

**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC**

**MÉMOIRE DE RECHERCHE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES**

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

**PAR  
MATHIEU DUMAS, B.Sc. (BIOLOGIE)**

**COMPOSITION DES RÉSERVOIRS DE GRAINES  
DE DEUX COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES  
À L'ÉCHELLE DE L'ARCTIQUE CANADIEN**

**OCTOBRE 2003**

© Mathieu Dumas

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

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

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

**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC**

**MÉMOIRE DE RECHERCHE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES**

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

**PAR  
MATHIEU DUMAS, B.Sc. (BIOLOGIE)**

**COMPOSITION DES RÉSERVOIRS DE GRAINES  
DE DEUX COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES  
À L'ÉCHELLE DE L'ARCTIQUE CANADIEN**

**OCTOBRE 2003**

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise a été rédigé en trois chapitres. Le premier chapitre est un résumé substantiel du mémoire qui permet de créer un lien entre les deux chapitres qui suivent. Les deuxième et troisième chapitres qui constituent le corps du mémoire sont rédigés sous la forme d'articles scientifiques qui seront soumis à des revues scientifiques pour publication. Je suis l'auteur principal de ces articles dont les co-auteurs sont Dre Esther Lévesque et Dre Eva-Lena Larsson. Le deuxième chapitre apporte de nouvelles connaissances sur le rôle des réservoirs de graines dans le processus de régénération de deux communautés végétales de l'Île Bylot, Nunavut. Le troisième chapitre permet de vérifier les grandes théories qui traitent de l'influence des facteurs environnementaux sur la composition des réservoirs de graines à l'échelle de l'Arctique canadien.

## REMERCIEMENTS

Cette grande aventure qui s'achève avec la rédaction de ce mémoire a été rendue possible grâce à la collaboration de plusieurs personnes. Sincères remerciements à ma directrice de recherche, Dre Esther Lévesque, pour son enthousiasme contagieux, sa riche expérience d'écologiste et son dévouement envers ses étudiants. Esther m'a transmis sans aucune difficulté la passion qu'elle a pour l'Arctique. Je tiens aussi à remercier Jean-Jacques Frenette et Gilles Houle pour l'aide et les commentaires constructifs qu'ils m'ont apportés lors de l'évaluation des séminaires I et II.

Je remercie sincèrement les membres des équipes de Bylot 1999 et 2000 qui ont contribué de près comme de loin à la réalisation de ce projet, soit Dr Gilles Gauthier pour son hospitalité au camp de la Vallée des Oies, Marie-Christine Cadieux, Isabelle Duclos, Christopher Ellis, Julien Mainguy, Eric Reed pour leur aide sur le terrain, ainsi que Daniel Fortier pour m'avoir fait partager sa passion pour la géomorphologie. Ce projet n'aurait pas eu cette ampleur sans l'aide d'Eva-Lena Larsson qui a participé à

l'échantillonnage de plusieurs sites dans le cadre de l'expédition suédoise Tundra Northwest 1999 (TNW 99).

Je tiens également à remercier Geneviève Ricard et Claudia St-Arnaud pour le travail de minutie dont elles ont fait preuve lors du tri des échantillons de sol. Merci à Philippe Eid pour son travail sur la germination des graines. Sincères remerciements à Alayn Larouche du laboratoire de paléoécologie de l'Université de Montréal pour son expertise lors de l'identification des graines et pour le temps qu'il a consacré à ce projet.

Le soutien financier et logistique des organismes suivants a rendu possible la réalisation de ce projet de recherche; Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR), Conseil national de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG), Fonds pour la formation des chercheurs et à l'aide à la recherche (FCAR), Affaires indiennes et du Nord (PFSN), Ressources naturelles Canada (ÉPCP), Environnement Canada et le Centre d'études nordiques (CEN).

Je tiens également à remercier toutes les personnes qui m'ont encouragé afin de mener à terme ce grand projet, ma famille, mes amis(es) et particulièrement ma femme Annie pour son soutien et son dévouement.

## RÉSUMÉ

Peu d'auteurs ont mené des études à grande échelle afin de comparer la composition des réservoirs de graines de différentes communautés végétales à travers l'Archipel Arctique canadien (62-78°N; 66-139°O). Cette étude a permis pour la première fois d'évaluer le potentiel de régénération des habitats ouverts et fermés selon des méthodes standardisées. Les habitats ouverts possédaient un couvert végétal inférieur à 50%, tandis qu'il était d'environ 100% dans les habitats fermés. Pour les sept sites à l'étude, des échantillons de sol (10 X 10 cm) ont été récoltés en deux strates (0 à 1 cm et 1 à 5 cm) afin d'en faire l'analyse par la méthode d'émergence et d'extraction. L'analyse par extraction du réservoir des habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot montrait une plus forte densité de graines/m<sup>2</sup> dans les strates de sol supérieures. La richesse spécifique évaluée par les deux méthodes était plus grande dans les habitats ouverts. Dans ces mêmes habitats, on a également noté que le potentiel de germination était supérieur pour deux espèces à stratégies reproductives différentes (*Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia*). À l'échelle de l'Arctique, la composition du réservoir de graines était spécifique aux habitats, tandis que la flore montrait une plus grande similitude entre les habitats ouverts et fermés d'un même site. Les espèces les plus abondantes et ayant la plus forte occurrence dans les réservoirs de graines étaient pour la plupart des espèces pérennes de courte vie à stratégie rudérale.

*Mots clés* : Arctique canadien, réservoir de graines, émergence, extraction, stratégie de reproduction, perturbation, stress, régénération, communauté végétale.

## TABLE DES MATIÈRES

<b>AVANT-PROPOS</b> .....	<b>ii</b>
<b>REMERCIEMENTS</b> .....	<b>ii</b>
<b>RÉSUMÉ</b> .....	<b>iv</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES</b> .....	<b>v</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX</b> .....	<b>viii</b>
<b>LISTE DES FIGURES</b> .....	<b>x</b>
<b>LISTE DES ANNEXES</b> .....	<b>xiii</b>
<b>CHAPITRE I : INTRODUCTION</b> .....	<b>1</b>
1.1 REVUE DE LITTÉRATURE .....	1
1.2 PROBLÉMATIQUE .....	7
1.3 MÉTHODOLOGIE.....	9
1.4 RÉSULTATS .....	12
1.4.1. Chapitre II .....	12
1.4.2. Chapitre III .....	13
<b>CHAPITRE II : COMPOSITION DES RÉSERVOIRS DE GRAINES GERMÉS ET TOTAUX DE DEUX COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES À L'ÎLE BYLOT, NUNAVUT, CANADA</b> .....	<b>15</b>
2.1 RÉSUMÉ.....	16
2.2 INTRODUCTION .....	17
2.3 MÉTHODOLOGIE.....	20
2.3.1. Site à l'étude.....	20
2.3.2. Couvert végétal .....	20
2.3.3. Échantillonnage du réservoir de graines .....	21
2.3.4. Réservoir de graines par émergence.....	21

2.3.5.	Réservoir de graines par extraction .....	22
2.3.6.	Potentiel de germination .....	22
2.3.7.	Analyses statistiques .....	23
2.4	RÉSULTATS .....	24
2.4.1.	Végétation .....	24
2.4.2.	Réservoir de graines par émergence.....	24
2.4.3.	Réservoir total et germé .....	25
2.4.4.	Végétation comparée au réservoir de graines.....	26
2.4.5.	Production de graines et potentiel de germination .....	27
2.5	DISCUSSION .....	28
2.6	REMERCIEMENTS .....	34
2.7	RÉFÉRENCES .....	45
 <b>CHAPITRE III : COMPOSITION DES RÉSERVOIRS DE GRAINES TOTAUX DE DEUX COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES LE LONG D'UN TRANSECT LONGITUDINAL DE L'ARCTIQUE CANADIEN .....</b>		<b>53</b>
3.1	RÉSUMÉ .....	54
3.2	INTRODUCTION .....	55
3.3	MÉTHODOLOGIE.....	57
3.3.1.	Sites de l'étude .....	57
3.3.2.	Couvert végétal .....	58
3.3.3.	Réservoir de graines par extraction.....	59
3.3.4.	Analyses statistiques .....	60
3.4	RÉSULTATS .....	60
3.4.1.	Variabilité intra et inter-site des réservoirs de graines totaux.....	60
3.4.2.	Occurrence des familles dans la végétation et les réservoirs de graines .....	61
3.4.3.	Composition végétale.....	62
3.4.4.	Composition du réservoir de graines par extraction.....	64
3.4.5.	Corrélations .....	65
3.5	DISCUSSION .....	65
3.6	REMERCIEMENTS .....	70

3.7 RÉFÉRENCES .....	82
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>87</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>90</b>

## LISTE DES TABLEAUX

### CHAPITRE I

- 1.1. Coordonnées de latitude, longitude et altitude au-dessus du niveau de la mer (précision de  $\pm 10$  m sur chacun des axes) des parcelles échantillonnées dans l'Arctique canadien en 1999 et 2000. Les sites sont présentés d'ouest en est. ....11

### CHAPITRE II

- 2.1. Variables environnementales associées aux parcelles échantillonnées à l'été 2000 à l'Île Bylot au Nunavut. La latitude, la longitude et l'altitude au-dessus du niveau de la mer ont été mesurées à l'aide d'un GPS à une précision de  $\pm 10$  m en latitude, longitude et altitude. ....35
- 2.2. Proportion du couvert végétal (%  $\pm$ erreur type) occupée par chaque espèce dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot au Nunavut en 2000 (n=3 par habitat). Nomenclature selon Porsild et Cody (1980). ....36
- 2.3. Proportion des graines, par espèce, qui ont émergé des réservoirs de graines échantillonnés selon les strates de sol « A » et « B » dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut en 2000 (n=10 par habitat et par strate). L'identification des graines est disponible pour les niveaux taxinomiques d'espèce ou de genre. La strate « A »=0-1 cm et « B »=1-5 cm. ....38

### CHAPITRE III

- 3.1. Coordonnées de latitude, longitude et altitude au-dessus du niveau de la mer (précision de  $\pm 10$  m sur chacun des axes) des parcelles échantillonnées dans l'Arctique canadien en 1999 et 2000. Les sites sont présentés d'ouest en est. ....72

- 3.2. Occurrence des familles identifiées dans la végétation et les réservoirs de graines, nombre d'espèces appartenant à chacune des familles identifiées dans la végétation et densité de graines/m<sup>2</sup>/cm extraite pour chacune des familles dans les habitats ouverts et fermés des sept sites échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000. ....73
- 3.3. Résultats des analyses de correspondance redressées de la composition de la végétation (DCA-1; 141 taxa) et des réservoirs de graines (DCA-2; 31 taxa) des 18 parcelles échantillonnées à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000. ....75

## LISTE DES FIGURES

### CHAPITRE I

- 1.1. Modèle général de la dynamique des réservoirs de graines et de la végétation. Modifié de Simpson et al. (1989). .....2
- 1.2. Classification des stratégies de reproduction des végétaux en réponse aux stress et aux perturbations du milieu. Modifié de Grime (1979). .....5
- 1.3. Carte de l'Arctique canadien situant les sept sites échantillonnés en 1999 et 2000. ....10

### CHAPITRE II

- 2.1. Carte de l'Archipel Arctique canadien situant l'Île Bylot, Nunavut. ....39
- 2.2. Densité (a) et richesse spécifique (b) des réservoirs de graines obtenus par émergence pour les échantillons de la strate « A » (0 à 1 cm) et de la strate « B » (1 à 5 cm) dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut en 2000 (n=3 par habitat et par strate). ....40
- 2.3. Densité (a) et richesse spécifique (b) des réservoirs de graines obtenus par émergence et extraction dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut en 2000 (n=3 par habitat et par méthode). Seule la strate « A » 0-1 cm des réservoirs de graines traités par émergence a été analysée. ....41
- 2.4. Composition de la végétation et des réservoirs de graines traités par émergence et par extraction (graines/m<sup>2</sup>/cm) provenant des habitats ouverts (a) et fermés (b) de l'Île Bylot, Nunavut en 2000. Seule la strate « A » 0-1 cm des réservoirs de graines

traités par émergence a été analysée. Les astérisques représentent des valeurs trop petites pour paraître sur la figure. ....	42
2.5. Densité d'inflorescences (inflorescences/m <sup>2</sup> ) (a); nombre de graines par fructification (b); densité de graines produites (graines/m <sup>2</sup> ) (c); taux de germination (%) (d); et nombre de graines pouvant germer (graines/m <sup>2</sup> ) (e); pour <i>Salix arctica</i> et <i>Saxifraga oppositifolia</i> , à l'été 2000, dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut (n=3 par habitat et par espèce). ....	44

### CHAPITRE III

3.1. Carte de l'Arctique canadien situant les sept sites échantillonnés en 1999 et 2000. ....	76
3.2. Densité des réservoirs de graines obtenus par extraction dans les habitats ouverts et fermés échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000. Les sites sont présentés d'ouest en est. Les moyennes et les erreurs types présentées proviennent des cinq échantillons d'une parcelle, tandis que celle de Bylot provient des trois parcelles échantillonnées. ....	77
3.3. Richesse spécifique totale des réservoirs de graines obtenue par extraction pour chacune des parcelles appartenant aux habitats ouverts et fermés échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000. Les sites sont présentés d'ouest en est. Les moyennes et les erreurs types présentées pour le site de Bylot proviennent des trois parcelles échantillonnées. ....	78
3.4. Analyse de correspondance redressée (DCA) de la composition de la végétation des habitats ouverts et fermés échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000 (141 taxa, 18 échantillons). Les groupements ont été faits manuellement. ....	79

- 3.5. Analyse de correspondance redressée (DCA) de la composition des réservoirs de graines des habitats ouverts et fermés échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000 (31 taxa, 18 échantillons). Les groupements ont été faits manuellement. ....80
- 3.6. Corrélation entre la densité des réservoirs et la richesse spécifique des réservoirs de graines totaux échantillonnés dans l'Arctique canadien en 1999 et 2000. L'équation de la droite ainsi que le coefficient de détermination ( $R^2$ ) sont présentés sur la figure (n=18). ....81

## LISTE DES ANNEXES

### CHAPITRE I

### CHAPITRE II

ANNEXE A Densité de graines/m <sup>2</sup> , par taxon, des réservoirs de graines traités par extraction et émergence, échantillonnés en 2000 dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut, Canada. Les trois parcelles échantillonnées par habitat sont identifiées par 20, 21 et 22 et les deux strates de sol sont représentées par « A »=0-1 cm et « B »=1-5 cm. ....	51
--	----

### CHAPITRE III

ANNEXE B Densité de graines/m <sup>2</sup> /cm, par taxon, des réservoirs de graines traités par extraction, échantillonnés en 1999 et 2000 dans les habitats ouverts et fermés des sites d'Ivvavik, Banks, Melville, Bathurst, Devon, Bylot (A, B et C) et Baffin, Canada. ....	86
--	----

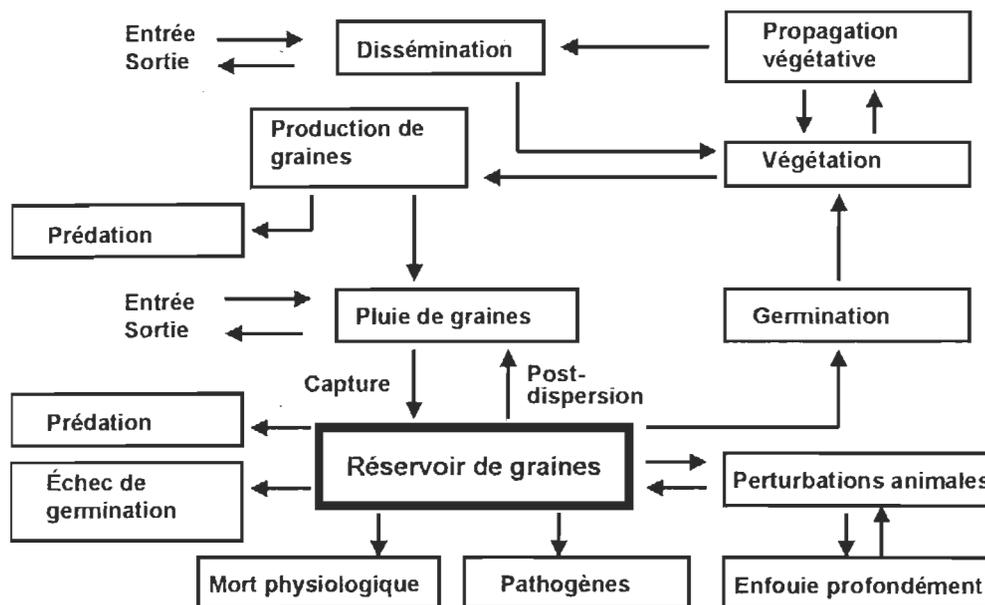
# CHAPITRE I

## INTRODUCTION

### 1.1 Revue de littérature

En écologie végétale, la dynamique des populations est un aspect important qui a été étudié dans plusieurs écosystèmes. Dans cette perspective, des méthodes ont été développées dans le but de mieux évaluer les éléments rattachés à ce domaine fort complexe. L'analyse de la production annuelle de graines (Lévesque et al. 1997), de la composition des réservoirs de graines (Freedman et al. 1982; Lévesque et Svoboda 1995), des stratégies de reproduction (Grime 1979; Ellner 1987) ainsi que des taux de germination et d'établissement (Bliss et Gold 1999) sont les plus souvent étudiés pour mieux comprendre la dynamique de la régénération des populations végétales. Dans le cadre de la présente étude, nous analyserons la composition des réservoirs de graines ainsi que la production annuelle de graines dans le but d'évaluer le potentiel de régénération de deux communautés végétales du Haut-Arctique canadien.

Le réservoir de graines est constitué des propagules viables contenues dans le sol et la litière (Roberts 1981). Le concept de réservoir de graines est apparu au début des années 1900. À cette époque, on analysait le contenu des réservoirs de graines en agriculture dans le but de mieux connaître et contrôler les espèces de mauvaises herbes pouvant envahir les terres (Brenchley 1918; Brenchley et Warington 1930, dans Houle et Philips 1988). De nos jours, le concept de réservoir de graines a été adapté à l'écologie des milieux naturels. Les graines contenues dans le sol reflètent la composition des communautés passées, présentes et futures. Ces graines proviennent de la production annuelle des plantes du site ainsi que de la dissémination par le vent et les animaux. Celles qui en sortent peuvent être le résultat d'une germination, d'une prédation, de la décomposition, d'une dissémination secondaire ou d'une perte de viabilité de l'embryon (Simpson et al. 1989) (FIGURE 1.1).



**FIGURE 1.1: Modèle général de la dynamique des réservoirs de graines et de la végétation. Modifié de Simpson et al. (1989).**

L'analyse des réservoirs de graines peut se faire de deux façons, soit en triant les échantillons de sol (extraction) ou en les plaçant à germer dans une chambre de croissance (émergence). La première méthode permet d'identifier toutes les espèces végétales présentes, même celles dont les graines ne sont pas viables. La seconde méthode permet seulement d'identifier les graines qui ont pu germer dans les conditions expérimentales de la chambre de croissance. Certains auteurs ont déjà fait des études comparées des réservoirs de graines traités par extraction et émergence (Gross 1990; Brown 1992). Dans des communautés alpines de la Laponie suédoise, Molau et Larsson (2000) ont trouvé que le nombre de graines ainsi que le nombre d'espèces étaient plus grands pour les réservoirs de graines analysés par la méthode d'extraction.

Dans plusieurs écosystèmes, les réservoirs de graines viables constituent la source primaire pour le recrutement de nouveaux individus et le maintien des communautés établies. Dans le passé, plusieurs auteurs ont suggéré que la reproduction par des mécanismes végétatifs dominait dans les milieux nordiques (Billings et Mooney 1968; Bliss 1971; Billings 1974; Bell et Bliss 1980). Cependant, des études plus récentes

menées dans l'Arctique nous ont montré que la production de graines pouvait être importante pour certaines communautés (McGraw 1980; Freedman et al. 1982; Lévesque et Svoboda 1995). Cependant, dans les habitats extrêmes comme les déserts polaires, la production de graines peut être limitée aux bonnes saisons de croissance (Lévesque et al. 1997).

La production de graines assure une dispersion spatiale et temporelle des individus (Templeton et Levin 1979) en plus de maintenir une diversité génétique au sein des populations (Baskin et Baskin 1978; Bennington et al. 1991). Les graines persistantes contenues dans le sol vont également réduire les risques d'extinction des populations lorsque les conditions sont défavorables (Kalisz et McPeck 1993). Elles sont particulièrement importantes pour les espèces rares ou endémiques dont les populations sont isolées géographiquement (Baskin et Baskin 1978).

Plusieurs auteurs ont observé que la taille et la composition des réservoirs de graines pouvaient être très variables. Cette variabilité semble a priori être reliée à la position géographique des sites (Johnson 1975; Thompson 1978; Ebersole 1989). L'emplacement des sites influence la durée de la saison de croissance, la température, le type de substrat et l'humidité du substrat. La taille et la composition des réservoirs de graines pourraient également être reliées à des facteurs biotiques tels la productivité végétale annuelle du site (Thompson 1978; Fox 1983), le couvert végétal (Lévesque et Svoboda 1995), la composition des espèces établies (Diemer et Prock 1993), la succession végétale (Houle et Philips 1988) ainsi que les stratégies de reproduction (Chambers 1992). Les études qui ont été réalisées sur les réservoirs de graines des écosystèmes arctiques ne permettent pas de tirer de conclusions générales à propos des facteurs qui influencent la taille et la composition des réservoirs de graines à l'échelle de l'Arctique canadien.

La latitude semble être le principal facteur influençant la composition des réservoirs de graines (Johnson 1975; Thompson 1978). Leck (1980) et Archibold (1984)

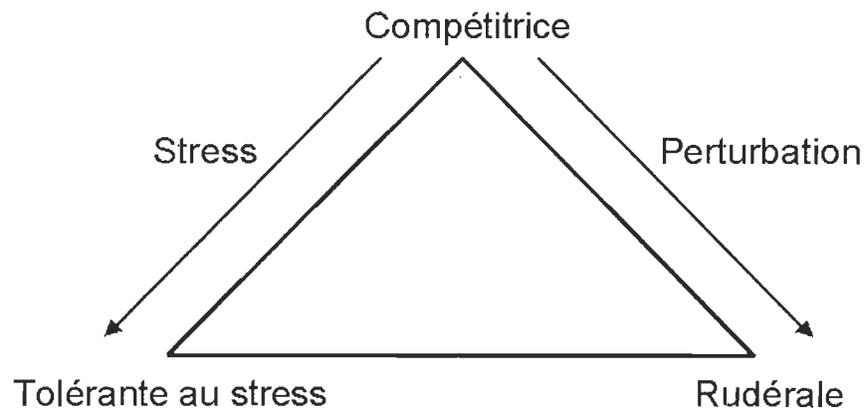
ont rapporté que la taille des réservoirs de graines de la toundra arctique était plus petite que celle trouvée dans les régions tempérées. En Alaska, Ebersole (1989) a observé que la taille des réservoirs de graines diminuait en fonction d'un gradient de latitude de Eagle Creek (65°26'N) à Kuparuk (68°40'N) à Oumalik (69°50'N) pour des sites dominés par *Eriophorum vaginatum* et *Salix planifolia*. Cependant, Freedman et al. (1982) ont observé que des sites de hautes latitudes comme les déserts polaires de Alexandra Fjord, Ellesmere (79°N) pouvaient comporter des réservoirs de graines de grande taille (5 916 graines/m<sup>2</sup>) comparable à ceux retrouvées dans les forêts tempérées.

