 (4,2)	12,6 (14,9)	11,6 (18,5)	-	-	0,6 (0,9)	-	5,3 (10,2)
ST autres essences (%)	-	0,02 (0,1)	3,8 (5,9)	0,02 (0,1)	1,2 (3,4)	0,5 (1,7)	11,0 (24,7)	7,0 (25,7)	1,0 (2,7)	0 (2,3)	6,9 (17,1)	-	-	0,1 (0,2)	-	2,2
<i>Composition arbustive, herbacée, muscinale</i>																
S herbacées	3,9 (1,0)	3,8 (2,1)	4,8 (2,2)	3,2 (3,1)	6,8 (1,9)	3,5 (1,9)	7,6 (3,0)	4,4 (3,2)	6,8 (2,8)	5,0 (1,9)	9,8 (2,8)	4,9 (3,2)	3,2 (0,7)	3,8 (2,2)	2,0 (1,0)	4,8 (2,9)
S éricacée	0,7 (0,6)	0,5 (0,8)	1,0 (1,4)	0,8 (1,0)	0,1 (0,3)	-	-	-	-	1,0 (0,6)	-	-	1,8 (0,4)	-	-	0,4 (0,7)
S arbuste	4,2 (1,7)	3,7 (2,2)	3,7 (2,2)	4,4 (1,9)	7,8 (4,6)	3,0 (2,2)	8,7 (2,8)	2,8 (1,0)	6,0 (2,2)	6,0 (2,7)	5,4 (1,7)	3,6 (2,6)	5,3 (1,6)	6,2 (4,5)	2,7 (2,1)	4,8 (2,9)
Couvert de mousse (%)	18,5 (20,9)	76,1 (13,9)	50,3 (39,9)	33,4 (23,0)	4,1 (7,3)	32,1 (29,2)	5,9 (5,3)	25,6 (34,6)	12,3 (13,2)	1,2 (1,6)	5,3 (5,9)	18,0 (40,2)	11,1 (6,6)	17,0 (9,9)	10,3 (10,3)	24,4 (29,6)
Couvert de lichen (%)	6,1 (17,6)	0,8 (2,1)	0,1 (0,2)	0,4 (0,8)	0,1 (0,1)	0,01 (0,01)	0,01 (0,04)	-	-	-	0,1 (0,3)	-	18,4 (10,6)	0,1 (0,1)	-	1,3 (6,4)
<i>Structure du peuplement</i>																
ST totale (m ²)	19,7 (7,2)	25,1 (10,6)	15,9 (4,9)	30,7 (10,6)	27,2 (6,2)	27,9 (7,9)	19,8 (8,1)	23,5 (9,0)	18,9 (5,3)	30,0 (5,5)	26,0 (9,7)	30,3 (13,2)	23,3 (2,2)	27,4 (7,5)	32,6 (3,8)	25,7 (9,1)
Couvert à 7 m (%)	16,4 (16,5)	26,3 (21,5)	18,6 (12,9)	35,5 (18,5)	41,4 (16,8)	48,5 (19,3)	36,1 (19,7)	46,9 (27,1)	32,8 (19,2)	42,8 (17,6)	30,8 (19,7)	52,0 (13,6)	24,8 (24,9)	39,0 (21,3)	66,1 (6,9)	37,2 (22,0)
Couvert à 0,5 m (%)	51,3 (16,9)	41,7 (18,6)	45,8 (30,0)	55,5 (18,1)	62,8 (18,6)	54,1 (18,3)	66,0 (12,6)	64,5 (20,1)	72,7 (19,1)	60,0 (15,7)	50,4 (13,4)	67,3 (17,4)	35,7 (19,1)	66,7 (10,4)	70,3 (8,7)	56,7 (19,2)
AGE (an)	49,8 (6,4)	57,6 (11,8)	66,5 (15,6)	58,0 (11,2)	61,3 (16,2)	54,3 (9,8)	42,5 (17,5)	54,8 (9,9)	31,5 (10,3)	53,0 (13,0)	46,7 (17,6)	53,4 (13,5)	33,2 (0,4)	27,0 (2,2)	32,0 (1,2)	51,4 (14,5)
Altitude (m)	366 (21)	473 (26)	212 (43)	515 (31)	358 (35)	474 (24)	118 (20)	488 (28)	154 (24)	372 (29)	132 (31)	447 (33)	451 (20)	173 (23)	122 (20)	374 (141)

* : classes de 0 à 6 (Saucier *et al.* 1998); S : richesse spécifique; ST : Surface terrière. Peuplements : (1) Pessière noire ouverte à lichen mésoïque ; (2) Pess. noire à mousse mésoïque de haute altitude ; (3) Pess. noire hydrique organique ombrotrophe à mousse et éricacées ; (4) Pess. noire à mousse mésoïque de forte densité, de haute altitude ; (5) Sapinière à épinettes noires et blanches, mésoïque ; (6) Sap. à bouleau blanc mésoïque dense à mousse ; (7) Sap. à boul. blanc subhydrique mixte de basse altitude ; (8) Sap. à boul. blanc mésoïque de texture fine, avec épinette blanche et mousse ; (9) Ancien pâturage colonisé par l'épinette blanche et le thuya occidental ; (10) Sap. à boul. blanc mixte de haute altitude, dense et à dominance feuillue ; (11) Sap. à boul. jaune mixte subhydrique de basse altitude, à dominance feuillue ; (12) Peupleraie mésoïque à texture fine ; (13) Plantation de pin gris ; (14) Pl. d'épinette blanche ; (15) Pl. d'épinette de Norvège.

3.2 Relations champignons-habitat

Analyse de redondance canonique (RDA)

Les pourcentages de variance expliquée par les RDA suggèrent que ce sont les variables floristiques qui expliquent le mieux la distribution et la fréquence d'occurrence des ECM (tableaux 3, 4, 5 et 6). Les deux premiers axes de la RDA réalisée avec la matrice floristique ont expliqué > 22 % de la variance expliquée, alors que ce pourcentage était < 10 % pour les deux premiers axes des RDA effectuées avec les autres matrices. Parmi les variables floristiques, le pourcentage de la surface terrière occupé par cinq des espèces arborescentes principales (épinette noire, épinette blanche, sapin baumier, pin gris et épinette de Norvège) ont été les variables les plus déterminantes, conjointement avec la richesse en éricacées et en arbustes, et le pourcentage de recouvrement de lichens et de mousses au sol (tableau 3). Hormis la surface terrière occupée par le peuplier faux-tremble et la densité des tiges (T/ha) d'épinette blanche < 9 cm, la composition arborescente occupée par les essences feuillues et les variables liées à la composition arbustive ont expliqué peu de la variance.

Tableau 3. Contribution relative, valeurs propres, pourcentage cumulé de la variance expliquée pour chacun des axes (PVE) de l'analyse de redondance canonique pour la matrice floristique.