Milton (1939) avait également observé que la taille des réservoirs de graines diminuait en fonction de l'altitude pour des sites dominés par des graminées. Les réservoirs de graines de faible densité seraient associés aux communautés de hautes altitudes (Johnson 1975; Thompson 1978; Whipple 1978; Lévesque et Svoboda 1995) à cause de la faible productivité végétale (Billings et Mooney 1968), la faible production de graines (Bliss 1971; Billings 1974; Douglas 1981; Roach 1983), du manque de graines dormantes pour plusieurs espèces (Densmore et Zasada 1983) et de la sélection pour les individus dont les graines germent rapidement dans la courte saison de croissance (Bliss 1971). Tous ces facteurs peuvent ralentir l'accumulation de graines dans le sol (Ingersoll et Wilson 1993).

Au Mont Jacques-Cartier (1 268 m) au Québec, Morin et Payette (1988) ont conclu que la taille et la richesse des réservoirs de graines totaux et germés ne variaient pas de façon significative en fonction de l'altitude. Ils ont également observé que certaines espèces pouvaient présenter un réservoir de graines de plus petite taille en fonction de l'altitude, mais le contraire était également vrai pour d'autres espèces à caractère alpin. Dans le réservoir de graines, il y aurait un transfert des espèces à affinité boréale à des espèces à affinité arctique-alpine plutôt qu'une diminution du réservoir de graines en fonction de l'altitude. Par contre, Archibold (1984) a déjà noté que la richesse des espèces et la densité des graines étaient plus grandes pour les réservoirs de graines des habitats ouverts de hautes altitudes de Rankin Inlet (62° 48'N), Nunavut.

Selon une étude synthèse réalisée par Thompson (1978), la densité des graines dans les réservoirs provenant de différents écosystèmes terrestres serait positivement corrélée aux perturbations et négativement corrélée aux stress. Les stress sont des facteurs qui limitent la croissance des végétaux (températures extrêmes, absence ou surabondance de nutriments, d'eau, de lumière, etc.), tandis que les perturbations engendrent une destruction partielle ou totale des végétaux et on les caractérise selon leur fréquence et leur intensité (Grime 1977).

Au cours du dernier siècle, plusieurs auteurs ont regroupé les végétaux selon leur stratégie de reproduction (Grime 1979; During et al. 1985, dans Chang 2000; Ellner 1987). L'investissement différentiel à la croissance et à la reproduction a conduit à la création de différentes classifications. Dans la classification de Grime (1979), où les stratégies des stades adultes et juvéniles des plantes sont séparées, la réponse des plantes adultes face aux gradients environnementaux et biotiques correspond aux stratégies rudérales, tolérantes aux stress et compétitrices (FIGURE 1.2).



**FIGURE 1.2: Classification des stratégies de reproduction des végétaux en réponse aux stress et aux perturbations du milieu. Modifié de Grime (1979).**

Les espèces rudérales ont un court cycle de vie et produisent généralement une grande quantité de petites graines capables de rester en dormance plusieurs années en attendant une ouverture temporaire de la végétation pour coloniser le site (Grime 1979).

On retrouve les espèces ayant adoptées cette stratégie dans des milieux perturbés où les stress sont faibles. Puisque la stratégie annuelle n'est pas adaptée à la courte et froide saison de croissance du Haut-Arctique, ces espèces sont remplacées par les espèces pérennes de courte vie telles les *Draba* sp. qui investissent une grande partie de leur énergie à la production de graines (Freedman et al. 1982).

Les espèces tolérantes aux stress ont évolué dans des environnements faiblement perturbés, mais hautement stressés (Grime 1979). Les espèces appartenant à ce groupe sont caractérisées par une grande longévité, une rétention de la biomasse morte, des feuilles toujours vertes, une stratégie de reproduction plus conservatrice puisqu'elles ont tendance à se propager par des mécanismes végétatifs (Freedman et al. 1982).

Quant à elles, les espèces compétitrices investissent beaucoup d'énergie dans la croissance et dans la reproduction (Grime 1979). Elles se sont bien adaptées à une croissance rapide dans les milieux où les perturbations et les stress sont faibles. À l'opposé, aucune stratégie n'est viable lorsque l'environnement est fortement perturbé et hautement stressé (Grime 1979). Seules les graines en dormance contenues dans le sol peuvent survivre pour une longue période de temps à ce régime de fortes perturbations et de hauts stress.

During et al. (1985, dans Chang 2000) proposent deux stratégies alternatives qu'ils nomment « spender » et « saver ». Ces deux stratégies sont très semblables aux stratégies de « haut risque » et « faible risque » proposées par Ellner (1987). La stratégie « spender » ou « haut risque » compte sur des conditions favorables dans le futur pour tirer le plus grand profit de ce scénario potentiel. Les espèces qui adoptent la stratégie alternative « saver » ou « faible risque » sont plus prudentes, donc mieux adaptées à tolérer les stress, mais moins performantes lorsque les conditions sont favorables.

En général, les espèces pérennes de courte vie à stratégie rudérale ou « haut risque », ont tendance à être sur-représentées dans les réservoirs de graines, tandis que les espèces pérennes de longue vie à stratégie tolérante aux stress ou « faible risque »

sont sous-représentées ou absentes des réservoirs (Bigwood et Inouye 1988; Chambers 1992). Kellman (1970) et Roberts (1981) ont remarqué que les réservoirs de graines se composaient en majorité d'espèces du stade de succession précédent plutôt que du stade actuel et que l'abondance des graines viables diminuait avec la progression de la succession. Les espèces qui composent la végétation d'une communauté mature tendent donc à diverger de la composition du réservoir de graines (Pratt et al. 1984; Staniforth et al. 1998).

Le grand nombre de graines viables retrouvées dans la toundra de l'Alaska (McGraw 1980; Roach 1983) suggère que certaines espèces produisent une grande quantité de graines et que leur établissement dans les régions arctiques n'est pas si rare (Roach 1983). Lévesque et al. (1997) ont observé que dans des conditions extrêmes comme celles des déserts polaires, des graines viables peuvent être produites toutes les saisons dans les habitats favorables, tandis que dans des habitats stressés, le développement des fruits peut être limité aux bonnes saisons de croissance. La courte et froide saison de croissance gêne toutes les phases de la reproduction sexuée, telles la production de fleurs, le développement des graines, la germination et l'établissement des plantules (Bell et Bliss 1980). Billings et Bliss (1959) ainsi que Kudo (1991) suggèrent que le couvert de neige serait le principal facteur contrôlant la durée de la saison de croissance et le cycle de vie des plantes.

## **1.2 Problématique**

Plusieurs auteurs prévoient un impact marqué du réchauffement terrestre sur les écosystèmes de l'Arctique (Henry et Molau 1997, Camill 1999). Les conditions environnementales changeantes que l'on peut observer affectent directement la composition de la flore et de la faune présentes. L'histoire de la terre nous apprend que les climats qui règnent aujourd'hui sont très différents de ceux qui ont régné au même endroit il y a quelques millions d'années (Murray 1995). À la fin de la période Tertiaire ou au début de la période Pléistocène, deux millions d'années avant aujourd'hui, le

paysage du continent Arctique a perdu une flore riche en arbres, arbustes et herbacés que l'on retrouve aujourd'hui bien au sud de son ancienne distribution (Murray 1995).

De plus, des modifications dans l'utilisation des ressources par l'homme et par les herbivores (Hughes et al. 1994) risquent d'influencer la flore des régions arctiques. Dans la région de la Baie d'Hudson au Canada, une forte proportion des marais salés ont été détruits par le sur-broutement suite à l'augmentation de la population de la Petite Oie des neiges (*Chen caerulescens caerulescens*) (Krebes et al. 1990). Sur une période de cinq ans, Gauthier et al. (1996) ont noté que le broutement exercé par la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) modifiait la composition des communautés végétales des milieux humides de l'Île Bylot, Nunavut.

Dans le passé, quelques études ont été réalisées sur la régénération des communautés végétales des milieux arctiques par l'analyse des réservoirs de graines, mais les conclusions générales sont difficiles à tirer. Les facteurs qui influencent la taille et la composition des réservoirs de graines à l'échelle de l'Arctique sont encore peu connus. Il est également très difficile de comparer les études antérieures, car elles ont été réalisées à des temps différents et les habitats étudiés étaient difficilement comparables. Les méthodes employées posaient souvent des problèmes, car la surface et la profondeur échantillonnées étaient très variables d'une étude à l'autre.

Pour palier à ces lacunes, la présente étude compare la composition du réservoir de graines de sept sites échantillonnés à travers l'Arctique canadien en utilisant des méthodes standardisées. Une partie des données a été récoltée par les membres de l'équipe multidisciplinaire de l'Expédition « Tundra Northwest 1999 » (TNW 99) coordonnée par l'institut de recherche polaire de la Suède à l'été 1999. La seconde partie, qui avait pour but d'évaluer la variabilité intra- et inter-site des réservoirs de graines ainsi que la production annuelle de graines pour deux espèces communes dans les deux communautés, s'est déroulée au cours de l'été 2000 à l'Île Bylot, Nunavut. Ces nouvelles données très précieuses nous permettront de quantifier et de comparer la

composition des réservoirs de graines germés et totaux afin d'évaluer le potentiel de régénération en milieux ouverts et fermés le long de gradients latitudinaux et longitudinaux à travers l'Arctique canadien. Les objectifs spécifiques de cette étude sont de:

1. décrire la taille et la richesse spécifique du réservoir de graines dans deux habitats pour chacun des sept sites échantillonnés,
2. déterminer la variabilité intra- et inter-site de la composition des réservoirs de graines,
3. comparer la composition du réservoir de graines germé et total,
4. comparer la composition spécifique du réservoir de graines et de la végétation établie,
5. évaluer la production annuelle de graines pour des espèces cibles,
6. évaluer le taux de germination pour ces espèces cibles,
7. évaluer l'importance relative des facteurs environnementaux tels la latitude, la longitude, l'altitude, la composition de la flore établie, le temps écoulé depuis la déglaciation des sites et les stratégies de reproduction, sur la taille et la composition des réservoirs de graines.

### **1.3 Méthodologie**

Afin d'évaluer le potentiel de régénération en milieux ouverts et fermés le long de gradients latitudinaux et longitudinaux à travers l'Arctique canadien, sept sites ont été échantillonnés à travers l'Archipel Arctique canadien, et l'un de ces sites (Île Bylot) a été répliqué trois fois (FIGURE 1.3). L'échantillonnage s'est fait en deux parties. La première phase (Chapitre III) a eu lieu à l'été 1999 lors de l'expédition Suédoise TNW99. À bord du brise-glace Louis St-Laurent, les membres de cette équipe multidisciplinaire ont parcouru plusieurs îles de l'Archipel Arctique canadien (62-78°N; 66-139°O) dans le but d'étudier la diversité de la faune et de la flore de ces écosystèmes arctiques. La seconde partie (Chapitre II) s'est déroulée à l'été 2000 dans le Parc national

de Sirmilik situé dans la plaine Sud de l'Île Bylot au Nunavut ( $73^{\circ}\text{N}$  ;  $70^{\circ}\text{O}$ ). Puisque les mêmes méthodes d'échantillonnage ont été utilisées, les données ont pu être fusionnées (TABLEAU 1.1).



**FIGURE 1.3: Carte de l'Arctique canadien situant les sept sites échantillonnés en 1999 et 2000.**

Chacun des sept sites échantillonnés se composait de deux types d'habitats distincts, lesquels on qualifiait d'ouvert (couvert végétal  $<50\%$ ) ou de fermé (couvert végétal  $\approx 100\%$ ) selon l'importance du couvert végétal. Les variables environnementales suivantes ont également été mesurées, latitude ( $^{\circ}\text{N}$ ), longitude ( $^{\circ}\text{O}$ ), altitude au-dessus du niveau de la mer (m). La couverture végétale spécifique a été évaluée à l'intérieur des dix quadrats que comprend chacune des parcelles. La production de graines annuelles a seulement été évaluée pour le site de l'Île Bylot. Pour évaluer la taille et la richesse des réservoirs de graines, des échantillons de sol ont été prélevés en 2 différentes strates à l'intérieur des quadrats, 10 pour l'analyse des réservoir de graines germés (site de l'Île Bylot seulement) et 5 pour l'analyse des réservoirs de graines totaux. Les plantules

provenant des échantillons mis à germer et les graines récoltées durant le tri des échantillons de sol ont été identifiées en utilisant les collections de références de l'Université du Québec à Trois-Rivières et de l'Université de Montréal. L'analyse des données a été faite à l'aide d'outils univariés et multivariés.

**TABLEAU 1.1**  
**Coordonnées de latitude, longitude et altitudes au-dessus du niveau de la mer (précision de  $\pm 10$  m sur chacun des axes) des parcelles échantillonnées dans l'Arctique canadien en 1999 et 2000. Les sites sont présentés d'ouest en est.**

Sites	Habitat	°N	°O	Altitude(m)
Ivvavik	Fermé	69°25'09"	139°38'41"	200
	Ouvert	69°25'10"	139°38'40"	200
Île de Banks Nord	Fermé	73°37'33"	115°51'43"	20
	Ouvert	73°37'32"	115°52'02"	390
Île de Melville	Fermé	75°06'37"	107°38'35"	30
	Ouvert	75°06'35"	107°38'11"	30
Bathurst Sud	Fermé	75°04'20"	98°31'01"	110
	Ouvert	75°04'25"	98°30'49"	150
Île de Devon	Fermé	74°32'49"	82°47'10"	60
	Ouvert	74°32'49"	82°47'19"	60
Île Bylot A	Fermé	73°08'49"	79°59'08"	80
	Ouvert	73°08'24"	79°54'52"	343
Île Bylot B	Fermé	73°09'04"	79°55'22"	128
	Ouvert	73°08'46"	79°55'08"	298
Île Bylot C	Fermé	73°09'03"	79°54'45"	163
	Ouvert	73°08'58"	79°53'37"	295
Île de Baffin	Fermé	68°26'22"	66° 49'24"	50
	Ouvert	68°26'21"	66°49'24"	50

## 1.4 Résultats

### 1.4.1. Chapitre II

La végétation présente dans les habitats ouverts de l'Île Bylot était dominée par certaines espèces pérennes de longue vie telles : *Salix arctica* et *Dryas integrifolia* ainsi que *Cassiope tetragona* dans les habitats fermés. Ces espèces tolérantes aux stress étaient fortement représentées dans la végétation des sites, mais elles l'étaient faiblement dans les réservoirs de graines.

L'analyse du réservoir de graines traité par émergence montrait une plus forte densité de graines et une plus grande richesse spécifique dans les strates de sol supérieure. Les espèces qui contribuaient le plus au réservoir de graines étaient *Papaver radicum*, *Draba* sp., *Saxifraga hieracifolia / nivalis* et *Minuartia Rossii / rubella* dans les habitats ouverts, tandis qu'on retrouvait *Luzula confusa / nivalis*, *Saxifraga cernua* et *Papaver radicum* dans les habitats fermés. L'analyse comparée des réservoirs de graines totaux (obtenus par extraction) et les réservoirs de graines germés (obtenus par émergence) ne permettent pas de trouver de différences significatives de densité. Par contre, la méthode par extraction a permis d'identifier un plus grand nombre d'espèces dans les habitats ouverts. Les graines de certaines espèces ont seulement pu être identifiées par la méthode d'extraction. On a également noté que la totalité des espèces présentes dans le réservoir de graines traités par émergence et par extraction (strate « A ») était représentée dans la végétation, à l'exception de *Minuartia Rossii / rubella* qui était absente de celle-ci dans les habitats fermés.

Le potentiel de germination de *Salix arctica* et de *Saxifraga oppositifolia* estimé à partir du nombre de graines produites/m<sup>2</sup>/an et du taux de germination était nettement supérieur dans les habitats ouverts qui sont libérés de la neige plus hâtivement au printemps. *Salix arctica* serait de type « saver » ou « faible risque » puisque sa production de graines viables varie en fonction de la disponibilité des ressources (During et al. 1985; Ellner 1987). À l'opposé, la production de graines viables reste constante

indépendamment de la disponibilité des ressources pour *Saxifraga oppositifolia*, une espèce pérenne de type « spender » ou « haut risque ».

### 1.4.2. Chapitre III

Les espèces qui dominaient la végétation de l'ensemble des sites de TNW99 et de l'Île Bylot étaient *Dryas integrifolia*, *Salix arctica*, *Saxifraga oppositifolia* et *Polygonum viviparum* dans les habitats ouverts tandis que dans les habitats fermés où les perturbations étaient moins importantes, on retrouvait surtout *Cassiope tetragona*, *S. arctica*, *D. integrifolia*, et *Arctagrostis latifolia*. Ces espèces qui dominaient la végétation représentaient respectivement 9% et 5% du réservoir de graines dans les habitats ouverts et fermés.

On remarque que les densités de graines extraites étaient très variables entre les habitats et entre les sites. On observait une aussi grande variabilité intra-site pour les trois parcelles échantillonnées à l'intérieur du site de l'Île Bylot. Le nombre d'espèces identifiées dans le réservoir de graines était sensiblement le même pour les deux habitats, mais la composition en espèces était différente. *Minuartia* sp. représentait 55% de toutes les graines identifiées dans le réservoir des habitats ouverts, tandis que dans les habitats fermés, *Luzula* sp. et *Juncus* sp. représentaient environ 40%. Les familles les plus fréquemment identifiées dans les réservoirs de graines totaux étaient des espèces à stratégie rudérale comme les *Caryophyllaceae*, les *Saxifragaceae*, les *Papaveraceae*, les *Juncaceae*, les *Brassicaceae*, les *Cyperaceae* et les *Polygonaceae*. Ces familles étaient également parmi celles qui contribuaient le plus au réservoir de graines par la quantité de graines trouvées dans les échantillons de sol.

La composition végétale des communautés échantillonnées à travers l'Archipel Arctique canadien semblait influencée par la position géographique des sites. À une échelle locale (site de l'Île Bylot), la composition en espèces des communautés végétales était propre à chacun des habitats. Cependant, à une échelle continentale, la composition

végétale des sites rapprochés, indépendamment du type d'habitats, montrait une plus grande similarité que des habitats semblables entre eux. La composition du réservoir de graines des sites échantillonnés à travers l'Archipel Arctique canadien semblait influencée en premier lieu par le type d'habitat. L'analyse canonique segmentée de la composition des réservoirs de graines totaux montrait les différentes parcelles à l'étude qui se regroupaient en fonction des habitats comparables, même si elles étaient séparées par plusieurs milliers de kilomètres. La composition du réservoir était donc très spécifique aux habitats. On retrouvait dans la majorité des parcelles échantillonnées des espèces à stratégie rudérale comme *Cerastium* sp., *Minuartia* sp., *Papaver* sp. et *Saxifraga oppositifolia* dans des habitats ouverts et dans les habitats fermés *Draba* sp., *Luzula* sp. et *Papaver* sp.

On a trouvé une corrélation positive entre la taille du réservoir de graines et sa richesse spécifique. L'instabilité du sol de certains habitats ouverts favorisait la survie d'une grande diversité d'espèces à stratégie rudérale qui contribuaient ainsi à accroître la taille du réservoir.

## CHAPITRE II

# COMPOSITION DES RESERVOIRS DE GRAINES GERMES ET TOTAUX DE DEUX COMMUNAUTES VEGETALES, A L'ILE BYLOT, NUNAVUT, CANADA.

Dumas, M<sup>1</sup> et E. Lévesque<sup>2</sup>

Manuscrit en préparation pour  
la revue *Journal canadien de botanique*

<sup>1</sup>Mathieu Dumas

<sup>2</sup>Esther Lévesque

Département de chimie-biologique,

Université du Québec à Trois-Rivières,

C.P. 500, Trois-Rivières, Québec, Canada, G9A 5H7.

E-mail:dumas\_m@hotmail.com

Esther\_Levesque@uqtr.ca

## 2.1 Résumé

Le réservoir de graines de deux communautés végétales de l'Île Bylot au Nunavut a été évalué selon deux méthodes différentes (émergence et extraction). Les habitats ouverts dominés par *Salix arctica*, *Dryas integrifolia* et *Saxifraga oppositifolia* possédaient un couvert de plantes vasculaires inférieur à celui des habitats fermés qui étaient dominés par *Cassiope tetragona*, *Salix arctica* et *Luzula nivalis* (25% vs 36% respectivement). Pour chacun des types d'habitat, trois parcelles ont été sélectionnées de façon aléatoire. Pour l'analyse du réservoir par émergence, 10 échantillons de sol (10 X 10 cm) ont été récoltés en 2 strates (A=0 à 1 cm et B=1 à 5 cm), tandis que pour l'analyse par extraction, 5 échantillons (strate A seulement) ont été récoltés. L'analyse du réservoir de graines par émergence a montré une plus forte densité de graines/m<sup>2</sup> dans la strate de sol supérieure pour les habitats ouverts. La richesse spécifique était également plus grande à la surface, particulièrement dans les habitats ouverts. Les plantules émergeant des habitats ouverts étaient dominées par *Papaver radicum*, *Minuartia Rossii / rubella* et *Draba* sp., tandis que dans les habitats fermés on retrouvait *Luzula confusa / nivalis*, *Saxifraga cernua* et *Papaver radicum*. La densité du réservoir de graines évaluée par extraction n'était pas significativement différente de celle obtenue par émergence. La méthode par extraction a cependant permis d'identifier un plus grand nombre d'espèces dans les habitats ouverts. Les espèces qui dominaient le réservoir de graines des habitats ouverts et fermés analysés par extraction étaient les mêmes que pour la méthode d'émergence, sauf pour *Saxifraga oppositifolia* et *Cassiope tetragona* qui n'ont pas germé dans les conditions expérimentales données. Les espèces qui étaient les plus abondantes et les plus fréquentes dans les réservoirs de graines étaient pour la plupart des espèces pérennes de courte vie à stratégie rudérale. Ces espèces représentaient généralement une faible proportion de la végétation établie. Finalement, le potentiel de germination de *Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia* était supérieur dans les habitats ouverts.

*Mots clés* : Haut-Arctique, réservoir de graines, émergence, extraction, stratégie de reproduction, perturbation, stress, régénération, communauté végétale.

## 2.2 Introduction

Les communautés végétales des écosystèmes terrestres se composent non seulement des plantes en croissance active, mais également de réserves de graines viables qui sont incorporées au sol et à la litière (Roberts 1981). Ces propagules (graines et bulbilles) sont la principale source pour le recrutement des nouveaux individus et le maintien des communautés établies. Les graines produites annuellement par les plantes du site ainsi que celles disséminées par le vent et les animaux sont incorporées au réservoir de graines. Les graines qui en sortent peuvent être le résultat d'une germination, d'une prédation, d'une décomposition, de la dissémination secondaire ou de la perte de viabilité de l'embryon (Simpson et al. 1989).

Dans le passé, on croyait que la reproduction végétative dominait dans les milieux nordiques (Billings et Mooney 1968; Bliss 1971; Billings 1974; Bell et Bliss 1980), mais de nos jours, on reconnaît l'importance de la reproduction sexuée jusque dans certaines communautés du Haut-Arctique (Freedman et al. 1982; Lévesque et Svoboda 1995). La production de graines, qui peut être importante dans certains habitats de l'Arctique (McGraw 1980; Roach 1983), assure une dissémination spatiale et temporelle des individus (Templeton et Levin 1979) en plus de maintenir une diversité génétique au sein des populations (Baskin et Baskin 1978). Cependant, dans les habitats extrêmes comme les déserts polaires, la production de graines peut être limitée aux bonnes saisons de croissance (Lévesque et al. 1997).

Au cours du dernier siècle, plusieurs auteurs ont regroupé les végétaux selon leur stratégie reproductive (Grime 1979; During et al. 1985; Ellner 1987). L'investissement différentiel à la croissance et à la reproduction a conduit à l'élaboration de différentes classifications. Grime (1979) suggère une classification où la réponse des plantes adultes face aux gradients de stress et de perturbations correspond aux stratégies rudérales, tolérantes aux stress et compétitrices. Les stress sont des facteurs qui limitent la croissance des végétaux (températures extrêmes, absence ou surabondance de

nutriments, d'eau, de lumière, etc.), tandis que les perturbations engendrent une destruction partielle ou totale des végétaux. On caractérise les perturbations selon leur fréquence et leur intensité (Grime 1977).

Dans l'Arctique, la stratégie des espèces rudérales, qui repose principalement sur la reproduction sexuée, est importante pour les espèces herbacées de courte vie qui colonisent les sites fréquemment perturbés (Freedman et al. 1982). Les espèces tolérantes aux stress persistent très longtemps dans la communauté grâce à des adaptations (forme de croissance prostrée ou en coussin, feuilles sempervirentes et reproduction végétative) qui leur permettent de survivre à de forts stress (Billings et Mooney 1968). On retrouve également des espèces à stratégie compétitrice qui investissent beaucoup d'énergie à la croissance et à la reproduction, mais dont la viabilité des graines est souvent de courte durée (Grime 1979). Selon Grime (1977), la densité des graines dans les réservoirs serait positivement corrélée aux perturbations et négativement corrélée aux stress.

Une étude menée à l'Île d'Ellesmere (79°N) par Freedman et al. (1982) a montré que la densité des réservoirs de graines ainsi que la densité des plantules étaient plus grandes dans les habitats où les perturbations étaient fréquentes. Archibold (1984) a également noté à Rankin Inlet (63°N) que la densité et la richesse spécifique des graines dans les réservoirs étaient plus grandes dans les habitats qui présentaient une végétation clairsemée. En général, les espèces communes dans les réservoirs de graines ont tendance à être des espèces rudérales ou pérennes de courte vie (Bigwood et Inouye 1988).

L'analyse des réservoirs de graines peut se faire par émergence ou par extraction (Brown 1992). La première méthode permet d'identifier les propagules viables qui ont la capacité de germer lorsqu'elles sont soumises à des conditions favorables. D'un autre côté, le tri systématique des échantillons de sol permet, à l'aide d'un binoculaire, de dénombrer l'ensemble des graines viables et non viables qui se retrouvent dans le

réservoir. Certains auteurs ont déjà fait des études comparatives des réservoirs de graines traités par extraction et émergence (Gross 1990; Brown 1992). Dans des communautés alpines de la Laponie suédoise, Molau et Larsson (2000) ont trouvé que le nombre de graines ainsi que le nombre d'espèces étaient plus grands pour les réservoirs de graines analysés par la méthode d'extraction.

Certains auteurs s'attendent à ce que les écosystèmes de l'Arctique soient fortement touchés par le réchauffement terrestre (Henry et Molau 1997; Camill 1999) et par les modifications dans l'utilisation des ressources par l'homme et par les herbivores (Hughes et al. 1994). Ces changements risquent d'affecter grandement la composition des communautés végétales et une meilleure compréhension du rôle des réservoirs de graines des communautés de toundra arctique est importante pour l'étude des processus de régénération dans ces régions. L'étude de ces réservoirs de graines nous permet de mieux comprendre les dynamiques de recrutement qui pourraient entraîner des modifications dans la structure des communautés actuelles.

Le but de cette étude était de quantifier et de comparer la composition du réservoir de graines selon deux méthodes afin d'évaluer le potentiel de régénération des habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot au Nunavut. Le potentiel de reproduction des deux espèces cibles *Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia* a également été comparé en fonction des habitats afin d'évaluer leur contribution respective au réservoir de graines. Les objectifs de cette étude étaient de :

1. décrire la taille et la richesse spécifique du réservoir de graines pour chacune des strates de sol pour les deux habitats échantillonnés,
2. comparer la composition du réservoir de graines germé et total,
3. comparer la composition spécifique du réservoir de graines et de la végétation,
4. évaluer le potentiel de germination pour deux espèces cibles,
5. évaluer l'importance relative des stratégies de reproduction sur la taille et la composition du réservoir de graines.

## 2.3 Méthodologie

### 2.3.1. Site à l'étude

L'étude s'est déroulée au cours de l'été 2000 dans la plaine Sud de l'Île Bylot, Nunavut (73°08'N ; 79°57'W) (FIGURE 2.1). Durant la saison de croissance (mi-juin à la fin août), le soleil est présent en permanence, la température de l'air varie de -2 à +15°C et il y a de faibles précipitations (Hughes et al.1994).

L'échantillonnage s'est fait du 25 juillet au 1<sup>er</sup> août 2000. Deux types d'habitats distincts ont été échantillonnés en trois réplicats (TABLEAU 2.1). On a qualifié les habitats d'ouverts (couvert végétal <50%) ou de fermés (couvert végétal ≈100%) selon l'importance de leur couvert végétal. Les habitats ouverts que l'on retrouvait généralement à plus haute altitude étaient libérés de leur couverture de neige plus rapidement au printemps. Le couvert végétal était dominé par *Salix arctica*, *Dryas integrifolia* et *Saxifraga oppositifolia*. Les habitats fermés étaient caractérisés par un relief vallonné et un important couvert de bryophytes. Le couvert végétal était dominé par *Cassiope tetragona*, *Salix arctica* et *Luzula nivalis*.

### 2.3.2. Couvert végétal

Des sites indépendants appartenants à deux communautés végétales différentes ont été identifiés dans la vallée des oies. Une parcelle de 20 X 20 m a été positionnée de façon aléatoire à l'intérieur de chacun de trois sites sélectionnés dans les habitats ouverts et fermés. Le couvert végétal des espèces présentes dans la parcelle a été déterminé par la technique d'échantillonnage par point en utilisant 10 quadrats de 50 X 50 cm subdivisés en 25 carreaux de 10 X 10 cm (36 points). Le pourcentage de couvert d'une espèce était proportionnel à la fréquence de touchés dans le quadrat divisé par le nombre total de touchés. Seuls les deux touchés effectués à la surface de la canopée et du sol ont été notés. Les espèces qui n'ont pas été notées par les touchés se sont vues attribuées la fréquence de 0,5 si elles étaient présentes dans le quadrat ou 0,05 si elles étaient présentes dans la parcelle. Le nombre d'inflorescences de *Salix arctica* et de *Saxifraga*

*oppositifolia* présents à l'intérieur de chaque quadrat a également été dénombré. L'identification des espèces vasculaires a été faite conformément à la nomenclature de Porsild et Cody (1980).

Pour chacune des parcelles, les variables environnementales suivantes ont été mesurées, latitude (°N), longitude (°O), altitude au-dessus du niveau de la mer (m) à l'aide d'un GPS (Eagle Explorer à une précision de 10 m en latitude, longitude et altitude) de même que l'exposition (N, E, S et O) et l'inclinaison de la pente (°) mesurées à l'aide d'un clinomètre. La profondeur du mollisol (cm) est représentée par la moyenne de trois mesures effectuées aléatoirement à l'intérieur de chacune des parcelles à l'aide d'une tige de métal enfoncée dans le sol.

### **2.3.3. Échantillonnage du réservoir de graines**

L'évaluation de la densité du réservoir de graines par émergence et par extraction a été faite pour chacune des parcelles de 20 X 20 m. Pour la méthode par émergence, un échantillon de sol de 10 X 10 cm subdivisé en deux strates (A=0 à 1 cm et B=1 à 5 cm) a été prélevé à l'intérieur de chacun des quadrats servant à la mesure du couvert végétal. Pour ce qui est de la méthode par extraction, seule la « strate A » a été prélevée dans un quadrat sur deux. Les deux échantillons de sol d'un même quadrat ont été récoltés côte à côte afin de limiter la variabilité due à l'hétérogénéité du substrat. Les échantillons de sol ont été mis dans des sacs de papier et de plastique identifiés, puis conservés au frais durant le mois précédant leur réception au laboratoire de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

### **2.3.4. Réservoir de graines par émergence**

Au laboratoire, les échantillons à germer ont été gardés au réfrigérateur (4°C) pour une période de quatre mois. Par la suite, les échantillons ont été homogénéisés et étalés en une fine couche (0,2 à 0,8 cm) sur un sol stérile d'une épaisseur de 2,5 cm disposé à l'intérieur de plats de 16,5 X 30 X 5 cm. Les plats ont ensuite été placés dans une

chambre de croissance avec les conditions suivantes: 16h de lumière à 25°C et 8h d'obscurité à 20°C. L'apparition de plantules (cotylédons visibles à l'œil nu) a été suivie trois fois par semaine pendant 14 semaines. Les plantules ont été transplantées dans des pots individuels. L'identification des plantules à l'espèce a été faite dès que le stade de croissance le permettait. Étant donné que certaines plantes n'ont pas fleuri au cours des cinq mois de croissance, il a été impossible d'identifier toutes les plantules à l'espèce.

### **2.3.5. Réservoir de graines par extraction**

Les échantillons de sol à trier ayant une forte teneur en matière organique ont été trempés 30 minutes dans une solution de KOH (7%) tandis que les échantillons de sol de nature minérale, ont été trempés dans une solution de HCl (5%) (Wasylikowa 1986). Dans les deux cas, le but de cette manipulation était d'extraire le plus de graines possibles de la matrice de sol. Les échantillons ont ensuite été tamisés à l'eau en utilisant des tamis de 2 mm, 850 µm et 180 µm. Chacune des fractions a été séchée et triée au binoculaire afin de déterminer l'abondance et la diversité spécifique des graines. On a procédé à un sous-échantillonnage des fractions de 180 µm pour accélérer le tri. Les trois sous-échantillons de 180 µm analysés représentaient environ le tiers de la fraction totale. Les collections de références de l'Université du Québec à Trois-Rivières et de l'Université de Montréal ont été utilisées pour faciliter l'identification des graines à l'espèce, au genre ou à la famille.

### **2.3.6. Potentiel de germination**

Deux espèces communes dans les deux types d'habitats (*Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia*) ont été choisies pour quantifier le potentiel de germination des graines produites au cours de la saison de croissance de l'été 2000. Le nombre d'inflorescences produites par mètre carré a été dénombré à l'intérieur de chaque quadrat lors des mesures de couvert végétal. Par la suite, un total de 25 fructifications matures provenant des deux espèces a été échantillonné à l'intérieur de chaque parcelle en positionnant des transects

aléatoires. Les fructifications des individus qui interceptaient le transect ont été prélevées.

Au laboratoire, le nombre de graines par fructification a été compté pour chacune des espèces cibles. Les graines de *Saxifraga oppositifolia* ont été gardées cinq mois au réfrigérateur afin de briser leur dormance, tandis que les graines de *Salix arctica* ont été mises à germer immédiatement. Trois sous-échantillons de 50 à 100 graines ont été placés dans un cabinet de germination avec des conditions de 24 h de lumière à 20°C. Les graines à germer ont été déposées sur une double épaisseur de papier filtre imbibé de 3,8 ml de solution fongicide bénomyl 0,25% dans une boîte de Pétri scellée. Le succès de germination a été suivi à tous les deux jours. On considérait une graine germée lorsque la radicule mesurait plus de 1 mm. Le potentiel de germination a été estimé à partir du nombre de graines produites par mètre carré multiplié par le taux de germination.

### **2.3.7. Analyses statistiques**

La densité ainsi que la richesse spécifique du réservoir de graines ont été comparées en fonction du type d'habitat, de la profondeur d'échantillonnage et de la méthode utilisée (émergence et extraction) par des analyses de variance à deux facteurs (SYSTAT Version 10). Les conditions d'application de cette analyse (normalité des populations, homogénéité des variances et indépendance des échantillons) ont été respectées. Le nombre d'inflorescences produites annuellement par mètre carré, le nombre de graines par fructification, le nombre de graines produites annuellement par mètre carré, le taux de germination (transformation fonction arc sin (Sokal et Rohlf 1981)) ainsi que le potentiel de germination ont été comparés entre les habitats fermés et ouverts pour *Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia* à l'aide d'un test de T ou d'un test de Wilcoxon-Mann-Whitney (non-paramétrique) (Scherrer 1984).

## 2.4 Résultats

### 2.4.1. Végétation

Le couvert végétal moyen des habitats ouverts était de  $44 \pm 13\%$  et les espèces vasculaires dominantes étaient *Salix arctica* (6,4%), *Dryas integrifolia* (2,2%) et *Saxifraga oppositifolia* (2,2%) (TABLEAU 2.2). Le sol à nu représentait  $36 \pm 7\%$  du couvert total et le mollisol avait une profondeur de  $62 \pm 6$  cm. D'autre part, les habitats fermés avaient un couvert végétal moyen deux fois plus élevé ( $92 \pm 2\%$ ) et les espèces vasculaires dominantes étaient *Cassiope tetragona* (15,3%), *Salix arctica* (6,4%) et *Luzula nivalis* (3,6%). Dans ces milieux mésiques où les bryophytes dominaient la végétation avec  $41,5 \pm 2\%$  de couvert, le sol à nu ne représentait que  $1,5 \pm 1\%$  du couvert total. Le couvert végétal était plus important dans les habitats fermés ( $p=0,021$ ). La profondeur du mollisol n'était que de  $32 \pm 3$  cm, puisque la présence des bryophytes augmentait la rétention de l'eau et isolait le sol.

### 2.4.2. Réservoir de graines par émergence

Puisque les échantillons de sol de la strate « B » (1-5 cm) avaient un volume quatre fois plus grand que ceux de la strate « A » (0-1 cm), la densité de graines mesurée dans la strate « B » a été divisée par quatre afin d'obtenir une densité volumique de graines comparable entre les deux strates. Dans les deux types d'habitats, on trouvait une plus grande densité de graines dans la strate « A » ( $p=0,005$ ), mais on n'observait aucune différence de densité entre les habitats ( $p>0,05$ ) (FIGURE 2.2a). La richesse spécifique était plus grande dans la strate « A » ( $p=0,008$ ), particulièrement pour les habitats ouverts (FIGURE 2.2b). La richesse spécifique ne variait pas de façon significative entre les habitats ( $p>0,05$ ).

En milieu ouvert, les espèces qui étaient communes aux strates « A » et « B » et qui dominaient le réservoir de graines en proportion avec le nombre de graines totales étaient respectivement *Papaver radicum* (strate A=17% et B=48%), *Draba* sp. (15% et 8%), *Saxifraga hieracifolia* / *nivalis* (12% et 4%) et *Minuartia Rossii* / *rubella* (11% et

16%) (TABLEAU 2.3). Dans cet habitat, *Papaver radicum* dominait les deux strates du réservoir de graines. La composition en espèces des strates « A » et « B » était très semblable, sauf que cinq espèces se retrouvaient uniquement à la surface. Ces espèces étaient *Saxifraga cernua* (6%), *Saxifraga caespitosa / tricuspidata* (5%), *Erigeron eriocephalus* (3%), *Stellaria longipes* (3%), et *Luzula confusa / nivalis* (2%).

En milieu fermé, les strates « A » et « B » du réservoir de graines étaient largement dominées par *Luzula confusa / nivalis* (71% et 36%), une espèce qui ne représentait que 2% du réservoir dans les habitats ouverts. Les autres espèces communes aux strates « A » et « B » des habitats fermés, et qui dominaient le réservoir de graines par la proportion qu'elles occupaient dans le réservoir, étaient respectivement *Saxifraga cernua* (11% et 25%) et *Papaver radicum* (2% et 25%). La proportion de bulbilles de *Saxifraga cernua* était plus grande dans le réservoir de graines des habitats fermés pour les strates « A » (11%) et « B » (25%) que pour les strates des habitats ouverts (6% et 0%) respectivement.

#### 2.4.3. Réservoir total et germé

Il n'y avait pas de différence significative de densité entre le réservoir de graines total (obtenu par extraction) et le réservoir de graines germé (obtenu par émergence) ( $p > 0,05$ ) (FIGURE 2.3a). Tout comme pour la densité estimée par émergence, la méthode par extraction n'a pas permis de trouver de différences entre les habitats ouverts et fermés ( $p > 0,05$ ). La densité était beaucoup plus variable dans les habitats ouverts que dans les habitats fermés. Cependant, la méthode par extraction a permis de trouver un plus grand nombre d'espèces dans les habitats ouverts ( $p = 0,003$ ) (FIGURE 2.3b). La richesse spécifique évaluée par émergence et par extraction n'était pas différente ( $p = 0,079$ ).

Dans les habitats ouverts, l'utilisation de la méthode par extraction a permis d'identifier cinq taxa de plus que la méthode par émergence : *Melandrium apetalum*, *Astragalus alpinus / Oxytropis Maydelliana*, *Potentilla hyparctica*, *Saxifraga*

*oppositifolia* et *Pedicularis arctica / lanata*. Dans les habitats fermés, on a également pu identifier cinq taxa supplémentaires. On retrouvait *Draba* sp., *Cassiope tetragona*, *Oxyria digyna*, *Potentilla hyparctica* et *Saxifraga oppositifolia*. Il est intéressant de noter qu'une grande quantité de graines de *S. oppositifolia* a été identifiée par extraction dans les deux habitats, mais qu'aucune n'a émergée des échantillons. À l'inverse, des graines de *Stellaria longipes* et *Saxifraga cernua* ont seulement pu être identifiées dans les habitats fermés par la méthode d'émergence.

#### 2.4.4. Végétation comparée au réservoir de graines

La communauté végétale des habitats ouverts se composait de 33 espèces dominées par *Salix arctica*, *Dryas integrifolia*, *Saxifraga oppositifolia* et *Festuca* cf *brachyphylla* (FIGURE 2.4a). La strate « A » du réservoir de graines traité par émergence comptait 14 espèces dont les plus abondantes étaient *Papaver radicum*, *Draba* sp., *Saxifraga hieracifolia / nivalis* et *Minuartia Rossii / rubella*, tandis que la méthode par extraction permettait d'identifier 15 espèces où *Minuartia Rossii / rubella*, *Saxifraga oppositifolia*, *Draba* sp. et *Cerastium alpinum* dominaient. La totalité des espèces présentes dans le réservoir de graines traités par émergence et par extraction était représentée dans la végétation. Les espèces qui dominaient la végétation et le réservoir de graines des habitats ouverts étaient différentes.

Dans les habitats fermés, la végétation comptait 30 espèces dont les dominantes étaient *Cassiope tetragona*, *Salix arctica*, *Luzula nivalis* et *Luzula confusa* (FIGURE 2.4b). Le réservoir de graines traité par émergence (strate « A ») ne comptait que 8 espèces où dominaient *Luzula confusa / nivalis*, *Saxifraga cernua*, *Stellaria longipes* et *Cerastium alpinum*. Le réservoir de graines analysé par extraction contenait 11 espèces et il était dominé par *Luzula confusa / nivalis*, *Papaver radicum*, *Cassiope tetragona* et *Saxifraga hieracifolia / nivalis* (FIGURE 2.4b). La totalité des espèces présentes dans le réservoir de graines traité par émergence était également présente dans la végétation, tandis qu'une seule espèce (*Minuartia Rossii / rubella*) identifiée par la méthode d'extraction était absente de la végétation. La forte abondance de *Luzula confusa /*

*nivalis* dans le réservoir a permis de noter une plus forte ressemblance entre les espèces qui dominent la végétation et celles qui dominaient le réservoir de graines. Aucune graine de *Salix arctica* et de *Dryas integrifolia* n'a été identifiée dans le réservoir de graines traité selon les deux méthodes même si ces deux espèces dominaient la végétation.

#### 2.4.5. Production de graines et potentiel de germination

En milieu ouvert, *Salix arctica* produisait en moyenne  $16 \pm 11$  inflorescences/m<sup>2</sup> annuellement (FIGURE 2.5a). Le nombre de graines moyen par fructification était de  $441 \pm 20$  (FIGURE 2.5b). À l'été 2000, cette espèce pouvait libérer  $6\,700 \pm 4\,367$  graines/m<sup>2</sup>/an (FIGURE 2.5c). Le taux de germination mesuré en milieu ouvert était de  $17 \pm 12\%$  (FIGURE 2.5d). En milieu fermé, *S. arctica* produisait  $5 \pm 1$  inflorescences/m<sup>2</sup>/an dont chacune contenait en moyenne  $284 \pm 58$  graines, ce qui devrait permettre à cette espèce de disséminer annuellement environ  $1\,276 \pm 740$  graines/m<sup>2</sup>. De plus, de toutes les graines testées provenant des habitats fermés seulement  $0,4 \pm 0,2\%$  ont germé. Dans les habitats ouverts, *S. arctica* produisait donc plus de graines par fructification ( $p=0,050$ ). Le taux de germination des graines prélevées dans les habitats ouverts était également plus élevé ( $p=0,050$ ).

Dans les habitats ouverts, *Saxifraga oppositifolia* produisait  $38 \pm 24$  inflorescences/m<sup>2</sup>/an (FIGURE 2.5a). On a dénombré en moyenne  $46 \pm 5$  graines par fructification (FIGURE 2.5b) ce qui implique la production de  $1\,510 \pm 829$  graines/m<sup>2</sup> annuellement (FIGURE 2.5c). De ce nombre,  $23 \pm 6\%$  des graines ont germé (FIGURE 2.5d). Dans les habitats fermés, elles produisaient seulement  $0,5 \pm 0,5$  inflorescence/m<sup>2</sup>/an dont chacune produisait une moyenne de  $47 \pm 1$  graines. La production de graines de *S. oppositifolia* à l'été 2000 était donc de  $26 \pm 26$  graines/m<sup>2</sup> et le taux de germination était de  $9 \pm 2\%$ . Dans les habitats ouverts, *S. oppositifolia* produisait plus d'inflorescences/m<sup>2</sup> ( $p=0,046$ ), ce qui lui permet de produire une plus grande quantité de graines/m<sup>2</sup> ( $p=0,046$ ).