Description des variables	Code	Axe 1	Axe 2	Axe 3
ST Épinette noire (%) *	PC_EPN	-0,5733	-0,4042	0,1364
ST Épinette blanche (%) *	PC_EPB	0,4456	0,4261	0,1490
ST Sapin baumier (%) *	PC_SAB	0,4857	-0,2467	0,0597
ST Pin gris (%) *	PC_PIG	-0,3854	0,3143	-0,0589
ST Épinette de Norvège (%) *	PC_EPO	0,3955	0,1432	0,1822
ST Peuplier faux-tremble (%) *	PC_PET	-0,1693	0,0964	-0,4098
ST Bouleau blanc (%) *	PC_BOP	-0,0228	0,1051	-0,2445
ST Bouleau jaune (%) *	PC_BOJ	0,0668	-0,0439	-0,1098
ST Érable rouge (%)	PC_ERR	0,0291	0,2109	0,1891
ST Érable à épis (%)	PC_ERE	-0,0516	0,1436	-0,0670
ST Thuya occidental (%)	PC_THO	0,1083	0,1511	0,1791
ST Saule sp. (%) *	PC_SAL	0,2102	0,1742	-0,0729
ST Aulne (%) *	PC_AUL	0,1079	0,1608	-0,1239
ST Sorbier d'Amérique (%)	PC_SOA	0,1501	-0,0351	-0,1038
ST Cerisier de Pennsylvanie (%)	PC_PRVI	0,1189	0,0213	0,0268
ST Peuplier baumier (%) *	PC_PEB	0,0815	-0,2436	0,0438
ST Mélèze laricin (%) *	PC_MEI	0,0410	-0,1338	-0,1614
T/ha Épinette blanche: DHP < 9 cm	NT_EPB_m	0,2021	0,2075	0,3164
T/ha Peuplier faux-tremble: DHP < 9 cm	NT_PET_m	0,0033	-0,0371	-0,1459
T/ha Aulne sp.: DHP < 9 cm	NT_AUL_m	0,1609	-0,0194	-0,1506
T/ha Bouleau jaune: DHP < 19 cm	NT_BOJ_m	0,0205	0,1173	0,1267
T/ha Saule sp.: DHP < 9 cm	NT_SAL_m	0,0739	0,2303	0,1103
T/ha Noisetier: DHP < 19 cm	NT_COC_m	-0,0300	0,2190	-0,0073
T/ha Sorbier d'Amérique: DHP < 9 cm	NT_SOA_m	0,1287	-0,1290	0,0064
T/ha Érable à épis: DHP < 9 cm	NT_ERE_m	0,0096	-0,1326	0,1254
T/ha Cerisier de Pennsylvanie: DHP < 9 cm	NT_PRVI_m	-0,0576	0,0364	-0,1130
T/ha Peuplier baumier: DHP < 9 cm	NT_PEB_m	0,0299	0,2468	0,0061
Richesse en essences arborescentes ectomycorhiziennes	S_TREE_ECT	0,0994	0,1913	0,0203
ST des essences ectomycorhiziennes (%)	PC_ECT	-0,1309	-0,2514	-0,2213
Richesse en herbacées	S_HERBAC	-0,0106	0,2494	-0,1745
Richesse en arbustes	S_ARBUS	-0,1106	0,5466	0,1599
Couvert de mousse (%)	MOSSE_PC	-0,2089	-0,4488	0,6217
Couvert de lichen (%)	LICHEN_PC	-0,3728	0,2792	-0,0615
Richesse en éricacées	S_ERIC	-0,7093	0,1479	0,1033
<i>Valeurs propres (eigenvalues)</i>		<i>0,0764</i>	<i>0,0406</i>	<i>0,0345</i>
<i>PVE cumulé (%)</i>		<i>14,4</i>	<i>22,1</i>	<i>28,6</i>

ST : Surface terrière ; T/ha : nombre de tiges à l'hectare ; DHP : Diamètre à hauteur de poitrine;

* : Espèces ectomycorhiziennes (Malloch et Malloch, 1981, 1982)

La texture du sol (% argile, sable et gravier), le pH du sol minéral, la présence de débris ligneux en décomposition dans l'humus, le drainage et l'épaisseur de l'humus et de la litière ont été les variables les plus déterminantes de la matrice édaphique (tableau 4).

Les variables reliées à des pratiques sylvicoles (plantation et interventions sylvicoles) et au couvert (7 m et 0,5 m), de même que l'âge ont été les variables plus importantes de la matrice de structure du peuplement forestier (tableau 5). Enfin, les résultats obtenus avec la matrice topographique démontrent que la distribution des espèces est grandement influencée par les variables de l'altitude et de la pente (tableau 6).

Tableau 4. Contribution relative, valeurs propres, pourcentage cumulé de la variance expliquée pour chacun des axes (PVE) de l'analyse de redondance canonique pour la matrice édaphique.

Description des variables	Code	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Drainage – (classes 1 à 6*)	DRAINAGE	-0,4579	-0,4992	0.0359
Épaisseur de l'humus (cm)	HUM_THIC	0.2196	-0,6805	0.0898
Présence/absence de débris ligneux dans l'humus	H_NAT_DL	0,5069	-0.1788	0.0255
Présence/absence de feuilles dans l'humus	H_NAT_F	0.0083	-0.1666	0,5931
Degré de décomposition de l'humus (1 à 3)	HUM_DECO	0.2249	-0.0284	-0.1583
Épaisseur de la litière (cm)	LIT_THI	-0,3379	-0.1327	0.0075
Proportion d'argile dans le sol (%)	PC_CLAY	-0,5724	-0,4421	-0.0130
Proportion de limon dans le sol (%)	PC_SILT	-0.1672	0.1053	-0.1723
Proportion de sable dans le sol (%)	PC_SAND	0,6438	0,3299	0.1735
pH du sol minéral	pH	-0,6455	0.0109	0,6152
Proportion de gravier dans le sol (%)	PC_GRAV	0,7263	0.0931	0.1532
<i>Valeurs propres (eigenvalues)</i>		<i>0,0309</i>	<i>0,0198</i>	<i>0,0127</i>
<i>PVE cumulé (%)</i>		<i>5,8</i>	<i>9,6</i>	<i>12,0</i>

* Saucier *et al.* 1998.

Tableau 5. Contribution relative, valeurs propres, pourcentage cumulé de la variance expliquée pour chacun des axes (PVE) de l'analyse de redondance canonique pour la matrice de structure du peuplement forestier.

Description des variables	Code	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Surface terrière totale (m ² /ha)	ST_TOTAL	-0,2068	0,4266	0,2572
Nombre de tiges à l'hectare < 10 cm DHP	NB_STEM_M10	0.1492	0,0417	0,1001
Couvert à 7 m (%) *	CO_7M	0,4434	0,5835	-0,2826
Couvert à 0,5 m (%) *	CO_0.5M	0,4287	-0,0761	-0,3318
Présence/absence de plantation	PLANTATN	0,5956	-0,3660	0,5243
Présence/absence de traitements sylvicoles	AMENAG	0,6747	0,2945	0,5178
Âge (an)	AGE	-0,7186	0,4187	0,2437
<i>Valeurs propres (eigenvalues)</i>		<i>0,0332</i>	<i>0,0213</i>	<i>0,0081</i>
<i>PVE cumulé (%)</i>		<i>6,3</i>	<i>10,3</i>	<i>11,8</i>

* Classes prédéterminées.

Tableau 6. Contribution relative, valeurs propres, pourcentage cumulé de la variance expliquée pour chacun des axes (PVE) de l'analyse de redondance canonique pour la matrice topographique.

Description des variables	Code	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Pente (%)	SLOPE_PC	-0.0211	-0,8062	0,3459
Orientation Nord (°)	ASPECT_N	0.0185	-0,3792	0,1422
Orientation Est (°)	ASPECT_E	-0.0214	-0.0741	-0,6294
Orientation Sud (°)	ASPECT_S	-0.2470	-0.0810	0,1650
Orientation Ouest (°)	ASPECT_W	0.2029	0.2971	0,6903
Altitude (m)	ALTITUDE	-0,8543	-0.2637	0,2218
Valeurs propres (eigenvalues)		0,0280	0,0130	0,0056
PVE cumulé (%)		5,3	7,7	8,8

Sur le diagramme de dispersion de la RDA réalisée sur la distribution des ECM en fonction des variables de la matrice floristique, en contrôlant pour la matrice topographique (figure 2), il est possible de distinguer quatre assemblages fongiques distincts. La majorité des espèces d'ECM sont polarisées à droite, à l'opposé des vecteurs associés au recouvrement en lichen, en pin gris et en épinette noire, et à la richesse en arbustes et en éricacées. *L. piceinum* et *C. caperatus* seraient retrouvés en présence de l'épinette noire (groupe I), et seraient tolérants à une richesse élevée en arbustes et en éricacées; *C. caperatus* ne fructifierait toutefois pas dans les sites à recouvrement élevé de lichen. Un recouvrement élevé en mousse favoriserait *C. caperatus*, *L. piceinum*, *B. aff. edulis*, *C. tubaeformis*, *C. ventricosum* et *H. repandum*. Ces quatre dernières espèces seraient également retrouvées dans des sites dominés par le sapin baumier (groupe II). *C. ventricosum*, *B. aff. edulis* et *L. deterrimus* montrent une affinité pour les plantations de *P. abies* et *P. glauca*, à divers degrés (groupe III). Seules les espèces de lactaires seraient retrouvées dans les habitats au couvert arborescent feuillu et avec une richesse élevée en herbacées (groupe IV) ; ces espèces sont polarisées à l'opposé des vecteurs de recouvrement en mousse ou en lichen au sol.

Partition de la variance

En considérant simultanément l'ensemble des variables des 4 matrices de données, il a été possible d'expliquer 32% de la variation expliquée relative (tableau 7). La matrice floristique a été celle qui en a expliqué la majeure partie (26 %), suivi de la matrice de structure (9 %), de la matrice édaphique (9 %) et de la matrice topographique (7 %).

Tableau 7. Variance expliquée relative partagée par les 4 matrices de données environnementales et leurs combinaisons sur la distribution des ECM (R² ajusté).

Composantes	dl	Var. exp. relative
Floristique	34	0,26
Structure	7	0,09
Édaphique	11	0,09
Topographique	6	0,07
Floristique-Structure	41	0,28
Floristique-Édaphique	45	0,29
Floristique-Topographique	40	0,28
Structure-Édaphique	18	0,14
Structure-Topographique	13	0,13
Édaphique-Topographique	17	0,14
Floristique-Structure-Édaphique	52	0,30
Floristique-Structure-Topographique	47	0,29
Floristique-Édaphique-Topographique	51	0,31
Structure-Édaphique-Topographique	24	0,18
Floristique seulement	34	0,14
Structure seulement	7	0,01
Édaphique seulement	11	0,02
Topographique seulement	6	0,01
Toutes les matrices	58	0,32
Non expliquée	-	0,68

Identification des habitats préférentiels des espèces

Le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis suggère que 8 des 12 espèces de champignon étudiées fructifient plus fréquemment dans certains types d'habitats. Le test

non-paramétrique de Behrens-Fisher a permis d'identifier les habitats préférentiels pour cinq d'entre elles. *B. aff. edulis* et *L. deterrimus* ont démontré une forte prévalence pour les plantations d'épinettes blanches et d'épinettes de Norvège (habitats 14 et 15), avec une probabilité d'occurrence de 1.0 dans ces habitats (tableau 8). *C. ventricosum* a également été retrouvé dans l'ensemble des plantations d'épinettes de Norvège (hab.15), mais pas dans toutes celles dominées par l'épinette blanche (hab.14). En forêt naturelle, les probabilités d'occurrence ont été élevées pour *B. aff. edulis*, *L. deterrimus* et *L. piceinum* dans la pessière blanche régénérée sur d'anciennes terres cultivées (hab. 9). La sapinière à bouleau blanc subhydrique dominée par le sapin (hab. 7) et la sapinière à bouleau jaune subhydrique (hab. 11), toutes deux situées en basse altitude, ont été favorables à la présence de *L. thynos* et *L. piceinum*; *L. deterrimus* a aussi été retrouvé dans l'habitat 7. Les probabilités de retrouver *L. piceinum* ont également été élevées dans trois des quatre habitats dominés par l'épinette noire (hab. 2, 3 et 4), dans les plantations de pin gris (hab. 13), qui ne supportent que cette espèce comestible, et dans la plantation d'épinette blanche (hab. 14).

Tableau 8. Probabilité d'occurrence des ECM dans les habitats forestiers et similitudes d'assemblages fongiques. Les habitats où la probabilité de trouver une espèce est ≥ 0.5 sont mis en caractère gras. Les probabilités indiquées avec des lettres différentes présentent les similitudes entre les habitats (test de Behrens-Fisher).

Habitats forestiers	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Boletus aff. edulis</i>	- ^a	- ^a	- ^a	0,19 ^a	0,11 ^a	0,27 ^a	0,43 ^{ab}	0,22 ^{ab}	0,71^{ac}	- ^a	0,10 ^{ab}	- ^a	- ^a	1,0^{bc}	1,0^c
<i>Boletus subglabripes</i> θ	-	-	-	-	-	0,15	0,14	0,06	-	-	0,10	-	-	-	-
<i>Cantharellus cibarius</i> θ	-	-	-	-	0,11	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Catathelasma ventriocosum</i>	- ^a	0,20 ^{ab}	- ^a	0,05 ^a	0,33 ^a	0,27 ^{ab}	0,14 ^a	0,17 ^{ab}	0,43 ^{ab}	- ^a	0,10 ^{ab}	0,20 ^{ab}	- ^a	0,8^{ab}	1,0^b
<i>Cortinarius caperatus</i> \diamond	0,19	0,55	0,50	0,52	0,22	0,38	0,57	0,11	0,14	0,09	0,20	0,20	-	-	-
<i>Craterellus tubaeformis</i> \diamond	-	-	0,25	-	0,11	0,19	-	0,06	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydnum repandum</i> \diamond	-	0,15	0,25	0,14	0,11	0,38	0,36	0,22	0,43	-	0,20	-	-	0,20	0,25
<i>Hypomyces lactifluorum complex</i> θ	-	-	-	-	-	0,04	-	0,06	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lactarius deterrimus</i>	- ^a	0,05 ^a	- ^a	0,05 ^{ab}	0,44 ^{abc}	0,19 ^{ab}	0,64^{abcd}	0,22 ^{abc}	0,86^{bcd}	0,09 ^a	0,40 ^{abcd}	- ^a	- ^a	1,0^{bcd}	1,0^{bcd}
<i>Lactarius thyinos</i>	- ^a	- ^a	- ^{ab}	- ^a	0,11 ^{ab}	0,19 ^{ab}	0,71^b	0,17 ^{ab}	0,29 ^{ab}	- ^a	0,50^{ab}	- ^{ab}	- ^{ab}	0,20 ^{ab}	- ^{ab}
<i>Leccinum atrospitatum</i> θ	0,06	-	-	0,14	-	-	0,07	-	0,14	-	-	-	-	0,20	-
<i>Leccinum piccinum</i>	0,31 ^{ab}	0,60^{ab}	0,75^{ab}	0,57^{ab}	0,22 ^a	0,27 ^a	0,86^{ab}	0,17 ^a	0,71^{ab}	0,43 ^{ab}	0,60^{ab}	0,40 ^{ab}	1,0^{ab}	0,6^{ab}	- ^a

θ Pas de différence significative entre les habitats forestiers; \diamond Différence significative entre les habitats forestiers avec Kruskal-Wallis, mais aucun habitat distinctif avec Behrens-Fisher au seuil de $p=0,05$.

Peuplements : (1) Pessière noire ouverte à lichen mésique ; (2) Pess. noire à mousse mésique de haute altitude ; (3) Pess. noire hydrique organique ombrotrophe à mousse et éricacées ; (4) Pess. noire à mousse mésique de forte densité, de haute altitude ; (5) Sapinière à épinettes noires et blanches, mésique ; (6) Sap. à bouleau blanc mésique dense à mousse ; (7) Sap. à boul. blanc subhydrique mixte de basse altitude ; (8) Sap. à boul. blanc mésique de texture fine, avec épinette blanche et mousse ; (9) Ancien pâturage colonisé par l'épinette blanche et le thuya occidental ; (10) Sap. à boul. blanc mixte de haute altitude, dense et à dominance feuillue ; (11) Sap. à boul. jaune mixte subhydrique de basse altitude, à dominance feuillue ; (12) Peupleraie mésique à texture fine ; (13) Plantation de pin gris ; (14) Pl. d'épinette blanche ; (15) Pl. d'épinette de Norvège.

Discussion

Sur la base des données mesurées, la RDA a permis d'expliquer 32 % de la variation observée, ce qui constitue une fraction notable considérant la fugacité des carpophores, la diversité des habitats inventoriés, la superficie de l'aire d'étude et le nombre limité de variables mesurées dans cette étude. Ces résultats sont supérieurs au R^2 moyen des modèles obtenus par de Aragòn *et al.* (2007) en modélisant la productivité de certaines espèces d'ECM en fonction de variables du peuplement (R^2 moyen : 0,26; min : 0,16; max : 0,53). Cependant, les variables environnementales mesurées et les espèces d'ECM étudiées ici ne sont pas les mêmes, et par conséquent les rapprochements avec nos résultats doivent être interprétés avec précaution.

Les patrons de distribution des principales ECM ont été fidèlement représentés par rapport à leurs hôtes à partir des deux premiers axes de la RDA réalisée à partir de la matrice floristique, en contrôlant pour la matrice topographique (fig. 2). L'importance déterminante de la matrice floristique sur la distribution des ECM, et plus particulièrement de la composition arborescente du peuplement, supporte l'idée que la spécificité des relations mycorhiziennes des ECM en milieu naturel dicte en grande partie leur distribution à l'échelle du paysage (Nantel et Neumann 1992; Villeneuve 1993).

La discrimination importante entre les divers habitats forestiers souligne l'importance de prendre en compte plusieurs variables simultanément pour déterminer l'habitat préférentiel des espèces. Des divergences notables de diversité fongique ont été révélées parmi les quatre peuplements dominés à >75% par l'épinette noire (habitats 1, 2, 3 et 4),

soit à cause de la présence d'autres espèces arborescentes dans le peuplement ou de l'influence d'autres facteurs environnementaux. L'ensemble des conditions édaphiques et hydriques dans lesquelles se retrouve cet hôte n'est pas nécessairement favorable à l'ensemble des ECM qui lui sont associés (Nantel et Neumann 1992). Néanmoins, il semblerait que *C. caperatus* et *L. piceinum* seraient capables de suivre l'hôte sur une part importante de sa répartition étant donné les probabilités d'occurrence élevées ($\geq 0,5$) de ces espèces pour la plupart des habitats dominés par l'épinette noire (tableau 8). Les variations d'occurrence observées pour les ECM entre les types de peuplements supportent notre hypothèse de départ et confirme que l'hétérogénéité des habitats forestiers supporte la fructification de cortèges fongiques distincts.