Si l'on estime le potentiel de germination en multipliant le nombre de graines produites par mètre carré par le taux de germination obtenu en laboratoire, on obtient pour *S. arctica*  $327 \pm 46$  graines/m<sup>2</sup>/an en milieu ouvert et seulement  $8 \pm 5$  graines/m<sup>2</sup>/an en milieu fermé (FIGURE 2.5e). Pour *S. oppositifolia*, le potentiel de germination serait de  $426 \pm 319$  graines/m<sup>2</sup>/an dans les habitats ouverts et seulement de  $3 \pm 3$  graines/m<sup>2</sup>/an dans les habitats fermés. Le potentiel de germination de *Salix arctica* et de *Saxifraga oppositifolia* était donc nettement supérieur dans les habitats ouverts ( $p=0,002$  et  $p=0,046$  respectivement).

## 2.5 Discussion

Dans le réservoir de graines traité par émergence, on a trouvé une densité et une richesse spécifique de graines plus élevées à la surface pour des volumes de sol comparables. Dans différents écosystèmes, plusieurs auteurs ont trouvé la même relation négative entre la densité de graines viables et la profondeur d'échantillonnage (Kellman 1970; Moore et Wein 1977; Leck 1980; McGraw 1980; Pratt et al. 1984; Kramer et Johnson 1987). Puisque l'accumulation de nouvelles graines dans les réservoirs se fait exclusivement par la surface du sol, les graines retrouvées dans la strate supérieure auront généralement tendance à être plus jeunes que celles extraites en profondeur (Harper 1977). Cependant, les cryoturbations du sol, les fentes de dessiccation, les interstices créées par les bryophytes ainsi que les perturbations animales peuvent permettre à certaines graines récentes de se retrouver enfouies plus profondément dans le sol et vice-versa (van Tooren 1988). Les graines qui ont été retrouvées en forte abondance dans la strate « B » des habitats ouverts avaient tendance à être plus petites. Elles appartenaient généralement aux espèces *Papaver radicum*, *Minuartia Rossii* / *rubella* et *Draba* sp. Bekker et al. (1998) proposaient que les petites graines ayant une forme pratiquement sphérique avaient tendance à migrer plus aisément dans les strates de sol inférieures. Ces graines auraient également une plus forte persistance dans le sol. Par ailleurs, dans les habitats fermés, les plus gros interstices créés par les bryophytes

permettraient à la quasi totalité des graines disséminées de pénétrer en profondeur dans le substrat.

La richesse spécifique du réservoir de graines traité par émergence était plus importante dans la strate supérieure des habitats ouverts. Les habitats qui subissent des perturbations fréquentes seraient plus favorables à l'établissement d'espèces à stratégies rudérales qui investissent beaucoup d'énergie à la production de graines (Freedman et al. 1982). Les ouvertures dans la végétation permettaient à une plus grande diversité d'espèces à stratégie rudérale de coloniser ces micro-sites perturbés. Par exemple, Staniforth et al. (1998) ont noté que la taille et la richesse spécifique des réservoirs de graines d'espèces à stratégie rudérale étaient plus élevées pour les zones côtières perturbées de la Baie d'Hudson que pour les zones semblables non perturbées.

L'émergence des plantules provenant du réservoir de graines des habitats ouverts nous montrait que c'était les mêmes espèces qui dominaient les deux profondeurs, en plus d'être représentées dans des proportions semblables. Les espèces qui dominaient le réservoir de graines étaient pour la plupart des espèces pérennes de courte vie appartenant aux familles des *Papaveraceae*, des *Brassicaceae*, des *Caryophyllaceae* et des *Poaceae*. En général, ces espèces à stratégie rudérale ont tendance à être sur-représentées dans les réservoirs de graines, tandis que les espèces pérennes de longue vie et arbustives sont sous-représentées ou absentes des réservoirs (Chambers 1993).

Dans le Haut-Arctique où les stress environnementaux sont omniprésents, les stratégies tolérantes aux stress et compétitrices ont tendance à se confondre à l'extrémité du court gradient de stress. C'est le cas de *Salix arctica* et de *Dryas integrifolia* qui dominaient la végétation des habitats ouverts grâce à leur forme de croissance et à leur longue persistance dans la communauté. Bien que la dissémination de leurs graines par le vent soit efficace, aucune de ces graines n'a été trouvée dans le réservoir de graines analysé par émergence. Densmore et Zasada (1983) ont noté que plusieurs espèces de

*Salicaceae* produisaient des graines microbiotiques dont la viabilité excédait rarement quelques semaines.

Dans ces habitats, on retrouvait également certaines espèces qui se reproduisent de façon végétative. L'émergence des plantules provenant des bulbilles de *Polygonum viviparum* et *Saxifraga cernua* a surtout été observée dans la strate de sol supérieure. Ces bulbilles, qui sont généralement plus gros, avaient tendance à demeurer à la surface du substrat. Quant aux petites graines que l'on a pu identifier dans la strate « B » des milieux ouverts, elles étaient caractérisées par une grande persistance dans le réservoir (Bekker et al. 1998). Les espèces qui ont émergé de cette strate étaient surtout *Papaver radicum*, *Minuartia Rossii / rubella*, *Draba* sp. et *Festuca cf brachyphylla*. Elles sont de bons exemples d'espèces ayant une stratégie de reproduction de type rudéral.

Dans les habitats fermés, l'émergence des plantules montrait une forte dominance de *Luzula nivalis* dans le réservoir de graines. Cette espèce à stratégie compétitrice se maintenait dans cette végétation fermée par une forte production de graines, un taux de germination élevé et une croissance rapide. C'est également à la surface que l'on retrouvait la plus forte densité de ses graines.

Dans la strate inférieure du sol des habitats fermés, *Luzula nivalis* partageait sa dominance avec *Papaver radicum* et *Saxifraga cernua*, pour lesquelles la densité augmentait avec la profondeur. Pourtant, ces deux espèces étaient très faiblement représentées dans la végétation. Par exemple, un seul individu de *Papaver radicum* et seulement trois individus de *Saxifraga cernua* ont été recensés dans la végétation des trois habitats fermés à l'étude. Dans la strate inférieure, on retrouvait également *Erigeron eriocephalus* et *Minuartia Rossii / rubella* qui étaient absentes de la strate « A » en plus d'être absentes de la végétation. Ces deux taxa sont habituellement communs en milieu graveleux où la végétation est clairsemée (Porsild et Cody, 1980). Ces espèces à stratégie rudérale se maintiendrait dans les communautés fermées sous la forme de graines, attendant dans le sol une perturbation du milieu pour qu'elles puissent

croître et se reproduire à nouveau. La densité de bulbilles de *Saxifraga cernua* était plus importante dans les habitats fermés qui présentaient un substrat plus stable et une plus grande disponibilité en eau par la présence de bryophytes.

L'analyse du réservoir de graines traité par extraction donnait des résultats comparables à ceux obtenus par émergence. En milieu ouvert, la densité de graines tendait à être plus élevée par extraction, mais on n'observait pas de différence à cause de la trop grande variabilité. Par contre, cette méthode a permis d'identifier un plus grand nombre d'espèces dans les habitats ouverts, car elle rendait possible l'identification de certaines espèces dont les graines dormantes ou non viables ne pouvaient germer. Toutes les graines qui sont dans un état de dormance requièrent un stimulus environnemental pour briser la dormance, comme une stratification au froid, une scarification, un traitement à la chaleur, des fluctuations de température ou une exposition à la lumière (Baskin et Baskin 1989). C'est peut être le cas pour les graines de *Pedicularis arctica / lanata*, *Saxifraga oppositifolia*, *Potentilla hyparctica*, *Melandrium apetalum* et *Astragalus alpinus / Oxytropis Maydelliana* qui ont seulement pu être identifiées par extraction.

On s'attendait également à trouver des graines non viables de *Salix arctica* et *Dryas integrifolia*, mais aucune graine de ces deux espèces n'a pu être identifiée. Par contre, nous avons pu extraire et identifier des graines de *Cassiope tetragona*, une autre espèce tolérante aux stress qui abonde dans la végétation des habitats fermés de l'Île Bylot.

Les espèces qui dominaient la végétation étaient en général faiblement représentées dans le réservoir de graines traité par émergence et par extraction. Selon la classification de Grime (1979), ces espèces dites tolérantes aux stress vont généralement survivre plusieurs années dans la communauté et vont avoir tendance à investir plus d'énergie à la croissance pour optimiser l'exploitation des ressources plutôt que d'investir dans la reproduction sexuée.

La totalité des espèces présentes dans le réservoir de graines traité par émergence et par extraction (strate « A ») était représentée dans la végétation, à l'exception de *Minuartia Rossii / rubella* qui était seulement présente dans le réservoir de graines des habitats fermés traités par extraction. Diemer et Prock (1993) et Lévesque et Svoboda (1995) ont respectivement observé, dans des milieux alpins d'Europe et dans des déserts polaires de l'Île d'Ellesmere, que les taxa du réservoir de graines étaient généralement présents dans la végétation du site ou à proximité.

La production annuelle de graines sur les sites à l'étude peut grandement affecter la taille et la composition des réservoirs de graines. Dans l'Arctique, la courte et froide saison de croissance gêne toutes les phases de la reproduction sexuée, tels la production de fleurs, le développement des graines, la germination et l'établissement des plantules (Bell et Bliss 1980). Selon Billings et Bliss (1959) ainsi que Kudo (1991), le couvert de neige serait le principal facteur contrôlant la durée de la saison de croissance et le cycle de vie des plantes.

Dans les habitats ouverts qui étaient libérés de la neige plus hâtivement au printemps, *Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia*, les deux espèces à l'étude, obtenaient un meilleur potentiel de germination. Une diminution de la compétition pour les ressources créée par des ouvertures dans la végétation, combinée à une saison de croissance prolongée permettraient à *Salix arctica* d'investir plus d'énergie à la production de graines viables. À l'opposé, la production de graines viables restait constante indépendamment de l'environnement extérieur pour *Saxifraga oppositifolia*. Son potentiel de germination était principalement influencé par le nombre d'inflorescences qu'il pouvait produire par unité de surface. Puisqu'il occupait une plus forte proportion du couvert végétal dans les habitats ouverts, c'est dans cet habitat que *S. oppositifolia* (une espèce pérenne à stratégie rudéral) produisait le plus de graines/m<sup>2</sup>/an.

On a vu qu'aucune graine de *Salix arctica* n'a été identifiée dans les réservoirs de graines analysés par émergence et par extraction. Pourtant, cette espèce produisait annuellement plusieurs milliers de graines par mètre carré. La faible longévité associée aux graines des *Salicaceae* ou une germination hâtive (Densmore et Zasada 1983) associées à une dégradation rapide du tégument par les micro-organismes du sol (Crist et Friese 1993) pourraient expliquer leur absence du réservoir de graines traité par émergence et par extraction. Dans le cas de *Saxifraga oppositifolia*, seule l'analyse du réservoir de graines par extraction a permis de trouver une densité de graines par mètre carré comparable à la quantité de graines produites annuellement. Plusieurs autres études sur les réservoirs de graines ayant fait subir un traitement de gel plus ou moins prolongé ont obtenu une bonne germination de cette espèce (Freedman et al. 1982; Lévesque et Svoboda 1995). Étant donné que les échantillons ont été conservés à 4°C, il est possible qu'aucune graine de *Saxifraga oppositifolia* n'ait germé, puisque la dormance n'a pu être levée. Cependant, les graines de l'année ayant servies à mesurer le potentiel de germination ont également été conservées à 4°C pour la même période de temps et les taux de germination étaient respectivement de 23 et 9% dans les habitats ouverts et fermés. Il pourrait donc y avoir induction d'une dormance des graines de *Saxifraga oppositifolia* suite à une exposition à des conditions particulières.

Dans un avenir plus ou moins rapproché, les communautés végétales de l'Arctique pourraient être altérées par la présence de conditions environnementales particulières. Un réchauffement climatique pourrait avoir différents effets sur la composition des communautés végétales. On pourrait observer une augmentation des stress engendrée par une saison de croissance écourtée due à une couverture de neige plus épaisse ou encore une compétition plus intense pour les ressources. On pourrait également noter une augmentation de la fréquence et de l'intensité des perturbations causée par l'activité de gel et dégel du sol ou par des modifications dans l'utilisation des ressources par l'homme et les herbivores. Dans le premier des cas, les espèces tolérantes aux stress que l'on retrouve déjà en abondance dans la végétation des habitats fermés seraient favorisées, tandis que dans l'autre cas, ce serait les espèces de type rudéral qui

composent la presque totalité des réservoirs de graines qui coloniseraient les nouvelles ouvertures.

Les stratégies de reproduction associées à chacune des espèces aident à expliquer leur présence sur des sites qui sont soumis à des conditions biotiques et abiotiques particulières. Dans les régions du Haut-Arctique où la longueur du gradient de stress est très court, il est difficile de départager les espèces en groupes distincts. L'étude de la végétation et du réservoir de graines permet de mieux cerner le rôle de chacune des espèces dans la communauté en fonction de leur investissement différentiel à la croissance et à la reproduction. Les espèces qui dominent les réservoirs de graines ont généralement une stratégie de reproduction de type rudéral ou compétitif, tandis que les espèces qui dominent la végétation ont une stratégie tolérante aux stress ou compétitrice.

## **2.6 Remerciements**

Les auteurs tiennent à remercier pour l'analyse au laboratoire, Geneviève Ricard, Claudia St-Arnaud et Philippe Eid, ainsi qu'Alayn Larouche pour son expertise lors de l'identification des graines. Le soutien financier et logistique des organismes suivants a rendu possible la réalisation de ce projet de recherche; Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR), Conseil national de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG), Fonds formation chercheurs & aide recherche (FCAR), Affaires indiennes et du Nord (PFSN), Ressources naturelles Canada (ÉPCP), Environnement Canada et le Centre d'études nordiques (CEN).

TABLEAU 2.1

**Variables environnementales associées aux parcelles échantillonnées à l'été 2000 à l'Île Bylot au Nunavut. La latitude, la longitude et l'altitude au-dessus du niveau de la mer ont été mesurées à l'aide d'un GPS à une précision de  $\pm 10$  m en latitude, longitude et altitude.**

Parcelles	Latitude (°N)	Longitude (°O)	Altitude (m)	Pente (°)	Exposition de la pente (N,E,S,O)	Profondeur du mollisol (cm)
Ouvert 20	73°08'24"	79°54'52"	343	6	E	53.3
Ouvert 21	73°08'46"	79°55'08"	298	4	N-E	58.3
Ouvert 22	73°08'58"	79°53'37"	295	11	N-O	74.0
Fermé 20	73°08'49"	79°59'08"	80	14	N	28.3
Fermé 21	73°09'04"	79°55'22"	128	8	N	29.3
Fermé 22	73°09'03"	79°54'45"	163	16	N	37.0

**TABLEAU 2.2**  
**Proportion du couvert végétal (%  $\pm$ erreur type) occupée par chaque espèce dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot au Nunavut en 2000 (n=3 par habitat). Nomenclature selon Porsild et Cody (1980).**

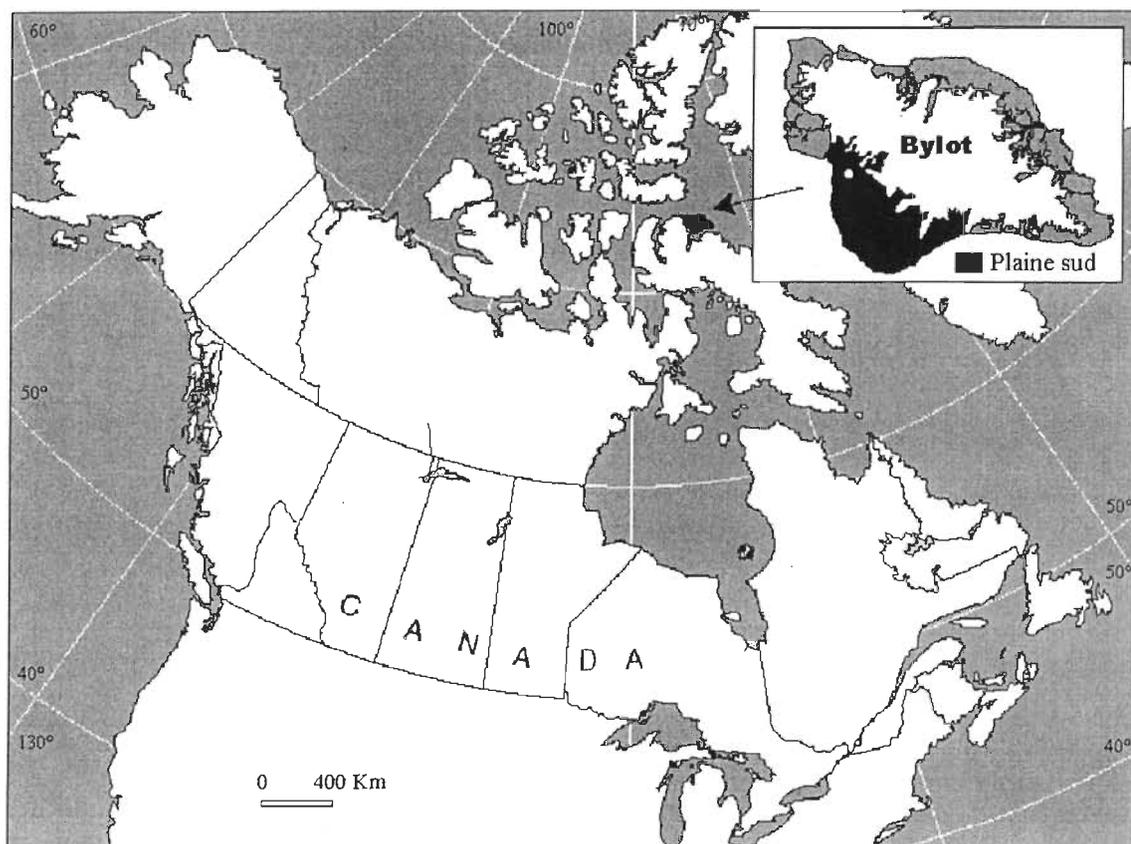
Familles	Espèces	Couvert végétal			
		Habitats ouverts		Habitats fermés	
Asteraceae	<i>Erigeron eriocephalus</i> J.Vahl	0.28	(0.28)	-	-
	<i>Taraxacum hyparcticum</i> Dahlst.	0.40	(0.40)	-	-
Brassicaceae	<i>Cardamine bellidifolia</i> L.	-	-	0.49	(0.08)
	<i>Draba cinerea</i> Adams	0.12	(0.12)	-	-
	<i>Draba corymbosa</i> R. Br.	0.22	(0.09)	0.38	(0.13)
	<i>Draba glabella</i> Pursh	0.03	(0.03)	-	-
	<i>Draba lactea</i> Adams	0.22	(0.11)	0.09	(0.002)
	<i>Draba subcapitata</i> Simm.	0.49	(0.14)	0.02	(0.02)
	<i>Erysimum Pallasii</i> (Pursh) Fern.	0.29	(0.29)	-	-
	<i>Eutrema Edwardsii</i> R. Br.	-	-	0.15	(0.15)
Caryophyllaceae	<i>Cerastium alpinum</i> L.	1.03	(0.30)	0.11	(0.04)
	<i>Melandrium apetalum</i> (L.) Fenzl.	0.11	(0.09)	-	-
	<i>Minuartia Rossii</i> (R. Br.) / <i>rubella</i> (Wahlenb.) Hiern.	0.55	(0.27)	-	-
	<i>Stellaria longipes</i> Goldis s. lat.	0.54	(0.29)	1.00	(0.13)
Cyperaceae	<i>Eriophorum triste</i> (Th. Fr.) Hadac & Löve	-	-	0.37	(0.37)
Ericaceae	<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	-	-	15.34	(2.12)
Fabaceae	<i>Astragalus alpinus</i> L.	1.10	(0.53)	-	-
	<i>Oxytropis Maydelliana</i> Trautv.	0.78	(0.73)	0.02	(0.02)
Juncaceae	<i>Luzula confusa</i> Lindebl.	0.17	(0.12)	2.84	(0.31)
	<i>Luzula nivalis</i> (Laest.) Beurl.	0.60	(0.38)	3.58	(1.25)
Papaveraceae	<i>Papaver radicum</i> Rottb.	0.41	(0.19)	0.02	(0.02)
Poaceae	<i>Alopecurus alpinus</i> L.	0.06	(0.03)	0.06	(0.06)
	<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	-	-	2.04	(0.60)
	<i>Festuca brachyphylla</i> Schultes	2.04	(1.10)	-	-
	<i>Hierochloa alpina</i> (Sw.) R. & S.	-	-	0.02	(0.02)
	<i>Poa alpigena</i> (Fr.) Lindm.	1.38	(1.16)	-	-
	<i>Poa arctica</i> R. Br.	-	-	0.03	(0.02)
Polygonaceae	<i>Oxyria digyna</i> L. Hill	0.04	(0.04)	1.20	(0.29)
	<i>Polygonum viviparum</i> L.	1.45	(1.20)	0.40	(0.18)
Ranunculaceae	<i>Ranunculus nivalis</i> L.	0.02	(0.02)	0.03	(0.03)

<i>Rosaceae</i>	<i>Dryas integrifolia</i> M. Vahl	2.24	(1.98)	0.02	(0.02)
	<i>Potentilla hyparctica</i> Malte	0.03	(0.02)	0.07	(0.01)
<i>Salicaceae</i>	<i>Salix arctica</i> Pall.	6.42	(3.55)	6.44	(0.79)
	<i>Salix herbacea</i> L.	-	-	0.53	(0.53)
	<i>Salix reticulata</i> L.	-	-	0.03	(0.03)
<i>Saxifragaceae</i>	<i>Saxifraga caespitosa</i> L.s.lat.	0.02	(0.02)	-	-
	<i>Saxifraga cernua</i> L.	0.52	(0.12)	0.10	(0.04)
	<i>Saxifraga flagellaris</i> Willd.	0.13	(0.09)	-	-
	<i>Saxifraga hieracifolia</i> Waldst. & Kit	-	-	0.03	(0.02)
	<i>Saxifraga nivalis</i> L.	0.31	(0.21)	0.17	(0.07)
	<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	2.17	(0.61)	0.20	(0.10)
	<i>Saxifraga tricuspidata</i> Rottb.	0.19	(0.16)	-	-
<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Pedicularis arctica</i> R. Br. / <i>lanata</i> Cham. & Schlecht.	0.18	(0.18)	0.11	(0.04)
Plantes vasculaires	Couvert total (%)	24.5	(8.75)	35.9	(3.78)
	Richesse spécifique	22.7	(2.65)	21.7	(2.00)
Bryophyte		9.9	(5.40)	41.5	(2.16)
Croûte cryptogamique		5.9	(4.24)	7.5	(1.06)
Lichen		3.5	(1.88)	7.4	(2.03)
Végétation	Couvert végétal total (%)	43.7	(13.09)	92.3	(1.52)
Litière		4.8	(2.05)	3.9	(0.12)
Roche (> 2.5 cm)		16.2	(8.14)	2.5	(1.32)
Sol à nu		35.5	(7.03)	1.5	(0.55)