Attributs des habitats à meilleur potentiel

Le potentiel fongique des habitats en ECM peut être évalué en comparant leur richesse spécifique en ECM et les probabilités d'occurrence des ECM dans les habitats (tableau 8). Dans le cadre de cette étude, la sapinière à bouleau blanc subhydrique dominée par le sapin (hab. 7) et la sapinière à bouleau jaune subhydrique (hab. 11) ont été parmi les habitats à meilleur potentiel en forêt naturelle. Ces habitats se distinguent des autres habitats par certaines caractéristiques tels un humus plus mince et une litière plus épaisse, un pourcentage plus faible en sable dans le sol, un pH moins acide, un drainage plus lent (subhydrique), une composition forestière mixte, une surface terrière moyenne à faible, un âge inférieur et une localisation en plus basse altitude. La sapinière à bouleau jaune subhydrique (hab. 11), dotée d'une composante feuillue dominante et d'une canopée plus

ouverte, a toutefois présenté des probabilités d'occurrence inférieures à la sapinière à bouleau blanc subhydrique dominée par le sapin (hab. 7). Parmi les espèces étudiées, la richesse supérieure en ECM dans les forêts mixtes correspond aux observations de Villeneuve *et al.* (1989) selon lesquelles il y aurait un déclin de la richesse fongique (tous les modes de nutrition confondus) lorsque la diversité des substrats organiques et des plantes vasculaires diminuent. Cependant, aucun inventaire exhaustif de la diversité fongique n'a été mené dans le cadre de cette étude et la richesse calculée ici ne se limite qu'aux ECM sélectionnées. Parmi les peuplements naturels à dominance résineuse, la pessière blanche régénérée sur d'anciens sols agricoles (hab. 9) et la sapinière à épinette blanche à mousses (hab. 6) ont présenté les meilleurs potentiels en ECM.

Description des habitats potentiels des espèces

L'approche utilisée à l'échelle du paysage dans le cadre de cette étude ne permet pas d'établir précisément les facteurs d'influence pour chacune des espèces d'ECM à l'échelle de la station forestière. Cependant, en comparant les résultats obtenus avec les RDA, les probabilités d'occurrence des espèces et les statistiques descriptives générales pour chaque habitat, des tendances se trament pour certaines d'entre elles et permettent de poser certaines hypothèses.

Tout d'abord, il appert que les variables d'origine anthropique (plantation, aménagement forestier) seraient de première importance pour déterminer la distribution de certains ECM telles que *B. aff. edulis*, *C. venticosum* et *L. deterrimus*. À l'inverse, des espèces comme *C. caperatus* seraient exclues des plantations.

Les probabilités d'occurrence de *B. aff. edulis* et *L. deterrimus* ont été significativement plus fortes (>0.7) dans les jeunes peuplements (<35 ans) largement dominés par l'épinette blanche (habitats 9 et 14) ou par l'épinette de Norvège (hab. 15). *L. deterrimus*, qui est reconnu pour avoir un spectre limité d'hôtes (*e.g.* Mühlmann et Göbl, 2006) et pour avoir une prévalence pour l'épinette (Giollant *et al.* 1993), pourrait être uniquement associée à ces deux hôtes. En forêt naturelle, la présence de l'épinette blanche a été notée dans tous les habitats où l'espèce a été rencontrée (tableaux 2 et 8). La présence de *B. aff. edulis* dans les jeunes pessières corrobore la raréfaction de cette espèce dans les forêts sénescents (Leacock, 1997) et son association avec l'épinette (Hall *et al.* 1998).

L. thyinos a fructifié presque exclusivement en basse altitude, et en particulier dans les jeunes peuplements au couvert herbacé dense, caractérisés par une richesse arborescente et herbacée élevées, et par un humus mince (habitats 7 et 11). À plusieurs reprises, le thuya occidental a été retrouvé dans les habitats préférentiels de *L. thyinos*, mais il s'agirait vraisemblablement d'un facteur associé à une co-occurrence, étant donné que le thuya ne forme pas d'ectomycorhize (Smith et Read, 2008). Cette co-occurrence pourrait être due en partie à une préférence commune de ces espèces pour les sites au drainage subhydrique, ou encore à une influence positive du thuya sur la chimie et la microflore du sol pour *L. thyinos* (Slankis 1974). *L. thyinos* serait plutôt associé au sapin baumier, tel que supporté par Hutchison et Piché (1995).

À l'opposé, les habitats les plus âgés de notre échantillon (hab. 3, 5 et 6) présenteraient les plus fortes probabilités de retrouver *C. tubaeformis*. Cette relation a

également été remarquée par Trappe (2004). Cependant, l'espèce aurait également été recensée dans les forêts en régénération (< 10 ans) (Durall *et al.* 2006). Cette espèce multi-hôte (Trappe, 2004) pourrait être associée au sapin baumier ou à l'épinette noire dans la région étudiée, comme cela semble être le cas ailleurs (Gévry, 2010).

Il semblerait que *C. ventricosum* puisse avoir deux types d'habitats préférentiels distincts, étant donné le peu de similitudes retrouvées entre les habitats de plantation (hab. 14, 15), où sa probabilité d'occurrence est élevée, et les forêts naturelles, où sa probabilité d'occurrence est faible à moyenne. En forêt naturelle, *C. ventricosum* a fructifié plus fréquemment dans les jeunes peuplements avec une composition arborescente > 50% de sapin baumier ou d'épinette blanche (hab. 5, 6 et 9). Cette espèce pourrait être associée à ces essences de même qu'à l'épinette de Norvège.

L. piceinum a été retrouvé fréquemment dans la quasi-totalité des habitats inventoriés et qui détiennent des caractéristiques variables (*i.e.* âge, humus, drainage, richesse en herbacées et altitude); elle serait la plus versatile des espèces rencontrées. Bien qu'aucun habitat forestier n'ait été identifié comme significativement différent pour *C. caperatus*, la probabilité de retrouver l'espèce a été plus élevée ($\geq 0,5$) dans trois des quatre habitats dominés par l'épinette noire (hab. 2, 3, 4) et dans la sapinière à bouleau blanc subhydrique mixte de basse altitude (hab. 7). Ces observations sont cohérentes avec celles réalisées dans les pessières noires du Lac-Saint-Jean (Gévry, 2010) et en forêt feuillue dans d'autres régions (Villeneuve *et al.* 1991; Nantel et Neumann, 1992 ; Durall *et al.* 2006). La

préférence documentée de cette espèce pour des peuplements plus âgés (Leacock, 1997 ; Durall *et al.* 2006) est une tendance plutôt discrète dans notre étude.

Quoique peu fréquent dans notre échantillonnage, *B. subglabripes* a été retrouvé principalement dans des habitats forestiers à drainage bon à imparfait (hab. 6 et 7), dominés par le sapin baumier. Le faible échantillon ne nous permet toutefois pas de confirmer une potentielle association symbiotique avec ce dernier. De même, aucun habitat n'est ressorti préférentiel pour *H. repandum*, qui serait plutôt ubiquiste. Néanmoins, l'espèce est apparue le plus fréquemment dans des habitats dominés soit par le sapin baumier ou par l'épinette noire, qui seraient des hôtes potentiels de cette espèce. Cette association est également rapportée dans la plupart des guides mycologiques nord-américains (*e.g.* McNeil, 2006).

Enfin, la présence occasionnelle de *H. repandum*, *L. thyinos*, *L. atrospitatum* et *L. piceinum* en plantation d'épinette blanche ou de Norvège serait attribuable à la présence de bosquets d'arbres ou d'arbustes régénérés naturellement dans des trouées ou en bordure des plantations.

Influence des éricacées et du recouvrement en mousse sur la distribution des ECM

Parmi les variables mesurées, il appert que la richesse en éricacées et le recouvrement en mousse seraient des variables hautement déterminantes pour expliquer la distribution des ECM à l'échelle du peuplement. Ces variables seraient susceptibles d'influencer la distribution des ECM par leurs effets sur la séquestration ou la mise en disponibilité des nutriments dans le sol (Carleton et Read, 1991; Zackrisson *et al.* 1997).

Parmi les habitats inventoriés, ceux qui ont dévoilé la richesse la plus importante en ECM ($S \geq 8$) étaient tous dépourvus d'éricacées (habitats 5, 6, 7, 8, 9 et 11). Cette diminution de la richesse en ECM dans les sites où celle en éricacée était élevée pourrait s'expliquer en partie par la capacité compétitive des mycorhizes éricoïdes (ER) à accéder aux ressources organiques en milieux pauvres (Zackrisson *et al.* 1997; Wurzburger et Bledsoe 2001). Nos résultats démontrent toutefois que dans les habitats où la richesse en éricacées était supérieure à la moyenne, la probabilité de retrouver *L. piceinum* est demeurée moyenne à élevée (0,31 – 1,0). Une hypothèse pour supporter cette co-occurrence de l'espèce avec les éricacées serait que l'espèce pourrait former des mycorhizes arbutoïdes avec les éricacées dans les milieux où les ressources ou l'approvisionnement en nutriments par l'hôte sont plus limitées (après coupe par exemple) (Molina et Trappe, 1982). Quoique peu documenté dans la littérature, des mycorhizes arbutoïdes ont été confirmées pour plusieurs ECM comestibles telles que *Boletus edulis* (Molina et Trappe, 1982), *L. deterrimus* (Mülhmann et Göbl, 2006) et *Leccinum monticola* Halling & G.M. Mueller (Osmundson *et al.* 2007), une espèce étroitement apparenté à *L. piceinum* (den Bakker *et al.* 2004). Néanmoins, cette hypothèse apparaît peu probable puisqu'aucune association avec les espèces d'éricacées recensées dans cette étude n'a été concluante à ce jour, à l'exception de *Pyrola secunda* qui n'a été observée que très rarement (Malloch et Malloch, 1981, 1982; Molina et Trappe 1982 ; Berliner et Torrey, 1989). Dans une moindre mesure, *C. caperatus* serait aussi tolérante aux éricacées (fig. 2).

De même, la RDA effectuée pour la matrice floristique révèle qu'une proportion élevée de mousse au sol serait favorable à *B. aff. edulis*, *C. ventricosum*, *C. caperatus*, *C.*

tubaeformis, *H. repandum* et *L. piceinum* (fig. 2). Nos hypothèses sont que ces espèces présenteraient une activité saprophytique supérieure aux autres ECM inventoriées, et qu'elles seraient ainsi plus compétitives en milieux pauvres pour s'alimenter. En effet, selon Read *et al.* (2004), il y existerait un continuum entre le symbiotisme et le saprophytisme chez certaines ECM pour compléter leur cycle de reproduction; elles seraient « hemisaprobies ». Certaines espèces pourraient se nourrir de lessivats de mousses, riches en N et P, suite à des épisodes de pluie (Carleton et Read, 1991), ou encore se nourrir à même les segments de bryophytes en décomposant les sections mortes (Davey et Currah 2006).

Le potentiel saprophytique de *C. tubaeformis*, lié à une préférence de l'espèce pour des sites avec une abondance de débris ligneux décomposés, a déjà été souligné par Trappe (2004). Dans le cadre de notre étude, la présence de débris ligneux dans l'humus a été l'une des variables les plus déterminantes à l'issue de la RDA de la matrice édaphique (tab. 4). Des études approfondies seront nécessaires pour comprendre les échanges en nutriments dans les forêts résineuses à mousse pauvres en nutriments.

Implications pour l'aménagement intégré des ressources forestières

Les informations fournies par notre étude viennent appuyer le développement d'une cueillette organisée des ECM comestibles dans l'Est du Canada. L'intégration de plusieurs de nos résultats dans un système d'informations géographiques et d'outils géomatiques qui cumulent une variété de données à l'échelle du paysage et du peuplement, telles les cartes écoforestières, serait probante comme filtre brut pour identifier les secteurs préférentiels de

récolte des ECM. En plus de la composition en essences arborescentes commerciales, d'autres variables telles l'altitude, la pente, l'âge, le drainage, le couvert et les variables liées aux perturbations anthropiques pourraient être incluses dans cet outil. L'utilisation d'autres outils tels que la télédétection ou la validation *in situ* de variables explicatives dont les informations ne figurent pas sur les cartes (ex. : éricacées, recouvrement en mousse et lichen) permettraient de raffiner le découpage du territoire pour les secteurs de récolte, par espèce (filtre fin). Des travaux de recherche supplémentaires seront nécessaires pour expliquer une partie de la variation non-expliquée (68%) et pour préciser les variables déterminantes pour chaque espèce. De même, des études intégrant des données sur la productivité des espèces pourront aider à mieux identifier les secteurs de cueillette à fort potentiel. Étant donné l'étendue du territoire couvert dans le cadre de cette étude, de la fréquence élevée des visites et du temps qu'aurait requis le dénombrement des fructifications, la mesure de l'abondance n'a pas été réalisée. Les résultats de cette étude sont valables pour les régions possédant un cortège floristique et un climat similaire à notre aire d'étude.

D'autre part, la modélisation des habitats de certaines espèces ubiquistes telles *C. ventricosum*, *C. caperatus*, *L. picéinum* et *H. repandum* susceptibles d'avoir plusieurs habitats préférentiels très distincts devrait être faite séparément pour chaque habitat, afin d'accroître le pouvoir prédictif des modèles. De même, la modélisation de la distribution des espèces devrait être réalisée séparément en forêt naturelle et en plantations étant donné les fortes différences de productivité qui sont notées entre ces types d'habitats.

L'occurrence élevée de nombreuses espèces à haut potentiel en plantations suggère des avenues intéressantes pour la mise en valeur de la ressource. La diversification des ressources dans ces forêts permettrait de générer un revenu tout au long de la croissance du peuplement pour les propriétaires de boisés, sans empêcher le bénéfice de la récolte des tiges à maturité. De même, une meilleure compréhension de l'impact de l'aménagement forestier sur la productivité épigée des ECM comestibles serait à prioriser au cours des années à venir afin de favoriser la présence de la ressource en forêt, mais également pour en empêcher le déclin. La maîtrise de telles interventions devrait s'insérer dans les modèles d'aménagement écosystémiques des forêts tournés vers la mise en valeur de l'ensemble des ressources forestières et visant la conservation des diverses composantes de la diversité biologique.

Remerciements

Ce projet a été financé par le CRSNG et la Fondation communautaire Gaspésie-les-Îles. Nous remercions Maude Côté-Bédard, Jean-François Jetté, Sara Berthiaume, Maryse Nicol, François Perreault, Vanessa Richard, Dominic Aspirault, Michel Grégoire, Sébastien Dupuis, Maude Picotin, Élise Roussel-Garneau, Andréanne Boisvert, Dave Johnson, Guillaume Drouin, Charlotte Gilbert, Viviane Bélair, Jacynthe Villemure et Hironelle Varady-Szabo pour le travail effectué sur le terrain et en laboratoire, ainsi que J. A. Fortin, Andrew P. Coughlan, Pauline Dubé, Alain Caron et Yan Boulanger pour les avis scientifiques et statistiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES – CHAPITRE II

- BERLINER, R. et J.G. TORREY. 1989. Studies on mycorrhizal associations in Harvard Forest, Massachusetts. *Canadian Journal of Botany* 67 : 2245-2251.
- BIOPTERRE. 2009. Analyse de commercialisation des champignons forestiers sauvages à potentiel commercial du Québec, Projet AF-08-021, La Pocatière, Québec, 78 p. + annexes.
- BOA, E. 2004. Wild edible fungi: a global overview of their use and importance to people. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- BORCARD, D., P. LEGENDRE et P. DRAPEAU. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73 : 1045-1055.
- BOUDREAU, F., B. BOULET, R. GAUTHIER et J.-F. PARADIS. 2003. Observations sur les macromycètes de la région de Radisson, municipalité de la Baie-James, Québec. *Herbier Louis-Marie*, Université Laval, Québec, Que.
- BURT, R. 2004. Soil Survey Laboratory Methods Manual, Soil Survey Investigations Report No. 42, Version 4.0, 700 p.
- CARLETON T.J. et D.J. READ. 1991. Ectomycorrhizas and nutrient transfer in conifer feather moss ecosystems. *Canadian Journal of Botany* 69 : 778-785.