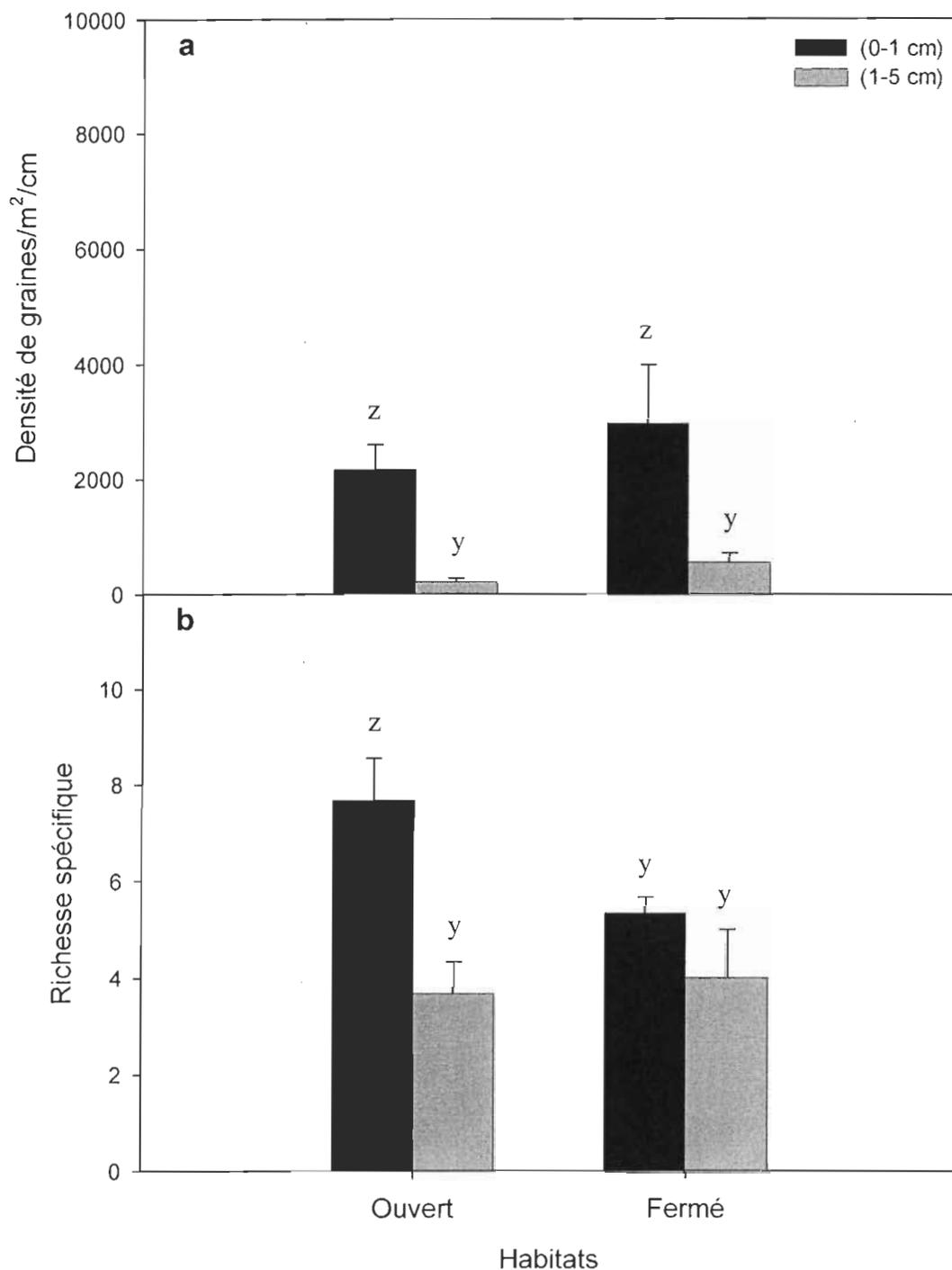
TABLEAU 2.3

Proportion des graines, par espèce, qui ont émergé des réservoirs de graines échantillonnés selon les strates de sol « A » et « B » dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut en 2000 (n=10 par habitat et par strate). L'identification des graines est disponible pour les niveaux taxinomiques d'espèce ou de genre. La strate « A »=0-1 cm et « B »=1-5 cm.

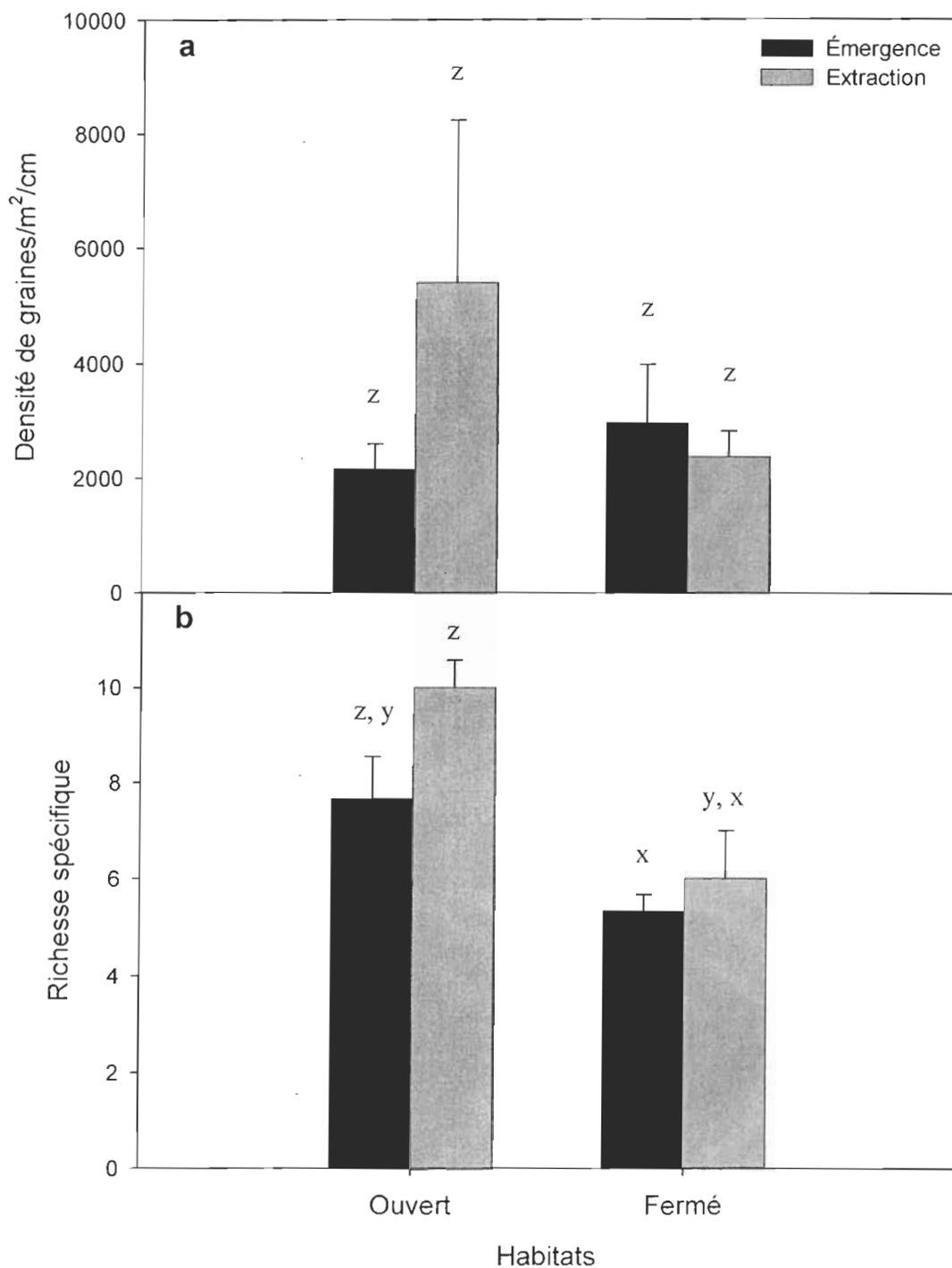
Familles	Espèces	Habitat ouvert			Habitat fermé		
		Total			Total		
		Strate A (%)	Strate B (%)	A et B (%)	Strate A (%)	Strate B (%)	A et B (%)
Asteraceae	<i>Erigeron eriocephalus</i>	3	-	2	-	1	-
	<i>Taraxacum hyparcticum</i>	2	-	1	-	-	-
Brassicaceae	<i>Cardamine bellidifolia</i>	-	-	-	1	-	1
	<i>Draba sp.</i>	15	8	13	-	-	-
Caryophyllaceae	<i>Cerastium alpinum</i>	5	4	5	3	-	2
	<i>Minuartia Rossii / rubella</i>	11	16	12	-	1	-
	<i>Stellaria longipes</i>	3	-	2	7	-	4
Juncaceae	<i>Luzula confusa / nivalis</i>	2	-	1	71	36	56
Papaveraceae	<i>Papaver radicum</i>	17	48	26	2	25	12
Poaceae	<i>Festuca cf brachyphylla</i>	3	8	4	-	-	-
	<i>Poa cf alpina</i>	2	-	1	-	-	-
Polygonaceae	<i>Polygonum viviparum</i>	6	4	5	2	3	2
Saxifragaceae	<i>Saxifraga cernua</i>	6	-	4	11	25	17
	<i>Saxifraga hieracifolia / nivalis</i>	12	4	10	2	4	3
	<i>Saxifraga caespitosa / tricuspidata</i>	5	-	4	-	-	-
Inconnu		9	8	9	-	3	1
Nombre moyen de graines germées / habitat		22	8	30	30	22	52
Densité moyenne de graines / m <sup>2</sup>		2167	833	3000	2967	2232	5199



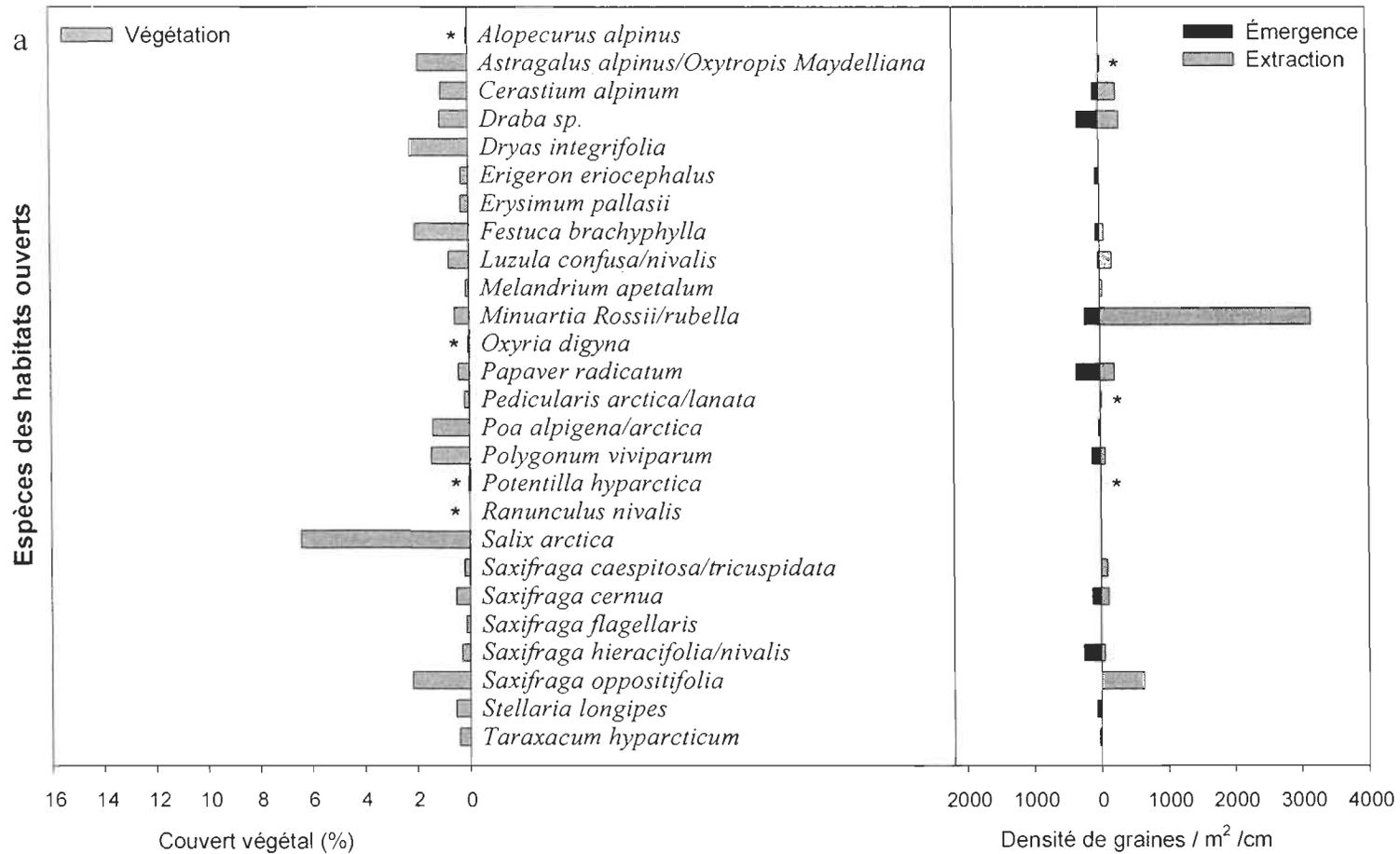
**FIGURE 2.1:** Carte de l'Archipel Arctique canadien situant l'Île Bylot, Nunavut.



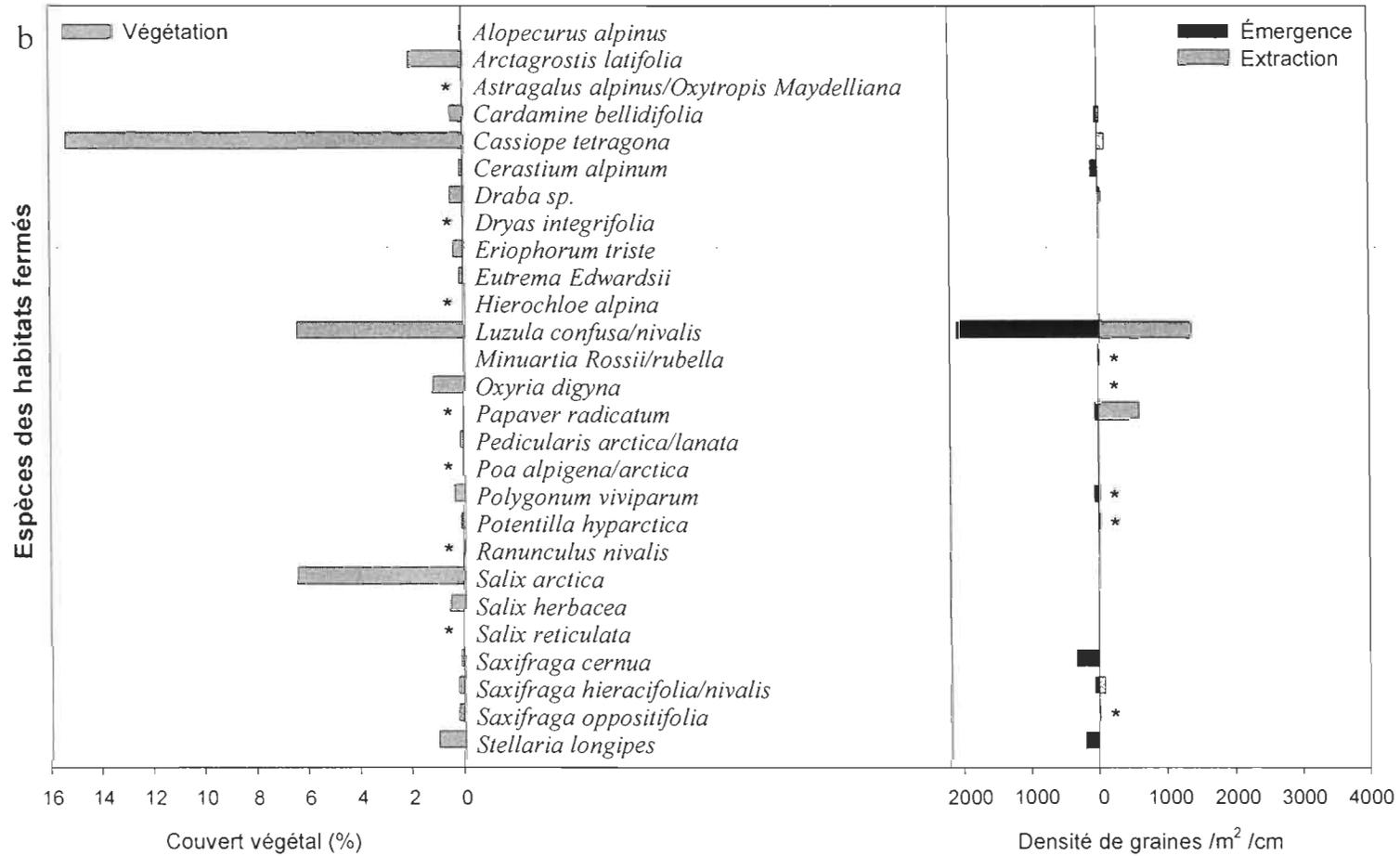
**FIGURE 2.2: Densité (a) et richesse spécifique (b) des réservoirs de graines obtenus par émergence pour les échantillons de la strate « A » (0 à 1 cm) et de la strate « B » (1 à 5 cm) dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut en 2000 (n=3 par habitat et par strate).**

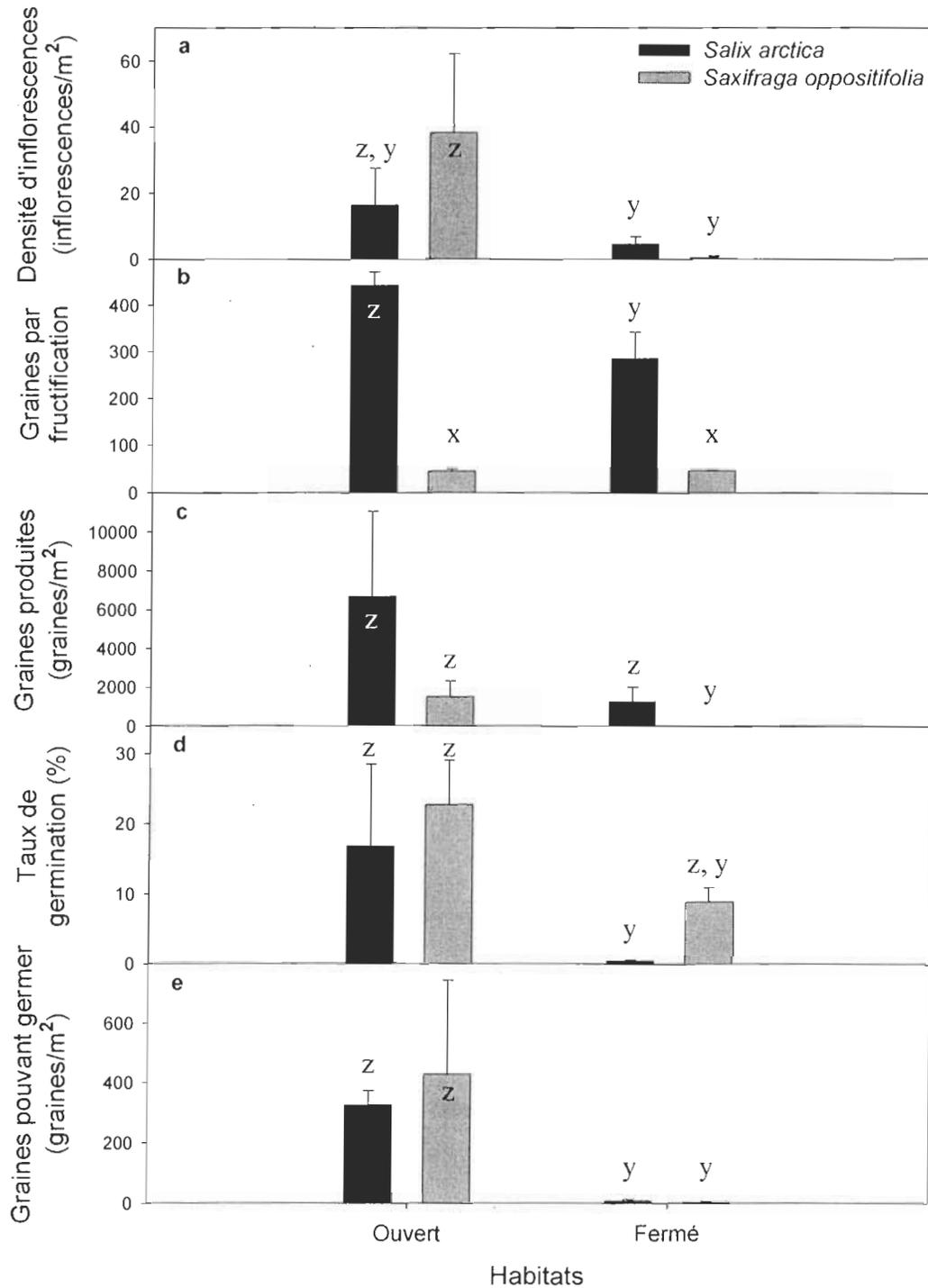


**FIGURE 2.3:** Densité (a) et richesse spécifique (b) des réservoirs de graines obtenus par émergence et extraction dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut en 2000 (émergence n=3; extraction n=3 par habitat). Seule la strate « A » 0-1 cm des réservoirs de graines traités par émergence a été analysée.



**FIGURE 2.4:** Composition de la végétation et des réservoirs de graines traités par émergence et par extraction (graines/m<sup>2</sup>/cm) provenant des habitats ouverts (a) et fermés (b) de l'Île Bylot, Nunavut en 2000. Seule la strate « A » 0-1 cm des réservoirs de graines traités par émergence a été analysée. Les astérisques représentent des valeurs trop petites pour paraître sur la figure.





**FIGURE 2.5:** Densité d'inflorescences (inflorescences/m<sup>2</sup>) (a); nombre de graines par fructification (b); densité de graines produites (graines/m<sup>2</sup>) (c); taux de germination (%) (d); et nombre de graines pouvant germer (graines/m<sup>2</sup>) (e); pour *Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia*, à l'été 2000, dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut (n=3 par habitat et par espèce).

## 2.7 Références

Archibold, O.W. 1984. A comparison of seed reserves in arctic, subarctic and alpine soils. *Canadian Field-Naturalist*, 98: 337-344.

Baskin, J.M., et Baskin, C.C. 1978. The seed bank in a population of an endemic plant species and its ecological significance. *Biological Conservation*, 14: 125-130.

Baskin, J.M., et Baskin, C.C. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. *Dans Ecology of soil seed banks. Édité par M.A. Leck, V.Y. Parker et R.L. Simpson. Academic Press, San Diego, California. pp.53-66.*

Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K., et Willems, J.H. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12: 834-842.

Bell, K.L., et Bliss, L.C. 1980. Plant reproduction in a high arctic environment. *Arctic and Alpine Research*, 12: 1-10.

Bigwood, D.W., et Inouye, D.W. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology*, 69: 497-507.

Billings, W.D., et Bliss, L.C. 1959. An alpine snowbank environment and its effect on vegetation, plant development and productivity. *Ecology*, 40: 388-97.

Billings, W.D. et Mooney, H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological. Reviews*, 43: 481-529.

Billings, W.D. 1974. Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research*, 6: 129-142.