- CASTELLANO, M. A., J. E. SMITH, T. O'DELL, E. CAZARES et S. NUGENT. 1999. Handbook to strategy I fungal taxa from the Northwest Forest Plan, Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-476, Portland, Oregon, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 195 p.
- CHERKASOV, A.P. 1988. Classification of nontimber resources in the USSR. In Proceedings of the Finnish-Soviet Symposium on Nontimber Forest Resources, 25-29 Aug. 1986, Jyväskylä, Finland. Edited by I. Bannine and M. Raatikainen. Acta Botanica Fennica 139 : 3-5.
- D'AOUST, V. 2008. Étude du potentiel commercial de la cueillette de champignons forestiers dans la MRC de Charlevoix-Est, Montréal, Québec, 34 p.
- DAVEY, M.L. et R.S. CURRAH. 2006. Interactions between mosses (*Bryophyta*) and fungi. Canadian Journal of Botany 84 (10) : 1509-1519.
- DE ARAGÓN, J.M., J.A. BONET, C.R. FISCHER et C. COLINAS. 2007. Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: predictive equations for forest management of mycological resources. Forest Ecology and Management. 252 : 239-256.
- DEN BAKKER, H.C., G.C. ZUCCARELLO, T.W. KUYPER et M.E. NOORDELOOS. 2004. Evolution and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Leccinum*. New Phytologist 163 (1) : 201-215.

- DESPONTS, M., G. BRUNET et L. BELANGER. 2001. Diversité structurale et biodiversité des plantes vasculaires de la sapinière à bouleau blanc de la Gaspésie. *Le Naturaliste canadien* 125 (3) : 168-174.
- DURALL, D.M., S. GAMIET, S.W. SIMARD, L. KUDRNA et S.M. SAKAKIBARA. 2006. Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi, *Canadian Journal of Botany* 84 (6) : 966–980.
- EGLI, S., M. PETER, C. BUSER, W. STAHEL et F. AYER. 2006. Mushroom picking does not impair future harvests—results of a long-term study in Switzerland. *Biological Conservation* 129 : 271–276.
- ENVIRONNEMENT CANADA, 2004. Normales et moyennes climatiques au Canada 1971-2000. [En ligne], page visitée le 2 novembre 2005. http://climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html
- FALLU, J. 2003. Évaluation du potentiel de récolte des champignons forestiers comestibles dans les boisés de l’Estrie, Québec. M.Sc. thesis, Département de géographie et télédétection, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Que, 184 p.
- FORTIN, J.A. et Y. PICHE. 2000. Les champignons forestiers : récolte, commercialisation et conservation de la ressource. Centre de recherche en biologie forestière, Université Laval, Québec, Que.

- GÉVRY, M.-F. 2008. Projet d'intégration de la récolte des champignons forestiers comestibles dans la communauté—Secteur de Mont-Louis : description du projet, résultats des inventaires et perspectives d'avenir locales. Comité de bassin de la rivière Mont-Louis, Mont-Louis, Que. 65 p. + annexes.
- GÉVRY, M.-F. 2010. Évaluation du potentiel en champignons forestiers comestibles dans la Forêt modèle du Lac Saint-Jean. Forêt modèle du Lac-Saint-Jean, Mashteuiatsh, Québec, 51 pages + annexes.
- GIOLLANT, M., J. CUILLOT, M. DAMEZ, M. DUSSER, P. DIDIER et E. DIDIER. 1993. Characterization of a Lectin from *Lactarius deterrimus*. *Plant Physiology* 101: 513-522.
- GUÉRETTE, M. 2001. Évaluation du potentiel multiressource en Gaspésie. Groupement forestier Baie-des-Chaleurs, Bonaventure, Que.
- GOUVERNEMENT DU QUÉBEC. 2010. Institut de la statistique, La Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine ainsi que ses municipalités régionales de comté (MRC) et territoire équivalent (TE), [En ligne], page visitée le 3 mars 2010. http://www.stat.gouv.qc.ca/regions/profils/region_11/region_11_00.htm
- HALL, I.R., A.J.E. LYON, Y. WANG et L. SINCLAIR. 1998. Ectomycorrhizal fungi with edible fruiting bodies 2. *Boletus Edulis*. *Economic Botany* 52 : 44-56.

- HOSFORD, D., D. PILZ, R. MOLINA et M. AMARANTHUS. 1997. Ecology and management of the commercially harvested American matsutake. General Technical Report PNW-GTR-412, Portland, OR, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 68 p.
- HUTCHISON, L.J. et Y. PICHÉ. 1995. Effects of exogenous glucose on mycorrhizal colonization in-vitro by early-stage and late-stage ectomycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 73(6) : 898-904.
- LAMÉRANT, G., F. LEBEL, G. LANGLAIS et A. VÉZINA, 2008. Mise en valeur des produits forestiers non ligneux. Rapport présenté à Développement économique Canada - Ministère du Développement économique, Innovation et Exportation (DEC-MDEIE, section Bas-Saint-Laurent), Centre d'expertise sur les produits agroforestiers (CEPAF), La Pocatière, Québec. 188 pages + annexes.
- LEACOCK, P. R. 1997. Diversity of ectomycorrhizal fungi in Minnesota's ancient and younger stands of red pine and northern hardwood-conifer forests (thèse de doctorat), Université du Minnesota, Saint-Paul, Minnesota, USA.
- LEGENDRE P. et E.D. GALLAGHER. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129 : 271–280.
- LEGENDRE, P. et L. LEGENDRE. 1998. Numerical ecology. 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam. 853 p.

- MALLOCH D. et B. MALLOCH. 1981 The mycorrhizal status of boreal plants: species from northeastern Ontario. *Canadian Journal of Botany* 59 : 2167-72.
- MALLOCH D. et B. MALLOCH. 1982 The mycorrhizal status of boreal plants: additional species from northeastern Ontario. *Canadian Journal of Botany* 60 : 1035-40.
- MANELI, D. 2008. Écologie des champignons ectomycorhiziens comestibles en peuplements de pin gris (*Pinus banksiana*) – mémoire de maîtrise, Montréal, Québec, 63 p.
- MCNEIL, R. 2006. Le grand livre des champignons de l'est du Québec, Éditions Michel Quintin, Waterloo, Ont.
- MIRON, F. 1995. Champignons forestiers sauvages : potentiel de cueillette et de mise en marché, phase 2. Rapport du programme Essais, expérimentations et transfert technologique en foresterie par Champignons Laurentiens inc. Available from Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Québec, Que. Rep. 4054.
- MOLINA R. et J.M. TRAPPE. 1982. Lack of mycorrhizal specificity by the ericaceous hosts *Arbutus menziesii* and *Arctostaphylos uva-ursi*. *New Phytologist* 90 : 495-509.
- MRNF, 1999. Programme de connaissances des écosystèmes forestiers du Québec méridional- Rapport de classification écologique - Sapinière à bouleau jaune de l'est, Service de l'évaluation de l'offre/Service de la recherche appliqué, Direction des inventaires forestiers / Dir. de la recherche forestière, Forêt Québec, Québec, 217 p.

- MRNF, 2000. Programme de connaissances des écosystèmes forestiers du Québec méridional- Rapport de classification écologique - Sapinière à bouleau blanc de l'est, Service de l'évaluation de l'offre/Service de la recherche appliqué, Direction des inventaires forestiers / Dir. de la recherche forestière, Forêt Québec, Québec, 262 p.
- MRNF, 2005. Portrait territorial de la Gaspésie – Les Îles-de-la-Madeleine. Direction régionale de la gestion du territoire public de la Gaspésie – Îles-de la-Madeleine, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 120 p.
- MÜHLMANN, O. et F. GÖBL. 2006. Mycorrhiza of the host-specific *Lactarius deterrimus* on the roots of *Picea abies* and *Arctostaphylos uva-ursi*. *Mycorrhiza* 16 : 245–250.
- MURAKAMI, Y. 1987. Spatial distribution of *Russula* species in *Castanopsis cuspidata* forest. *Transactions of the British Mycology Society* 89 : 187-193.
- NANTEL, P. et P. NEUMANN. 1992. Ecology of ectomycorrhizal-basidiomycete communities on a local vegetation gradient. *Ecology* 73 : 99-117.
- OSMUNDSON, T.W., R.E. HALLING et H.C. DEN BAKKER. 2007. Morphological and molecular evidence supporting an arbutoid mycorrhizal relationship in the Costa Rican páramo. *Mycorrhiza* 17 : 217-222.
- PINNA, S., A. MALENFANT, B. HÉBERT, et M. CÔTÉ. 2009. Portrait forestier historique de la Gaspésie. Consortium en foresterie Gaspésie–Les-Îles. Gaspé, 204 p.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- READ J., J.R. LEAKE et J. PEREZ-MORENO. 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystems processes in heathland and boreal biomes. *Canadian Journal of Botany* 82 : 1243-1263.
- SAUCIER, J.-P. 1998. Le point d'observation écologique. Ministère des Ressources Naturelles, Québec, 116 p.
- SLANKIS, V. 1974. Soil factors influencing formation of mycorrhizae. *Annual Review Phytopathology* 12: 437–457.
- SMITH S. E et D. J. READ. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, Third Edition, Academic Press, London. 787 p.
- SYSTAT SOFTWARE, INC. 2007. *Systat 12*. Systat Software, Inc., San Jose, CA.
- TRAPPE, M. J. 2004. Habitat and host associations of *Craterellus tubaeformis* in northwestern Oregon. *Mycologia* 96: 498-509.
- VILLENEUVE, N. 1993. Organisation cénologique et écologie des macromycètes terrestres dans les forêts des laurentides québécoises. Ph.D. thesis, Université Laval, Québec, Que.