- Bliss, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 405-438.
- Brown, D. 1992. Estimating the composition of a forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Canadian Journal of Botany*, 70: 1603-1612.
- Camill, P. 1999. Patterns of boreal permafrost peatland vegetation across environmental gradients sensitive to climate warming. *Canadian Journal of Botany*, 77: 721-733.
- Chambers, J.C. 1993. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Canadian Journal of Botany*, 71: 471-485.
- Crist, T.O., et Friese, C.F. 1993. The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in a semiarid shrub-steppe. *Ecology*, 74: 2231-2239.
- Densmore, R., et Zasada, J. 1983. Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. *Canadian Journal of Botany*, 61: 3207-3216.
- Diemer, M., et Prock, S. 1993. Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic plant communities. *Arctic and Alpine Research*, 25: 194-200.
- During, H.J., Schenkeveld, A.J., Verkaar, H.J., et Willems, J.H. 1985. Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure. *Dans The population structure of vegetation. Édité par J.E. White. Junk, Dordrecht. pp. 341-370.*

- Ellner, S. 1987. Alternate plant life history strategies and coexistence in randomly varying environments. *Vegetatio*, 69: 199-208.
- Freedman, B., Hill, N., Svoboda, J., et Henry, G. 1982. Seed banks and seedling occurrence in a high Arctic oasis at Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 60: 2112-2118.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies, and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Toronto.
- Gross, K.L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology*, 78: 1079-1093.
- Harper, J.L. 1977 *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Henry, G.H.R., et Molau, U. 1997. Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Biology*, 3 (suppl. 1): 1-9.
- Hughes, R.J., Gauthier, G., et Reed, A. 1994. Summer habitat use and behaviour of Greater Snow Geese *Anser caerulescens*. *Wildfowl*, 45: 49-64.
- Johnson, E.A. 1975. Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories. *Canadian Journal of Botany*, 53: 2933-2941.
- Kellman, M.C. 1970. The viable seed content of some forest soil in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Botany*, 48: 1383-1385.

- Kramer, N.B., et Johnson, F.D. 1987. Mature forest seed banks of three habitat types in central Idaho. *Canadian Journal of Botany*, 65: 1961-1966.
- Kudo, G. 1991. Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic and alpine Research*, 23: 436-443.
- Leck, M.A. 1980. Germination in Barrow, Alaska, tundra soil cores. *Arctic and Alpine Research*, 12: 343-349.
- Lévesque, E., et Svoboda, J. 1995. Germinable seed bank from polar desert stands, Central Ellesmere Island, Canada. *Dans Global change and arctic terrestrial ecosystems. Édité par T.V. Callaghan, U. Molau, M.J. Tyson, J.I. Holten, W.C. Oechel, T. Gilmanov, B. Maxwell, et B. Sveinbjornsson. European Commission, Brussels, Belgium. Ecosystems Research Report, No. 10. pp. 97-107.*
- Lévesque, E., Henry, G.H.R., et Svoboda, J. 1997. Phenological and growth responses of *Papaver radicum* along altitudinal gradients in the Canadian High Arctic. *Global Change Biology*, 3 (suppl. 1): 125-145.
- McGraw, J.B. 1980. Seed bank size and distribution of seeds in cottongrass tussock tundra, Eagle Creek, Alaska. *Canadian Journal of Botany*, 58: 1607-1611.
- Molau, U., et Larsson, E.-L. 2000. Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradient in Swedish Lapland. *Canadian Journal of Botany*, 78: 728-747.
- Moore, J.M., et Wein, R.W. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. *Canadian Journal of Botany*, 55: 2408-2412.

- Porsild, A.E., et Cody, W.J. 1980. Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, Ottawa, Ontario.
- Pratt, D.W., Black, R.A., et Zamora, B.A. 1984. Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Canadian Journal of Botany*, 62: 44-52.
- Roach, D.A. 1983. Buried seed and standing vegetation in two adjacent tundra habitats, northern Alaska. *Oecologia*, 60: 359-364.
- Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1-55.
- Scherrer, B. 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin éditeur, Montréal.
- Simpson, R.L., Leck, M.A., et Parker, V.T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. *Dans Ecology of soil seed banks. Édité par M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson*. Academic Press, San Diego, California. pp. 3-8.
- Sokal, R.R., et Rohlf, F.J. 1981. *Biometry: the principles and practices of statistics in biological research*. 2nd ed. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- Staniforth, R.J., Griller, N., et Lajzerowicz, C. 1998. Soil seed banks from coastal subarctic ecosystems of Bird Cove, Hudson Bay. *Écoscience*, 5: 241-249.
- SYSTAT 10.0 pour Windows, 2000. Logiciel informatique. SPSS science Marketing Department, Chicago.
- Templeton, A.R., et Levin, D.A. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist*, 114: 232-249.

- Thompson, K., et Band S.R. 1997. Survival of a lowland heathland seed bank after a 33-year burial. *Seed science research*, 7: 409-411.
- van Tooren, B.F. 1988. The fate of seeds after dispersal in chalk grassland: the role of the bryophyte layer. *OIKOS*, 53: 41-48.
- Wasylikowa, K. 1986. Analysis of fossil fruits and seeds. *Dans Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. Édité par B.E. Berglund. J. Wiley and Sons Ltd., Chichester. pp. 571-590.*

**ANNEXE A**

**Densité de graines/m<sup>2</sup>, par taxon, des réservoirs de graines traités par extraction et émergence, échantillonnés en 2000 dans les habitats ouverts et fermés de l'Île Bylot, Nunavut, Canada. Les trois parcelles échantillonnées par habitat sont identifiées par 20, 21 et 22 et les deux strates de sol sont représentées par « A »=0-1 cm et « B »=1-5 cm.**

Familles	Taxa	Extraction (graines / m <sup>2</sup> )						Émergence (graines / m <sup>2</sup> )											
		Ouvert			Fermé			Ouvert						Fermé					
		20 A	21 A	22 A	20 A	21 A	22 A	20 A	21 A	22 A	20 B	21 B	22 B	20 A	21 A	22 A	20 B	21 B	22 B
Asteraceae	<i>Erigeron eriocephalus</i> J.Vahl	-	-	-	-	-	-	-	-	200	-	-	-	-	-	-	-	100	-
	<i>Taraxacum hyparcticum</i> Dahlst.	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Brassicaceae	<i>Cardamine bellidifolia</i> L.	-	-	-	40	60	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-
	<i>Draba</i> sp.	163	544	207	56	20	20	200	400	400	-	100	100	-	-	-	-	-	-
Caryophyllaceae	<i>Cerastium alpinum</i> L.	229	320	200	-	-	-	-	100	200	100	-	-	200	-	100	-	-	-
	<i>Melandrium apetalum</i> (L.) Fenzl.	100	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Minuartia Rossii</i> (R. Br.) / <i>rubella</i> (Wahlenb.) Hiern.	8379	1065	-	-	-	57	400	300	-	400	-	-	-	-	-	-	100	-
	<i>Stellaria longipes</i> Goldis s. lat.	-	-	-	-	-	-	-	-	200	-	-	-	-	100	500	-	-	-
Ericaceae	<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	-	-	-	313	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fabaceae	<i>Astragalus alpinus</i> L. / <i>Oxytropis Maydelliana</i> Trautv.	-	-	60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Papaveraceae	<i>Papaver radicum</i> Rottb.	389	-	243	-	82	1654	500	200	400	800	200	200	-	100	100	200	1100	400
Polygonaceae	<i>Oxyria digyna</i> L. Hill	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Polygonum viviparum</i> L.	-	200	-	-	-	40	-	400	-	-	100	-	100	-	100	-	-	200
Rosaceae	<i>Potentilla hyparctica</i> Malte	-	20	-	66	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Saxifragaceae	<i>Saxifraga caespitosa</i> L.s.lat. / <i>tricuspidata</i> Rottb.	153	126	-	-	-	-	100	200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Saxifraga cernua</i> L.	80	220	20	-	-	-	100	100	200	-	-	-	900	100	-	1300	400	-
	<i>Saxifraga hieracifolia</i> Waldst. & Kit. / <i>nivalis</i> L.	140	-	-	127	-	144	-	800	-	-	100	-	100	100	-	-	300	-
	<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	870	276	772	62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Scrophulariaceae	<i>Pedicularis arctica</i> R. Br. / <i>lanata</i> Cham. & Schlecht.	56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Juncaceae	<i>Luzula confusa</i> Lindebl. / <i>nivalis</i> (Laest.) Beurl.	227	234	69	1583	1472	1004	100	-	-	-	-	-	3300	2700	300	600	1300	500
Poaceae	<i>Festuca cf brachyphylla</i> Schultes	-	60	126	-	-	-	-	-	200	-	100	100	-	-	-	-	-	-
	<i>Poa alpigena</i> (Fr.) Lindm. / <i>arctica</i> R. Br.	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	inconnu	206	373	40	-	-	280	-	400	200	100	100	-	-	-	-	-	100	100
Densité de graines / m <sup>2</sup> / parcelle		10992	3438	1758	2247	1634	3218	1400	2900	2200	1400	700	400	4600	3200	1100	2100	3400	1200
Densité moyenne de graines / m <sup>2</sup> / habitat (erreur type)		5396	(2840)		2366	(461)		2167	(433)		833	(296)		2967	(1017)		2233	(639)	
Richesse spécifique / parcelle		11	10	9	7	4	7	6	8	9	3	5	3	5	6	5	3	6	3
Richesse spécifique moyenne / habitat (erreur type)		10.0	(0.6)		6.0	(1.0)		7.7	(0.9)		3.7	(0.7)		5.3	(0.3)		4.0	(1.0)	

## CHAPITRE III

# COMPOSITION DES RESERVOIRS DE GRAINES TOTAUX DE DEUX COMMUNAUTES VEGETALES LE LONG D'UN TRANSECT LONGITUDINAL DE L'ARCTIQUE CANADIEN.

Dumas, Mathieu<sup>1</sup>, Eva-Lena Larsson<sup>2</sup> et Esther Lévesque<sup>1</sup>

Manuscrit en préparation pour  
la revue *Arctic, Alpine and Antarctic Research*

<sup>1</sup>Département de chimie-biologique,  
Université du Québec à Trois-Rivières,  
C.P. 500, Trois-Rivières, Québec, Canada, G9A 5H7  
E-mail: dumas\_m@hotmail.com  
Esther\_Levesque@uqtr.ca

<sup>2</sup>Eva-Lena Larsson  
Botanical Institute  
Göteborg University  
P.O. Box 461  
405 30 Göteborg, Sweden  
E-mail: larsson-danielsson@ebox.tninet.se

### 3.1 Résumé

Cette étude a permis pour la première fois d'évaluer le potentiel de régénération des habitats ouverts et fermés à travers l'Arctique canadien (62-78°N; 66-139°O) selon des méthodes standardisées. L'analyse par extraction des réservoirs de graines a été réalisée grâce, en partie, aux échantillons récoltés lors de l'expédition scientifique Tundra Northwest 1999 (TNW99). Les habitats ouverts (couvert végétal <50%) étaient dominés par *Dryas integrifolia*, *Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia*, tandis que les habitats fermés (couvert végétal ≈100%) étaient dominés par *Cassiope tetragona*, *Salix arctica* et *Arctagrostis latifolia*. Dans chacun des habitats des sept sites à l'étude, cinq échantillons de sol (10 x 10 x 1 cm) ont été récoltés et triés dans le but d'identifier les graines. On n'observait pas de différence de densité pour le réservoir en fonction de l'habitat. Dans les communautés ouvertes, *Minuartia* sp. représentait 55% des graines identifiées, tandis que le genre *Luzula* (23%) dominait dans les milieux fermés. La richesse spécifique moyenne du réservoir de graines ne différait pas entre les habitats, tandis qu'à une échelle locale, les communautés ouvertes de l'Île Bylot possédaient une richesse spécifique plus importante. Les *Caryophyllaceae*, les *Saxifragaceae* et les *Papaveraceae* étaient les familles ayant la plus forte occurrence dans le réservoir de graines ainsi que dans la végétation des habitats ouverts. Pour l'ensemble des habitats fermés, c'étaient les *Juncaceae*, les *Brassicaceae* et les *Cyperaceae* qui étaient les plus fréquentes. La composition du réservoir de graines était similaire d'un bout à l'autre de l'Arctique pour un même habitat, tandis que la composition de la végétation montrait plus de similarité entre les habitats ouverts et fermés d'un même site. On a également noté que la densité du réservoir était positivement corrélée à la richesse du réservoir de graines. Les espèces qui étaient les plus abondantes et les plus fréquentes dans les réservoirs de graines étaient pour la plupart des espèces pérennes de courte vie à stratégie rudérale, typiques des sites perturbés.

*Mots clés* : Arctique canadien, réservoir de graines, extraction, stratégie de reproduction, perturbation, stress, régénération, communauté végétale.

## 3.2 Introduction

On reconnaît aujourd'hui l'importance de la production de graines pour les communautés végétales du Haut-Arctique (*e.g.* McGraw 1980; Freedman et al. 1982; Lévesque et Svoboda 1995). Ces propagules (graines et bulbilles) incorporées au sol et à la litière constituent le réservoir de graines (Roberts 1981). Ces graines proviennent de la production annuelle des plantes du site ainsi que de la dissémination par le vent et les animaux. Les graines qui en sortent peuvent être le résultat d'une germination, d'une prédation, de la décomposition, d'une dissémination secondaire ou d'une perte de viabilité de l'embryon (Simpson et al. 1989).

Plusieurs auteurs ont observé que la taille et la composition des réservoirs de graines pouvaient être très variables. Cette variabilité semble a priori être reliée à la position géographique des sites (Johnson 1975; Thompson 1978; Ebersole 1989). L'emplacement des sites influence la durée de la saison de croissance, la température, le type de substrat ainsi que son degré d'humidité.

Johnson (1975) suggère que la taille des réservoirs de graines diminue le long d'un gradient de stress climatique tel le passage des sites subarctiques aux sites arctiques ou de subalpins à alpins. La latitude et l'altitude seraient les principaux facteurs influençant la composition des réservoirs de graines. Cependant, des études menées en Alaska (65°N) par McGraw (1980), ont montré que, dans plusieurs cas, la taille des réservoirs de graines de la toundra pouvaient être comparable à celle retrouvée dans les forêts tempérées (3 367 graines/m<sup>2</sup>). Freedman et al. (1982) ont également observé que des sites de hautes latitudes dans l'oasis polaire d'Alexandra Fjord sur l'Île d'Ellesmere (79°N) pouvaient avoir des réservoirs de graines dont la taille atteignait 5 916 graines/m<sup>2</sup>.

Selon une étude synthèse réalisée par Thompson (1978), la densité de graines dans les réservoirs serait positivement corrélée aux perturbations et négativement corrélée au

stress. Les stress sont des facteurs qui limitent la croissance des végétaux (températures extrêmes, absence ou surabondance de nutriments, d'eau, de lumière, etc.), tandis que les perturbations engendrent une destruction partielle ou totale des végétaux et on les caractérise selon leur fréquence et leur intensité (Grime 1977).

Les écosystèmes susceptibles aux fréquentes perturbations favorisent la survie des populations de plantes à stratégie rudérale (Grime 1979) qui forment généralement des réservoirs de graines persistants et de grandes tailles. À l'opposé, les espèces tolérantes aux stress ont évolué dans des environnements faiblement perturbés, mais hautement stressants. Ces communautés formées d'espèces pérennes ne nécessitent pas des réservoirs de graines de grandes tailles ainsi que de hauts taux de germination et de survie pour se maintenir (Ingersoll et Wilson 1993; Staniforth et al. 1997).

Les espèces rudérales ou pérennes de courte vie ont tendance à être sur-représentées dans les réservoirs de graines des communautés matures, tandis que les espèces dominantes de longue vie sont plus rares ou même absentes (Chambers 1993). Freedman et al. (1982) ont observé que dans des habitats non perturbés de l'Île d'Ellesmere, les réservoirs de graines se composaient à 94% d'espèces à stratégie rudérale.

Dans les écosystèmes arctiques, peu d'auteurs ont étudié la composition des réservoirs de graines à travers de grands gradients spatiaux (Thompson 1978; Ebersole 1989) et les facteurs qui influencent la composition des réservoirs sont difficiles à identifier. De plus, il est ardu de comparer les résultats provenant de différentes études, car les méthodes utilisées sont difficilement comparables. Pour palier à ces lacunes, nous avons échantillonné sept sites à travers l'Arctique canadien en utilisant des méthodes standardisées.

La présente étude permet, pour la première fois, de quantifier et de comparer la composition des réservoirs de graines totaux échantillonnés à l'échelle de l'Arctique

canadien afin d'évaluer le potentiel de régénération des habitats ouverts et fermés le long de gradients latitudinaux et longitudinaux. De plus, plusieurs paramètres environnementaux seront mesurés afin d'identifier les facteurs environnementaux qui influencent la composition des réservoirs de graines totaux à l'échelle de l'Arctique canadien. Les objectifs spécifiques de cette étude étaient de:

1. décrire la taille et la richesse spécifique du réservoir de graines dans deux habitats pour chacun des sept sites échantillonnés,
2. déterminer la variabilité intra- et inter-site de la composition du réservoir de graines,
3. comparer la composition spécifique du réservoir de graines et de la végétation établie,
4. évaluer l'importance relative des facteurs environnementaux tels la latitude, la longitude, l'altitude, la composition de la flore établie, le temps écoulé depuis la déglaciation des sites et les stratégies de reproduction, sur la taille et la composition du réservoir de graines.

### **3.3 Méthodologie**

#### **3.3.1. Sites de l'étude**

Afin de tester la variabilité de la composition du réservoir de graines le long d'un gradient longitudinal, sept sites ont été échantillonnés à travers l'Archipel Arctique canadien. De plus, afin d'évaluer la variabilité intra-site, l'échantillonnage de l'un de ces sites (Île Bylot, 73°N 80°O) a été répliqué trois fois (FIGURE 3.1; TABLEAU 3.1). L'échantillonnage s'est fait en deux parties en utilisant des méthodes standards. La première phase a eu lieu à l'été 1999 lors de l'expédition Suédoise Tundra Northwest 1999 (TNW 99). À bord du brise-glace Louis St-Laurent, les membres de cette équipe multidisciplinaire ont visité plusieurs îles de l'Archipel Arctique canadien (62-78°N; 66-139°O) dans le but d'étudier la diversité de la faune et de la flore de ces écosystèmes arctiques (Larsson et Lévesque 2003). La seconde partie s'est déroulée à l'été 2000 dans le parc national de Sirmilik, dans la plaine Sud de l'Île Bylot au Nunavut (73°N; 70°O).

Deux types d'habitats distincts et caractéristiques du site (dominants dans le paysage) ont été sélectionnés. L'un était qualifié d'ouvert et l'autre de fermé selon l'importance du couvert végétal (<50% ou  $\approx$ 100% respectivement). Les habitats ouverts, souvent plus xériques, se retrouvaient généralement à plus haute altitude (0 à 260 m au dessus des habitats fermés). Le substrat était généralement moins stable et était plus exposé aux rigueurs du climat arctique. Le faible recouvrement de plantes vasculaires était dominé par *Dryas integrifolia*, *Salix arctica*, *Saxifraga oppositifolia* et *Polygonum viviparum*. Les habitats fermés que l'on pourrait qualifier de mésiques étaient caractérisés par un relief vallonné et un important couvert de bryophytes. La communauté était généralement dominée par *Cassiope tetragona*, *S. arctica*, *D. integrifolia* et *Arctagrostis latifolia*.

### 3.3.2. Couvert végétal

À l'intérieur des communautés végétales ouvertes et fermées de six des sept sites à l'étude, une parcelle de 20 X 20 m a été positionnée de façon aléatoire (Larsson et Lévesque 2003). L'échantillonnage des deux habitats du site de l'Île Bylot s'est fait sur trois sites indépendants (A, B et C) afin d'évaluer la variabilité intra-site de la flore et du réservoir de graines (Chapitre II: Dumas et Lévesque 2003). À partir des données de couvert végétal récoltées, une matrice de la présence et de l'absence des espèces végétales a été préparée en accordant une valeur de 1 lorsque l'espèce était présente dans au moins un des 10 quadrats de 50 X 50 cm disposés de façon aléatoire à l'intérieur des parcelles. Une valeur de 0,5 était accordée lorsque l'espèce n'était présente que dans la parcelle. L'identification des espèces vasculaires a été faite conformément à la nomenclature de Porsild et Cody (1980). Pour chacune des parcelles, les variables environnementales suivantes ont été mesurées, latitude ( $^{\circ}$ N), longitude ( $^{\circ}$ O), altitude au-dessus du niveau de la mer (m) à l'aide d'un GPS (Eagle Explorer à une précision de 10 m en latitude, longitude et altitude). De plus, le temps depuis le retrait glaciaire a été évalué pour chaque site selon Vincent et Prest (1987).

### 3.3.3. Réservoir de graines par extraction

L'évaluation de la taille et de la richesse spécifique du réservoir de graines analysé par la méthode d'extraction a été faite pour chacune des parcelles des habitats ouverts et fermés. Les données récoltées à l'Île Bylot et traitées selon la même méthode sont présentées dans le Chapitre II (Dumas et Lévesque 2003). Elles seront comparées aux données récoltées lors de l'expédition TNW99 et présentées ici pour la première fois. Elles vont permettre de comparer la taille et la richesse spécifique des réservoirs de graines afin d'évaluer la variabilité intra- et inter-site. Un échantillon de sol de 10 X 10 X 1 cm a été prélevé de façon aléatoire à l'intérieur de 5 des 10 quadrats servant à mesurer le couvert végétal. Les échantillons de sol disposés dans des sacs de papier identifiés, ont été séchés (max. 60°C) et ensuite emballés dans des sacs de plastique pour le transport.

Au laboratoire, les échantillons de sol ayant une forte teneur en matière organique ont été trempés 30 minutes dans une solution de KOH (7%) et pour les échantillons de sol de nature minérale, on a utilisé une solution de HCl (5%) (Wasylikowa 1986). Dans les deux cas, le but de cette manipulation était d'extraire le plus de graines possibles du substrat en les détachant des particules minérales ou organiques. Les échantillons ont ensuite été tamisés à l'eau en utilisant des tamis de 2 mm, 850 µm et 180 µm. Chacune des fractions a été séchée et triée au binoculaire afin de déterminer l'abondance et la richesse spécifique des graines. On a procédé à un sous-échantillonnage des fractions de 180 µm pour accélérer le tri. Les trois sous-échantillons analysés représentaient environ le quart de la fraction totale. Les collections de références de l'Université du Québec à Trois-Rivières et de l'Université de Montréal ont été utilisées pour permettre l'identification des graines à l'espèce, au genre ou à la famille. La nomenclature est conforme à celle de Porsild et Cody (1980).

### 3.3.4. Analyses statistiques

Des tests de T (t-test; SYSTAT Version 10) ont été utilisés pour comparer la taille et la richesse spécifique du réservoir de graines analysé par extraction en fonction du type d'habitat. Les conditions d'application de cette analyse (normalité des populations, homogénéité des variances et indépendance des échantillons) ont été testées et respectées. La composition de la végétation et des réservoirs de graines a été analysée en utilisant une analyse canonique segmentée (DCA; CANOCO Version 4.0). Les groupements présentés sur les figures ont été faits manuellement. La taille et la richesse spécifique des réservoirs de graines ont été mises en relation avec différents paramètres environnementaux tels: la richesse spécifique de la végétation établie, la richesse spécifique des réservoirs de graines, la latitude, la longitude et l'altitude des sites, ainsi que le temps écoulé depuis le retrait des glaces lors de la dernière glaciation. L'effet de ces paramètres sur la taille et la richesse des réservoirs de graines totaux a été testé en utilisant des régressions multiples (SYSTAT Version 10).