- VILLENEUVE, N., M.M. GRANDTNER et J.A. FORTIN. 1991. The coenological organization of ectomycorrhizal macrofungi in the Laurentide mountains of Quebec. *Canadian Journal of Botany* 69 : 2215-2224.
- VILLENEUVE, N., M.M. GRANDTNER et J.A. FORTIN. 1989. Frequency and diversity of ectomycorrhizal and saprophytic macrofungi in the Laurentide mountains of Quebec. *Canadian Journal of Botany* 67 : 2616-2629.
- WURZBURGER, N. et C.S. BLEDSOE. 2001. Comparison of ericoid and ectomycorrhizal colonization and ectomycorrhizal morphotypes in mixed conifer and pygmy forests on the northern California coast. *Canadian Journal of Botany* 79 : 1202-1210.
- ZACKRISSON, O., M.-C. NILSSON, A. DAHLBERG et A. JÄNDERLUND. 1997. Interference mechanisms in conifer–Ericaceae–feathermoss communities. *Oikos* 78 : 209–220.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les problèmes rencontrés par l'industrie forestière ont grandement affecté les économies rurales québécoises au cours des dernières années et les initiatives pour promouvoir la diversification des ressources naturelles sont accueillies favorablement dans les « régions ressources ». L'exploitation des produits forestiers non-ligneux (PFNL) et plus particulièrement des champignons forestiers comestibles suscite un engouement croissant au sein des groupements forestiers et des coopératives forestières. Bien que la productivité des PFNL soit variable d'une année à l'autre, leur caractère renouvelable leur confère un avantage non négligeable dans le contexte actuel.

Des inventaires ponctuels réalisés au cours des 15 dernières années dans plusieurs régions du Québec ont permis de confirmer l'abondance et la diversité des champignons forestiers comestibles sur le territoire. À cette étape, il apparaît maintenant essentiel de structurer cette économie sur des bases solides pour en assurer la rentabilité et la pérennité. Il importe d'encourager davantage la recherche scientifique sur l'écologie des champignons forestiers comestibles au Québec pour accroître les connaissances, mais aussi de mettre en place un réseau de suivi permettant d'accompagner les régions dans la mise en valeur de cette ressource.

Dans le cadre de cette étude, le suivi de sites permanents bien répartis a permis d'effectuer des analyses explicites sur les facteurs abiotiques et biotiques déterminant la

répartition des principales espèces de champignons ectomycorhiziens (ECM) comestibles dans la sapinière à bouleau blanc et la sapinière à bouleau jaune de l'Est du Québec. L'échantillonnage sur deux saisons de fructification s'est avéré suffisant pour atteindre les objectifs poursuivis dans cette étude, qui étaient (i) de déterminer l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la distribution des principales espèces comestibles dans l'Est du Québec, Canada, et (ii) d'identifier les habitats préférentiels des principales espèces. En lien avec notre hypothèse de départ, les variations d'occurrence des diverses ECM entre les types de peuplements confirme que l'hétérogénéité des habitats forestiers supporte la fructification de cortèges fongiques distincts. L'approche multivariée utilisée a également démontré qu'il est possible d'identifier les variables principales à préconiser pour l'identification de zones à haut potentiel de récolte à partir de données disponibles sur les cartes écoforestières. À l'échelle du paysage, des habitats préférentiels ont également pu être déterminés pour 5 des 12 espèces rencontrées.

À l'échelle de la station forestière, l'identification des variables les plus déterminantes pour décrire les habitats des espèces n'a pas pu être réalisée en profondeur, dû aux contraintes logistiques qui ont limité le nombre d'unités d'échantillonnage par type de peuplement. Des hypothèses ont toutefois pu être présentées pour orienter les recherches futures. Les espèces plus généralistes (e.g. *C. caperatus*, *H. repandum*, *L. piceinum*) et associées à des hôtes largement répandus sur le territoire (*P. mariana*, *A. balsamea*) ont été retrouvées dans plusieurs habitats forestiers différents. Nous suggérons donc que la modélisation des facteurs favorables aux espèces ubiquistes soit faite à une échelle réduite,

à l'intérieur d'habitats forestiers indiqués ici comme préférentiels, afin d'améliorer la compréhension de l'écologie des espèces et améliorer le pouvoir prédictif des modèles.

La tolérance de certaines ECM (*L. piceinum* et *C. caperatus*) pour une richesse élevée d'éricacées n'était pas anticipée. Des études approfondies seront nécessaires pour comprendre les échanges dans les forêts résineuses à mousse pauvres en nutriments. De même, une meilleure compréhension de l'impact de l'aménagement forestier sur la productivité épigée des champignons ectomycorhiziens comestibles sera à prioriser afin de favoriser leur présence en milieu naturel, mais également pour en empêcher le déclin. La maîtrise de telles interventions devrait s'insérer dans les modèles d'aménagement écosystémiques des forêts, tournés vers la mise en valeur de l'ensemble des ressources forestières et visant la conservation des diverses composantes de la diversité biologique. Le suivi des aménagements élaborés devra faire l'objet d'un suivi rigoureux pour permettre de les adapter dans le futur, avec les nouvelles connaissances qui auront été acquises.

L'implication citoyenne sera appelée à jouer un rôle clé dans la mise en valeur de la ressource, étant donné l'immensité du territoire à couvrir. Cela sera aussi déterminant pour permettre de bâtir une culture mycologique dans les régions. À elle seule, cette ressource ne pourra revitaliser le secteur forestier, mais elle pourra certainement contribuer à ouvrir la porte à la diversification des ressources forestières.

ANNEXES

Annexe A. Liste des espèces de bolets, de lactaires et d'hydnes retrouvés en Gaspésie lors des inventaires

Bolets :

1. *Boletus aff.edulis*
2. *Boletus piperatus*
3. *Boletus subglabripes*
4. *Leccinum insolens* var. *brunneo-maculatum*
5. *Leccinum atrostitipitatum*
6. *Leccinum aurantiacum*
7. *Leccinum holopus*
8. *Leccinum insolens*
9. *Leccinum piceinum*
10. *Leccinum scabrum*
11. *Leccinum snellii*
12. *Suillus brevipes*
13. *Suillus cavipes*
14. *Suillus glandulosus*
15. *Suillus grevillei*
16. *Suillus neoalbidibes*
17. *Suillus paluster*
18. *Suillus pictus*
19. *Suillus salmonicolor*
20. *Suillus spectabilis*
21. *Suillus tomentosus*
22. *Tylopilus chromapes*
23. *Xerocomus subtomentosus*

Lactaires :

1. *Lactarius affinis*
2. *Lactarius aspeoides*
3. *Lactarius camphoratus*
4. *Lactarius deceptivus*
5. *Lactarius deterrimus*
6. *Lactarius glyciosmus*
7. *Lactarius hygrophoroides*
8. *Lactarius helvus*
9. *Lactarius hysginus*
10. *Lactarius lignyotus*
11. *Lactarius mammosus*
12. *Lactarius midlandensis*
13. *Lactarius mucidius*
14. *Lactarius oculatus*

15. *Lactarius representaseus*
16. *Lactarius resimus*
17. *Lactarius rufus*
18. *Lactarius scrobiculatus* var. *canadensis*
19. *Lactarius neotabidus*
20. *Lactarius tabidus*
21. *Lactarius thyinos*
22. *Lactarius torminosus*
23. *Lactarius trivialis*
24. *Lactarius turpis*
25. *Lactarius uvidus*
26. *Lactarius vietus*
27. *Lactarius vinacerufescens*

Hydnes :

1. *Bankera violescens*
2. *Hydnellum aurantiacum*
3. *Hydnellum concrecent*
4. *Hydnellum peckii*
5. *Hydnellum suaveolens*
6. *Hydnum repandum*
7. *Phellodon confluens*
8. *Phellodon tomentosus*
9. *Pseudohydnum gelatinosum*
10. *Sarcodon* aff. *fuligieoviolaceus*
11. *Sarcodon* aff. *glaucopus*
12. *Sarcodon* aff. *modestus*
13. *Sarcodon imbricatum*
14. *Sarcodon scabrosus*
15. *Sarcodon stereosarcinon*
16. *Sarcodon versipellis*

Annexe B. Variables mesurées sur le terrain et unités de mesure.

Variables topographiques

1. *Altitude (m)*
2. *Inclinaison de la pente (%)*
3. *Orientation de la pente (mesurée en degré, rapporté selon l'orientation dominante (N,S,E,W))*

Variables de structure du peuplement forestier

1. *Âge estimé du peuplement (an)*
2. *Couvert à 7 m (Classes de %) (Saucier 1998)*
3. *Plantation (0/1)*
4. *Forêt aménagée (0/1)*
5. *Nombre de tiges/ha DHP < 10 cm*
6. *Nombre de tiges/ha DHP ≥ 10 cm*
7. *Nombre de tiges/ha total*
8. *Surface terrière totale (m²/ha)*

Variables édaphiques

1. *Drainage (Classes) (Saucier 1998)*
2. *Épaisseur de l'humus (cm)*
3. *Présence de débris ligneux dans l'humus (0/1)*
4. *Présence d'aiguilles de résineux dans l'humus (0/1)*
5. *Présence de feuilles mortes dans l'humus (0/1)*
6. *Degré de décomposition de l'humus (classes : faible, modéré, avancé)*
7. *Épaisseur de la litière (cm)*
8. *Proportion estimée d'argile dans le sol minéral (%)*
9. *Proportion estimée de limon dans le sol minéral (%)*
10. *Proportion estimée de sable dans le sol minéral (%)*
11. *pH – horizon minéral (échelle de 1 à 14)*
12. *Proportion de gravier (particules > 2 mm) avec le sol (%)*

Variables floristiques :

1. *Richesse en espèces arborescentes ectomycorhiziennes*
2. *Proportion occupée par les essences ectomycorhiziennes (%)*
3. *Proportion occupée par les essences résineuses (%)*
4. *Proportion occupée par *Picea* sp. (%)*
5. *Richesse en arbustes*
6. *Richesse en arbustes ectomycorhiziens*
7. *Richesse en éricacées*
8. *Richesse en herbacées*

9. *Recouvrement de mousse au sol (%)*

10. *Recouvrement de lichen au sol (%)*

Essences arborescentes et arbustives mesurées (voir variables mesurées dans la section matériel et méthode (Chapitre II)) :

11. *Abies balsamea*
12. *Abies balsamea*
13. *Acer pensylvanicum*
14. *Acer rubrum*
15. *Acer saccharum*
16. *Acer spicatum*
17. *Alnus rugus*
18. *Amelanchier sp.*
19. *Betula alleghaniensis*
20. *Betula papyrifera*
21. *Cornus cornuta*
22. *Cornus stolonifera*
23. *Corylus cornuta*
24. *Fraxinus nigra*
25. *Larix laricina*
26. *Lonicera sp.*
27. *Picea abies*
28. *Picea glauca*
29. *Picea mariana*
30. *Pinus banksiana*
31. *Populus balsamifera*
32. *Populus tremuloides*
33. *Prunus virginiana*
34. *Ribes glandulosum*
35. *Ribes lacustre*
36. *Ribes triste*
37. *Rubus idaeus*
38. *Salix sp.*
39. *Sambucus sp.*
40. *Sorbus americanus*
41. *Taxus canadensis*
42. *Thuja occidentalis*
43. *Viburnum edule*

Éricacées :

44. *Epigea repans*
45. *Gaultheria hispidula*

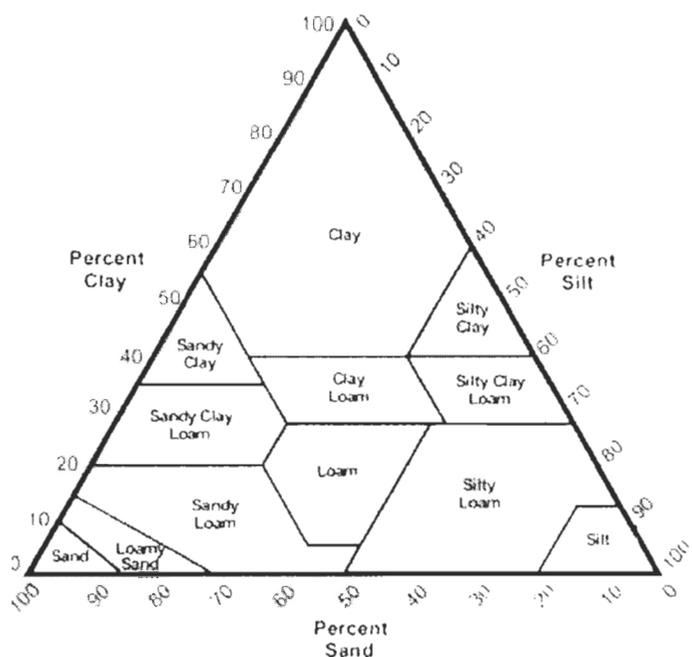
46. *Gaultheria procumbens*
47. *Kalmia angustifolia*
48. *Ledum groenlandicum*
49. *Pyrola asarifolia*
50. *Pyrola elliptica*
51. *Pyrola secunda*
52. *Vaccinium sp.*

Herbacées :

53. *Achillea millefolium*
54. *Actaea rubra*
55. *Anaphalis margaritacea*
56. *Anemone canadensis*
57. *Aralia nudicaulis*
58. *Aster macrophyllus*
59. *Chimaphila umbellata*
60. *Chrysanthemum leucanthemum*
61. *Circæea alpina*
62. *Cirsium arvense*
63. *Clintonia borealis*
64. *Coptis groenlandica*
65. *Corallorhiza maculata*
66. *Cornus canadensis*
67. *Diervilla lonicera*
68. *Epilobium angustifolium*
69. *Equisetum pratense*
70. *Fougère sp.*
71. *Fragaria sp.*
72. *Gallium sp.*
73. *Geum rivale*
74. *Graminée sp.*
75. *Halenia deflexa*
76. *Hieracium aurantiacum*
77. *Linnaea borealis*
78. *Lycopodium annotinum*
79. *Lycopodium clavatum*
80. *Lycopodium complanatum*
81. *Lycopodium lucidulum*
82. *Lycopodium obscurum*
83. *Lycopodium sabinifolium*
84. *Maïenthenum canadense*
85. *Mitella nuda*
86. *Moneses uniflora*

87. *Orchidée sp.*
88. *Oxalis montana*
89. *Petasites palmatus*
90. *Prenathes sp.*
91. *Prunella vulgaris*
92. *Ranunculus acris*
93. *Rubus pubescens*
94. *Rumex sp.*
95. *Smilacina racemosa*
96. *Solidago sp.*
97. *Streptopus roseus*
98. *Taraxacum officinal*
99. *Thalictrum sp.*
100. *Trientalis borealis*
101. *Trifolium pratense*
102. *Vicia cracca*
103. *Viola sp.*

Annexe C. Mesures médianes calculées à partir des classes standards de texture du sol et mesures moyennes pour les classes de couvert.



Source :

http://www.omafra.gov.on.ca/IPM/images/soil_texture/soil_texture_illus_en.jpg

Classes de texture du sol	% CLAY	% SILT	% SAND
CLAY	60	20	20
SILTY CLAY	46,7	46,7	6,6
SILTY CLAY LOAM	33,3	56,7	10
SILTY LOAM	13,3	65	21,7
SILT	6	88	6
CLAY LOAM	33,4	33,3	33,3
LOAM	20	40	40
SANDY CLAY	41,7	6,7	51,6
SANDY CLAY LOAM	27,5	10	62,5
SANDY LOAM	8	28,7	63,3
LOAMY SAND	4,2	8,3	87,5
SAND	2,5	5	92,5

Classes de couvert	Valeurs selon Saucier et al. 1998 (%)	Moyenne de la classe (%)
A	80-100	90
B	60-80	70
C	40-60	50
D	25-40	32,5
E	5-25	15
F	1-5	3
O	0	0