## 3.4 Résultats

### 3.4.1. Variabilité intra et inter-site des réservoirs de graines totaux

La densité de graines était très variable entre les sites et à l'intérieur d'un même site. La densité des réservoirs de graines des habitats ouverts variait de 320 graines/m<sup>2</sup>/cm pour le site d'Ivvavik à 13 032 graines/m<sup>2</sup>/cm pour le site de Banks Nord (FIGURE 3.2). À plus fine échelle, les trois communautés ouvertes de l'Île Bylot possédaient des réservoirs de graines variant de 1 757 à 10 992 graines/m<sup>2</sup>/cm. L'ensemble des parcelles des communautés ouvertes montraient une densité moyenne de  $3\,362 \pm 1\,526$  graines/m<sup>2</sup>/cm.

Dans les habitats fermés, la densité variait de 815 graines/m<sup>2</sup>/cm pour le site de Baffin à 5 366 graines/m<sup>2</sup>/cm pour le site de Bathurst Sud. À l'Île Bylot, les réservoirs de graines montraient des densités qui variaient de 1 634 à 3 218 graines/m<sup>2</sup>/cm. La densité moyenne pour l'ensemble des habitats fermés était de  $2\,464 \pm 463$  graines/m<sup>2</sup>/cm. La

taille du réservoir de graines était beaucoup plus homogène pour les habitats fermés que pour les habitats ouverts. Les densités de graines retrouvées dans les habitats ouverts des sites de Banks Nord et Bylot étaient les seuls à posséder des valeurs qui excédaient de beaucoup celles des habitats fermés (FIGURE 3.2).

La richesse spécifique du réservoir de graines était également très variable entre chacune des parcelles (FIGURE 3.3). On a noté pour l'ensemble des réservoirs de graines des habitats ouverts, que la richesse variait de 3 espèces pour le site de Baffin à 12 espèces pour le site de Banks Nord avec une moyenne de  $7,4 \pm 0,9$  espèces. On obtenait un nombre moyen d'espèces semblables ( $8,3 \pm 0,9$ ) pour le réservoir de graines des habitats fermés, où la richesse variait de 6 espèces pour le site de l'Île Bylot et de Baffin à 14 espèces pour les sites de Bathurst Sud. Le réservoir de graines des habitats ouverts se composait de *Minuartia* sp. à 55%, de *Saxifraga oppositifolia* à 9%, de *Draba* sp. à 8%, de *Papaver* sp. et de *Cerastium* sp. à 6%, tandis que celui des habitats fermés était constitué à 23% de *Luzula* sp., 16% de *Juncus* sp., 12% de *Papaver* sp., 10% de *Saxifraga caespitosa / tricuspidata* et 5% de *Carex* sp. À l'intérieur du site de l'Île Bylot, la richesse spécifique moyenne des trois réplicats était plus importante en milieu ouvert avec en moyenne 10 espèces contre 6 dans les habitats fermés (Chapitre II Dumas et Lévesque 2003).

### 3.4.2. Occurrence des familles dans la végétation et les réservoirs de graines

Les familles ayant la plus forte occurrence dans les réservoirs de graines des habitats ouverts étaient les *Caryophyllaceae* et les *Saxifragaceae* qui étaient présentes dans 86% des sites, suivies par les *Papaveraceae* (71%) (TABLEAU 3.2). Ces familles étaient également parmi les plus fréquentes dans la végétation des habitats ouverts où les *Caryophyllaceae* et les *Saxifragaceae* étaient présentes dans tous les sites, suivies par les *Papaveraceae* présents dans 86% des sites, cependant ces espèces ne dominaient pas le couvert végétal. Parmi les espèces qui dominaient le couvert de la végétation de ces habitats, on retrouvait *Dryas integrifolia* (3,2%), *Salix arctica* (1,5%), *Saxifraga*

*oppositifolia* (1,5%), *Polygonum viviparum* (1,0%) et *Festuca brachyphylla* (0,3%). Seul *S. oppositifolia* était commun et abondant dans le réservoir de graines et la végétation.

Les familles les plus communes dans les réservoirs des habitats fermés étaient les *Juncaceae* présents dans 86% des sites, suivies par les *Brassicaceae*, les *Cyperaceae*, les *Ericaceae*, les *Papaveraceae*, les *Polygonaceae* et les *Saxifragaceae* (71%). Ces taxa se retrouvaient presque tous parmi les familles ayant la plus forte occurrence dans la végétation des habitats fermés où les *Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Polygonaceae*, *Saxifragaceae* étaient présents dans tous les sites. Dans ces habitats, les espèces qui dominaient le couvert végétal étaient *Cassiope tetragona* (10,9%), *Salix arctica* (7,0%), *Dryas integrifolia* (4,5%), *Arctagrostis latifolia* (3,4%) et *Eriophorum* sp. (3,2%) pour lesquelles on n'a retrouvé que peu ou pas de graines dans le réservoir.

Certaines de ces familles avaient une plus grande contribution au réservoir de graines. Dans les habitats ouverts, on notait une plus forte abondance des graines de *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Polygonaceae*, *Saxifragaceae* et de *Papaveraceae* (TABLEAU 3.2), tandis que dans les habitats fermés on retrouvait surtout des *Juncaceae*, *Saxifragaceae*, *Cyperaceae* et des *Scrophulariaceae*.

### 3.4.3. Composition végétale

L'analyse canonique segmentée de la végétation qui utilise les valeurs de présence et d'absence de 141 taxa à l'intérieur des quadrats et des parcelles a permis de positionner les parcelles échantillonnées selon les deux axes qui expliquaient le mieux la variabilité de la composition en espèces (FIGURE 3.4). Les deux premiers axes expliquent 26,4% de la variabilité de la composition en espèces de la végétation (TABLEAU 3.3). Le niveau de similitude entre chacune des parcelles est représenté graphiquement par une distance euclidienne.

La représentation graphique de la composition en espèces de la végétation des parcelles permettait de les diviser manuellement en trois groupes distincts. Le premier

groupe était représenté par le site d'Ivvavik qui possédait une flore très différente puisqu'on notait la présence de plusieurs espèces d'influence béringienne que l'on ne retrouvait nul part ailleurs (e.g. *Betula nana* L., *Cardamine digitata* Richards., *Carex lugens* Holm, *Eriophorum vaginatum* L., *Saxifraga nelsoniana* D.Don et *Lupinus arcticus* Wats.).

Le second groupement se composait des sites de l'Île de Banks Nord, de l'Île de Melville et de Bathurst Sud, où la composition végétale des habitats fermés était semblable et caractérisée par la présence de *Juncus biglumis* L., *Alopecurus borealis* et *Saxifraga Hirculus* L. De plus, les communautés des milieux ouverts possédaient également une flore très similaire entre eux, caractérisée par *Parrya arctica* R. Br., *Cerastium Beeringianum* Cham. & Schlecht., *Poa abbreviata* R. Br. et *Saxifraga caespitosa* L.s.lat., à l'exception de la parcelle de l'Île de Banks Nord qui divergeait par sa composition en espèces puisqu'elle se retrouvait dans le troisième groupe.

Finalement, le troisième groupement comprenait les sites du Nord-est : l'Île de Devon, l'Île de Baffin et l'Île Bylot (A, B et C) où *Cassiope tetragona*, *Luzula nivalis* et *Polygonum viviparum* dominaient la végétation. Les habitats ouverts se subdivisaient en deux sous-groupes où l'on retrouvait les sites de l'Île de Devon et de l'Île de Baffin, puis le site de l'Île Bylot (A, B et C). Les trois réplicats échantillonnés à l'Île Bylot présentaient une flore très homogène à l'intérieur de chacun des deux habitats. La communauté fermée du site de l'Île de Baffin était légèrement différente des autres parcelles appartenant à ce groupe puisqu'on notait la présence de *Carex Bigelowii* Torr., *Vaccinium uliginosum* L., *Salix glauca* ssp. *callicarpaea* et *Salix herbacea* L. En conclusion, la composition de la végétation montrait plus de similitudes entre les habitats ouverts et fermés d'un même site qu'entre les parcelles échantillonnées dans des habitats comparables à travers le transect longitudinal étudié.

### 3.4.4. Composition du réservoir de graines par extraction

L'analyse canonique segmentée de la composition des réservoirs de graines totaux qui utilise la densité de graines extraites de 31 taxa a permis de positionner les parcelles des sites selon les deux axes qui expliquaient le mieux la variabilité de la composition en espèces, genres ou familles. Les deux premiers axes expliquent 30,2% de la variabilité de la composition en espèces des réservoirs de graines analysés par extraction (TABLEAU 3.3). Le niveau de similitude entre chacune des parcelles est représenté graphiquement par une distance euclidienne (FIGURE 3.5).

On remarque la présence de deux groupements distincts qui divisaient l'ensemble des parcelles selon les habitats ouverts et fermés. Les réservoirs de graines des habitats ouverts montraient une composition en espèces beaucoup plus homogène que celle des habitats fermés. Par contre, le réservoir de graines de l'habitat ouvert de l'Île de Baffin était très différent des autres, puisque ce site était le seul où l'on retrouvait des graines de *Dryas integrifolia*. On observait la même situation dans la communauté fermée du site d'Ivvavik, où la composition du réservoir de graines différait des autres sites par la présence de graines de *Betula nana* et de *Vaccinium* sp. La composition du réservoir de graines récolté dans la communauté fermée du site de l'Île Bylot « C » avait des similitudes avec la composition des réservoirs des communautés ouvertes, puisqu'on notait la présence de graines de *Minuartia* sp. et de *Papaver* sp. que l'on retrouvait habituellement en abondance dans les habitats ouverts.

En général, les réservoirs de graines montrant les plus fortes ressemblances étaient ceux qui avaient été récoltés dans des habitats comparables, même si les sites étaient séparés par plusieurs milliers de kilomètres. La composition du réservoir de graines était donc plus spécifique aux habitats que la végétation.

### 3.4.5. Corrélations

La taille et la richesse spécifique des réservoirs de graines ont été mises en relation avec différents paramètres environnementaux tels: la richesse spécifique de la végétation établie, la richesse spécifique des réservoirs de graines totaux, la latitude, la longitude et l'altitude des sites, ainsi que le temps écoulé depuis le retrait des glaces lors de la dernière glaciation. Malgré une assez forte dispersion des sites, seule la densité du réservoir était positivement corrélée à la richesse du réservoir de graines (FIGURE 3.6  $p=0,002$ ).

## 3.5 Discussion

Cette étude est l'une des premières à comparer la taille, la richesse spécifique et la composition des réservoirs de graines échantillonnés dans deux communautés végétales différentes à travers l'Arctique canadien. Des méthodes standardisées ont été utilisées pour l'analyse du réservoir de graines traité par extraction. La densité de graines extraites était très variable entre les habitats et entre les sites. Contrairement aux conclusions apportées par Johnson (1975), cette variabilité ne serait pas directement reliée à la position géographique des sites, puisqu'on observait une aussi grande variabilité pour les trois parcelles échantillonnées à l'intérieur du site de l'Île Bylot. À une échelle continentale, on n'observait aucune différence significative de la densité de graines entre le réservoir des habitats ouverts et fermés. On remarquait cependant que la densité des réservoirs de graines était plus homogène pour les habitats fermés.

La richesse spécifique moyenne des réservoirs de graines à l'échelle continentale était similaire entre les habitats ouverts et fermés. À une échelle plus fine, on enregistrait une plus grande richesse pour les trois parcelles échantillonnées dans les communautés ouvertes de l'Île Bylot. Ces sites caractérisés par un substrat relativement instable et friable (Dumas et Lévesque 2003) favoriseraient l'établissement et le maintien d'espèces rudérales ou pérennes de courte vie associées aux premiers stades de la succession végétale (Grime 1979).

Dans les communautés ouvertes à l'étude, les espèces qui dominaient la végétation étaient *Dryas integrifolia*, *Salix arctica* et *Saxifraga oppositifolia*, tandis que dans les habitats fermés où les perturbations étaient moins fréquentes, on retrouvait surtout *Cassiope tetragona*, ainsi que *S. arctica* et *D. integrifolia*. Ces espèces qui dominaient la végétation représentaient respectivement 9% et 5% du réservoir de graines dans les habitats ouverts et fermés.

À l'opposé, certaines espèces ayant un faible couvert végétal dans les communautés ouvertes telles *Minuartia* sp., *Draba* sp., *Papaver* sp. et *Cerastium* sp. représentaient 74% de tout le réservoir de graines. Dans les habitats fermés, on retrouvait surtout *Luzula* sp., *Juncus* sp., *Papaver* sp., *Saxifraga caespitosa / tricuspidata* et *Carex* sp. qui représentaient 66% de tout le réservoir de graines. Les *Juncaceae* et les *Cyperaceae* peuvent se maintenir dans ces communautés fermées grâce à une forte production de graines ainsi qu'à la production de rhizomes chez certaines espèces (Porsild et Cody 1980). La présence de *Papaver* sp. et de *Saxifraga caespitosa / tricuspidata* était rare dans la végétation, mais le réservoir comptait bons nombres de ces graines viables qui attendaient des ouvertures dans la végétation pour coloniser des micro sites ayant subi des perturbations.

Ces espèces à stratégie rudérale n'étaient pas seulement celles qui présentaient les plus fortes densités de graines, mais elles avaient également la plus forte occurrence dans les réservoirs de graines et la végétation de l'ensemble des sites. Dans les habitats ouverts, les *Caryophyllaceae*, les *Saxifragaceae* et les *Papaveraceae* se retrouvaient dans le réservoir de graines d'au moins cinq des sept sites à l'étude, tandis que dans les habitats fermés, on a identifié des *Juncaceae*, des *Brassicaceae*, des *Cyperaceae*, des *Ericaceae*, des *Papaveraceae* et des *Saxifragaceae* dans les mêmes proportions.

La composition végétale des communautés échantillonnées à travers l'Archipel Arctique canadien semblait influencée par la position géographique des sites. En effet, la

structure insulaire de l'Arctique canadien limite la dispersion des espèces vers les îles les plus éloignées. Il faut également tenir compte de l'effet du retrait de la calotte glaciaire laurentidienne qui recouvrait, il y a 18 000 ans, la presque totalité des îles qui forment l'Archipel Arctique. Puisque certaines de ces îles n'ont pas été totalement recouvertes par les glaces (Île de Banks) ou ne l'ont été que temporairement (Îles de Melville, Bylot et Baffin; Vincent et Prest 1987), il serait donc possible que certains sites à l'étude aient servis de refuge pour certaines espèces. Sur les 141 espèces inventoriées dans la végétation des sept sites échantillonnés, on retrouvait 36 espèces exclusives au site de Ivavik, 18 au site de Banks, 5 au site de Bathurst, une au site de Melville, 3 au site de Devon, 11 au site de Bylot et 7 au site de Baffin.

Le site qui possédait la flore la plus différente des autres était le site d'Ivavik. Puisque celui-ci était le seul situé sur la masse continentale canadienne, on y retrouvait certaines espèces communes du Bas-Arctique (*e.g. Betula nana*) à la limite septentrionale de leur distribution. De plus, Ivavik est influencé par le refuge glaciaire béringien où l'on y retrouve plusieurs espèces à distribution Pacifique (rares à l'est de la Rivière MacKenzie) telles que: *Cardamine digitata*, *Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*, *Lupinus arcticus* et *Saxifraga nelsoniana* (Larsson et Lévesque 2003).

Le second groupe formé par les sites de Banks, Melville et Bathurst possédait une flore particulière à l'extrême nord-ouest de l'Archipel. On y retrouvait notamment des espèces appartenant aux familles des *Brassicaceae*, des *Fabaceae* et des *Rosaceae* qui se retrouvaient uniquement dans ces territoires de l'Arctique. Cependant, la flore de la communauté ouverte de Banks montrait plus de similitudes avec les parcelles situées à l'est. Le substrat instable qui caractérisait les milieux ouverts de Banks et de Bylot permettait la survie d'espèces pérennes de courte vie comme *Draba* sp., *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern., *Stellaria longipes* Goldie s. lat. et *Papaver radicum* Rottb. Ces espèces circumpolaires sont connues pour bien évoluer dans des habitats soumis à de fréquentes perturbations (Freedman et al. 1982).

Le dernier groupe se composait des sites de la côte Est de l'Archipel Arctique (Devon, Bylot et Baffin). La présence de *Cerastium alpinum* L., *Luzula* sp. et *Polygonum viviparum* dans les habitats ouverts, ainsi que *Draba corymbosa*, *Cassiope tetragona*, *Luzula confusa* Lindebl. et *Saxifraga hieracifolia* dans les habitats fermés caractérisait ces sites de l'est. Cependant, à l'exception de *Cerastium alpinum* (distribution atlantique), la plupart de ces espèces qui possèdent une distribution circumpolaire ne devraient pas se retrouver exclusivement à l'est du continent (Porsild et Cody 1980).

À une échelle locale, la composition en espèces des communautés végétales de l'Île Bylot était propre aux habitats, tandis qu'à une échelle continentale, la composition de la flore montrait plus de similitude entre les habitats ouverts et fermés d'un même site qu'entre des habitats comparables échantillonnés à travers l'Arctique. La structure insulaire de l'Arctique canadien a pour effet d'amplifier les différences entre les communautés isolées l'une de l'autre en limitant la migration des espèces et les échanges génétiques (Baskin et Baskin 1978). Pour l'ensemble des 7 sites échantillonnés, 141 espèces ont pu être identifiées dans la végétation des habitats ouverts et fermés, tandis que pour le réservoir de graines, seulement 31 taxa ont été identifiés. Pour certaines familles et certains genres, il était également difficile d'identifier les graines à l'espèce.

D'autre part, la composition du réservoir de graines semblait influencée en premier lieu par le type d'habitat. Les différentes parcelles à l'étude se regroupaient en fonction des habitats comparables, même si elles étaient séparées par plusieurs milliers de kilomètres. La majorité des milieux ouverts, où la composition des réservoirs était plus homogènes, se composait d'espèces à stratégie rudérale et à distribution circumpolaire comme *Cerastium* sp., *Minuartia* sp., *Papaver* sp. et *Saxifraga oppositifolia*. La présence de ces espèces dans le réservoir de graines des habitats ouverts illustre une adaptation favorisant la colonisation de sites à travers l'Arctique, incluant les sites les plus extrêmes et les plus isolés comme ceux des déserts polaires (Lévesque et Svoboda, 1995).

Cependant, le réservoir de graines de l'habitat ouvert échantillonné sur l'Île de Baffin était très différent des autres, car il se composait de seulement trois espèces : *Pedicularis* sp., *Polygonum viviparum* et *Dryas* sp. Cette parcelle était également la seule à contenir des graines de *Dryas* sp. Cette espèce pérenne de longue vie commune dans tout l'Archipel canadien produit des quantités considérables de petites graines facilement disséminées par le vent mais dont les gaines seraient de courte viabilité. On retrouvait rarement ces graines dans les réservoirs (Chapitre II: Dumas et Lévesque 2003). Dans des communautés végétales où l'on retrouvait *Dryas* sp., McGraw (1980), Ebersole (1989) et Lévesque et Svoboda (1995) n'ont pas pu identifier de graines appartenant à cette espèce à l'aide de test de germination. La méthode d'analyse du réservoir par extraction a seulement permis d'identifier deux graines de *Dryas* sp. dans l'ensemble des échantillons. Il est donc possible, comme pour *Salix arctica*, qu'une certaine proportion de ces graines de courte viabilité (Densmore et Zasada 1983) germent rapidement (Johnson 1975; Bell et Bliss 1980; Payette et al. 1982;) ou qu'elles soient dégradées rapidement par les micro-organismes du sol (Crist et Friese 1993). La récolte tardive (30 et 31 août) des échantillons provenant du site de Baffin pourrait également expliquer la présence des graines de *Dryas* sp.

L'une des parcelles à l'étude (Ivvavik), montrait également un réservoir de graines très différent des autres. Sa composition en espèces excluait *Draba* sp. et *Luzula* sp. qui dominaient habituellement le réservoir des habitats fermés. Cependant, des espèces appartenant à ces deux genres étaient présentes dans la végétation. On a également trouvé des graines de *Betula nana* et de *Vaccinium* sp. qui sont des espèces arbustives communes dans le Bas-Arctique (Porsild et Cody 1980). En général, ces espèces pérennes de longue vie ont tendance à être sous-représentées ou absentes des réservoirs de graines (Chambers 1993).

Selon Johnson (1975), la latitude et l'altitude seraient les deux principaux facteurs influençant la composition des réservoirs de graines. Cependant, les résultats obtenus lors de cette étude montraient seulement une corrélation positive entre la densité du

réservoir de graines et sa richesse spécifique. Les échantillons qui présentaient les plus fortes densités de graines ont été récoltés dans les communautés ouvertes de Banks (13 032 graines/m<sup>2</sup>/cm) et de Bylot A (10 992 graines/m<sup>2</sup>/cm) où le substrat était particulièrement instable et érodable. Ces parcelles, susceptibles à de fréquentes perturbations, favorisaient l'établissement et la survie de nouvelles espèces colonisatrices à stratégie rudérale qui contribuaient ainsi à accroître la taille et la diversité du réservoir.

En conclusion, à l'échelle de l'Arctique canadien, la taille et la richesse spécifique des réservoirs de graines totaux étaient très variables. La végétation était habituellement dominée par des espèces tolérantes aux stress, tandis que le réservoir de graines était majoritairement dominé par des espèces à stratégie rudérale ou compétitrice. L'occurrence de ces espèces pérennes de courte vie dans la végétation et dans le réservoir de graines des sites à l'étude était grande. C'était également ces mêmes espèces qui contribuaient le plus au réservoir par la quantité et la persistance des graines qu'elles produisaient. La composition du réservoir était très spécifique aux habitats, tandis que celle de la végétation était propre à la localisation géographique des sites. Les réservoirs les plus diversifiés en espèces possédaient également les réservoirs ayant les plus fortes densités de graines.

### **3.6 Remerciements**

Les auteurs tiennent à remercier le Swedish Polar Research Institute et l'équipe de l'expédition Tundra Northwest 1999 pour la réalisation de l'échantillonnage en 1999. Le soutien financier et logistique des organismes suivants a rendu possible la réalisation de ce projet de recherche: Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR), Conseil national de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG), Fonds formation chercheurs & aide recherche (FCAR), Ministère des affaires indiennes et du Nord (PFSN), Ministère des ressources naturelles du Canada (ÉPCP), Environnement Canada et le Centre d'études nordiques (CEN). Pour leur aide au laboratoire nous remercions Marie-

Geneviève Ricard et Claudia St-Arnaud, ainsi qu'Alayn Larouche (U. de Montréal) pour son expertise lors de l'identification des graines.

**TABLEAU 3.1**  
**Coordonnées de latitude, longitude et altitudes au-dessus du niveau de**  
**la mer (précision de  $\pm 10$  m sur chacun des axes) des parcelles**  
**échantillonnées dans l'Arctique canadien en 1999 et 2000. Les sites sont**  
**présentés d'ouest en est.**

Sites	Habitat	Latitude (°N)	Longitude (°O)	Altitude (m)
Ivvavik	Fermé	69°25'09"	139°38'41"	200
	Ouvert	69°25'10"	139°38'40"	200
Île de Banks Nord	Fermé	73°37'33"	115°51'43"	20
	Ouvert	73°37'32"	115°52'02"	390
Île de Melville	Fermé	75°06'37"	107°38'35"	30
	Ouvert	75°06'35"	107°38'11"	30
Bathurst Sud	Fermé	75°04'20"	98°31'01"	110
	Ouvert	75°04'25"	98°30'49"	150
Île de Devon	Fermé	74°32'49"	82°47'10"	60
	Ouvert	74°32'49"	82°47'19"	60
Île Bylot A	Fermé	73°08'49"	79°59'08"	80
	Ouvert	73°08'24"	79°54'52"	343
Île Bylot B	Fermé	73°09'04"	79°55'22"	128
	Ouvert	73°08'46"	79°55'08"	298
Île Bylot C	Fermé	73°09'03"	79°54'45"	163
	Ouvert	73°08'58"	79°53'37"	295
Île de Baffin	Fermé	68°26'22"	66° 49'24"	50
	Ouvert	68°26'21"	66°49'24"	50

**TABLEAU 3.2**  
**Occurrence des familles identifiées dans la végétation et les réservoirs de graines, nombre d'espèces appartenant à chacune des familles identifiées dans la végétation et densité de graines/m<sup>2</sup>/cm extraite pour chacune des familles dans les habitats ouverts et fermés des sept sites échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000.**

Familles	Végétation				Réservoirs de graines			
	Ouvert		Fermé		Ouvert		Fermé	
	occurrence	nb. d'espèces	occurrence	nb. d'espèces	occurrence	graines/m <sup>2</sup> /cm	occurrence	graines/m <sup>2</sup> /cm
	/7		/7		/7		/7	
<i>Asteraceae</i>	4	1-3	1	4	-	-	1	254
<i>Betulaceae</i>	-	-	1	1	-	-	1	125
<i>Brassicaceae</i>	6	1-8	7	1-6	3	120-1687	5	20-247
<i>Campanulaceae</i>	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Caryophyllaceae</i>	7	2-4	6	2-6	6	60-9218	4	19-618
<i>Crassulaceae</i>	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Cyperaceae</i>	4	1-4	7	1-4	2	40-140	5	25-1442
<i>Empetraceae</i>	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Ericaceae</i>	3	1-2	4	1-5	2	103-113	5	20-470
<i>Fabaceae</i>	4	1-3	2	1	1	20	-	-
<i>Juncaceae</i>	5	1-2	7	1-3	3	40-177	6	61-2295
<i>Lycopodiaceae</i>	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Narthesiaceae</i>	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Papaveraceae</i>	6	1	5	1	5	140-848	5	51-579

<i>Poaceae</i>	6	2-5	7	1-6	3	20-62	2	25
<i>Polygonaceae</i>	5	1-2	7	1-2	3	67-967	5	20-200
<i>Primulaceae</i>	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Pyrolaceae</i>	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Ranunculaceae</i>	1	1	4	1-2	-	-	-	-
<i>Rosaceae</i>	7	1-3	6	1-2	3	7-241	2	22-148
<i>Salicaceae</i>	6	1-2	7	1-3	-	-	-	-
<i>Saxifragaceae</i>	7	1-5	7	1-6	6	40-923	5	73-1916
<i>Scrophulariaceae</i>	3	1	6	1-4	2	19-51	3	100-806
inconnu	-	-	-	-	6	20-221	6	20-167

---

**TABLEAU 3.3**  
**Résultats des analyses de correspondance redressées de la composition de la végétation (DCA-1; 141 taxa) et des réservoirs de graines (DCA-2; 31 taxa) des 18 parcelles échantillonnées à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000.**

Analyses	Valeurs propres		Variance expliquée			Inertie totale
	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2	Toutes les axes	
<i>DCA-1</i>	0.767	0.402	17.3	9.1	33.8	4.424
<i>DCA-2</i>	0.756	0.576	17.1	13.1	36.1	4.408

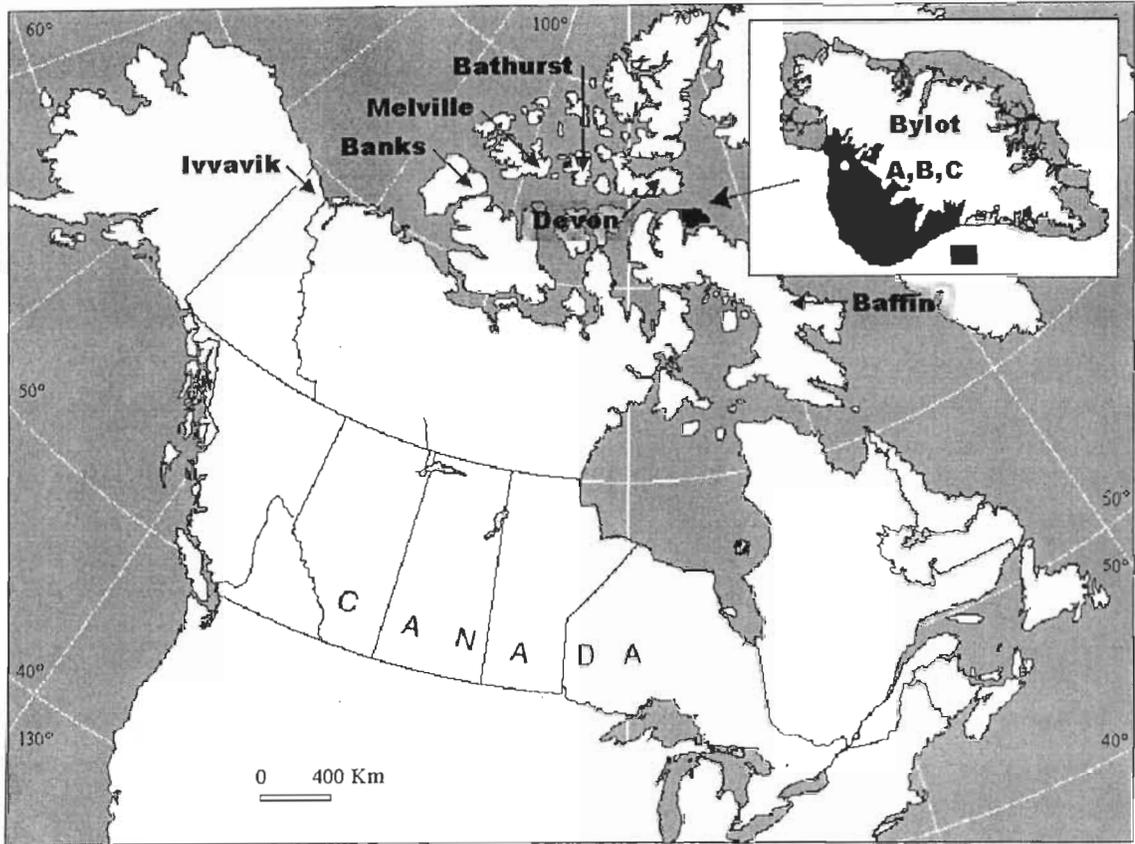
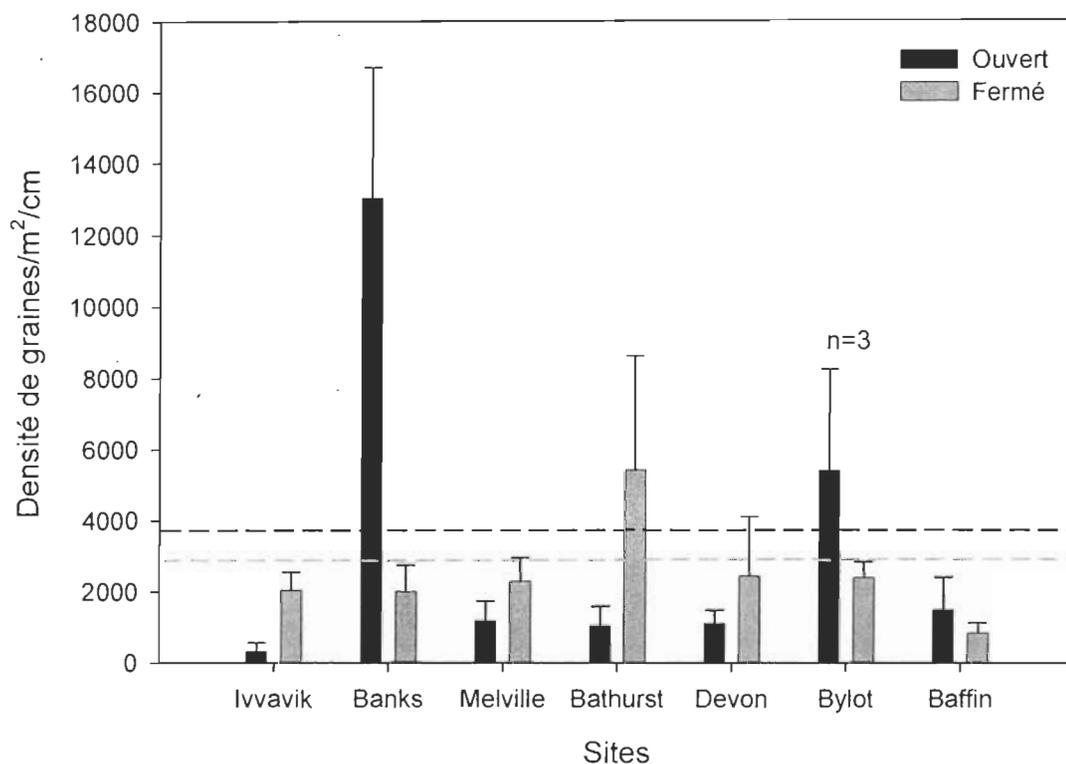
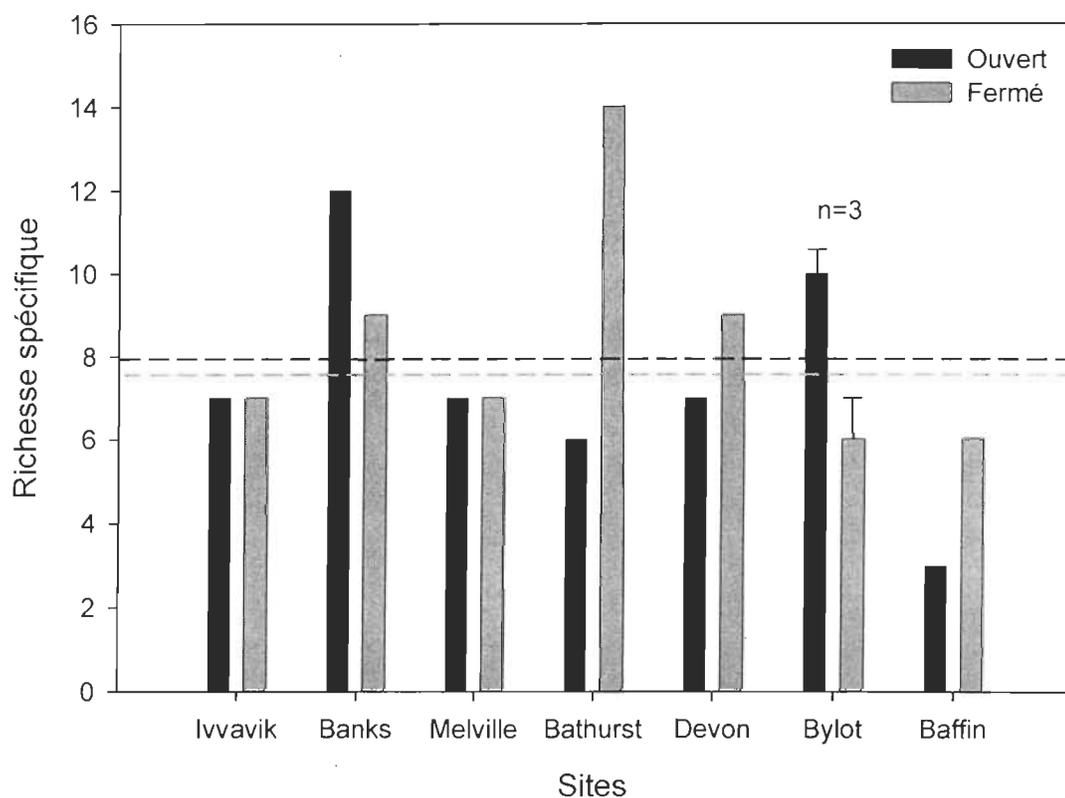


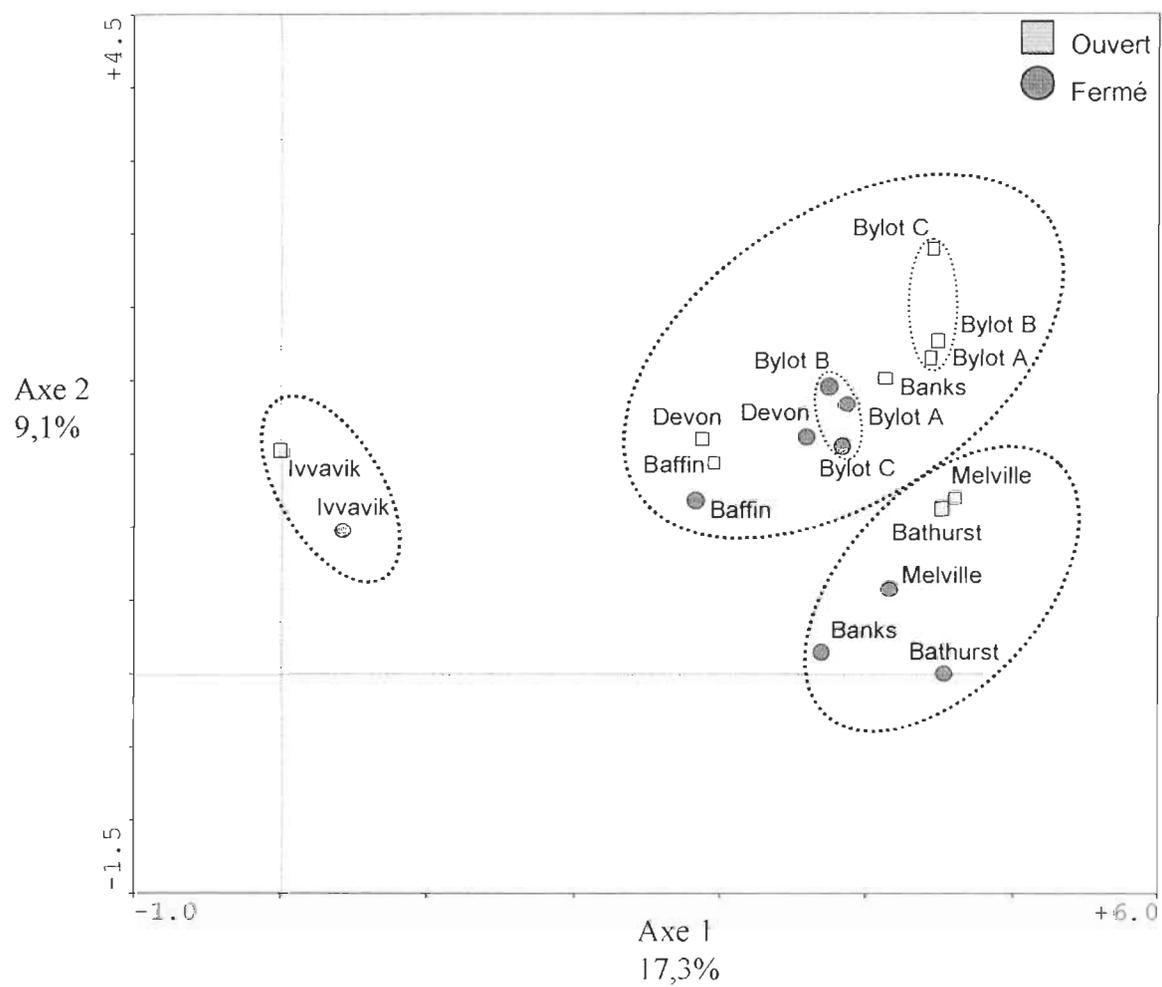
FIGURE 3.1: Carte de l'Arctique canadien situant les sept sites échantillonnés en 1999 et 2000.



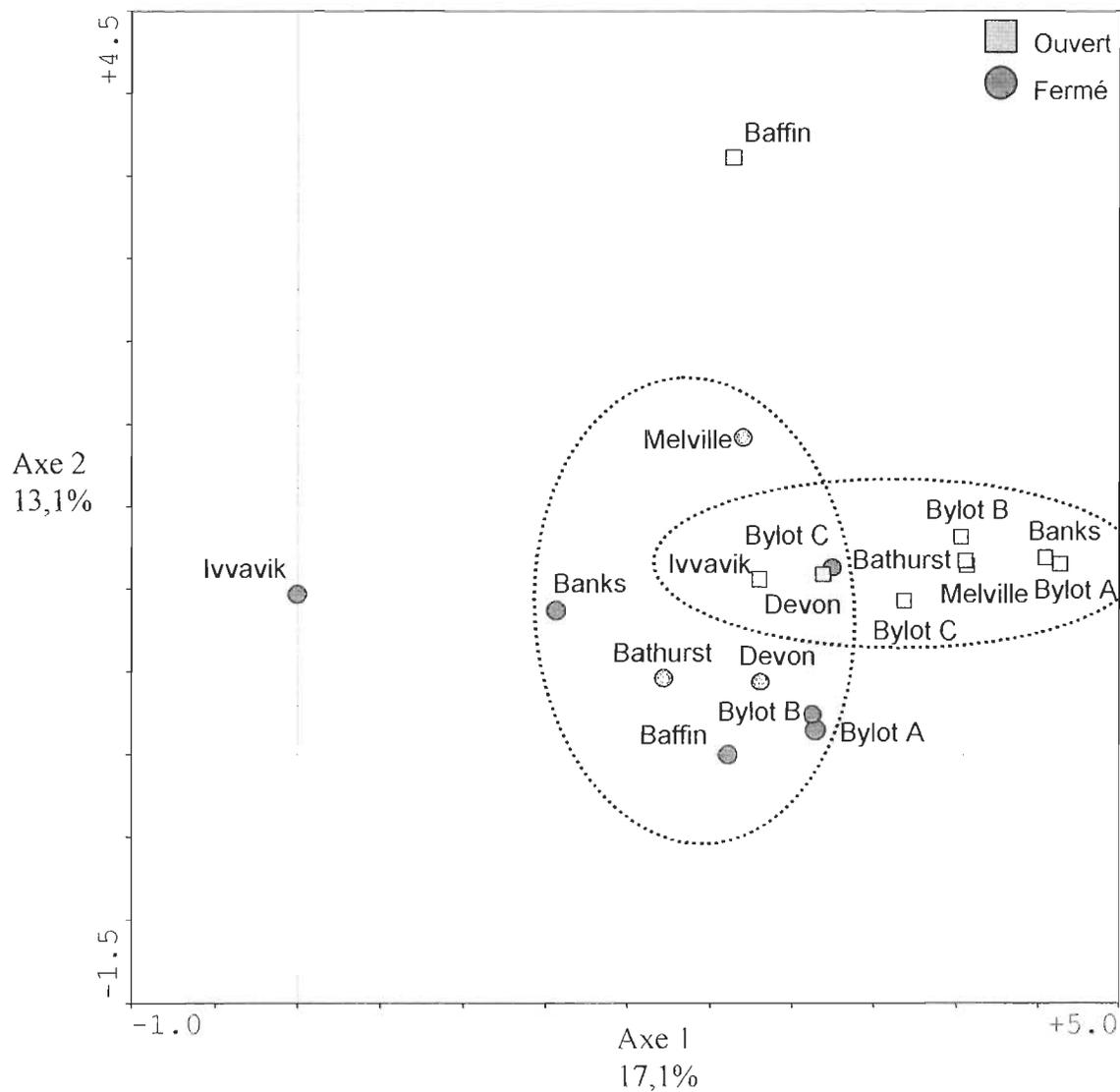
**FIGURE 3.2:** Densité des réservoirs de graines obtenue par extraction dans les habitats ouverts et fermés échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000. Les sites sont présentés d'ouest en est. Les moyennes et les erreurs types présentées proviennent des cinq échantillons d'une parcelle, tandis que celle de Bylot provient des trois parcelles échantillonnées.



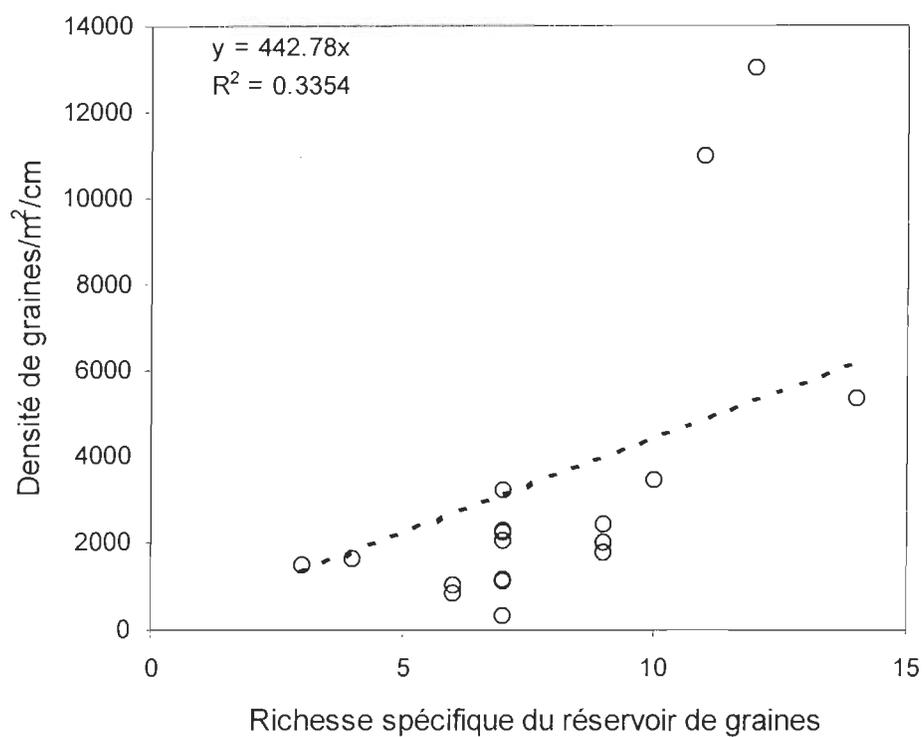
**FIGURE 3.3:** Richesse spécifique totale des réservoirs de graines obtenue par extraction pour chacune des parcelles appartenant aux habitats ouverts et fermés échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000. Les sites sont présentés d'ouest en est. Les moyennes et les erreurs types présentés pour le site de Bylot proviennent des trois parcelles échantillonnées.



**FIGURE 3.4:** Analyse de correspondance redressée (DCA) de la composition de la végétation des habitats ouverts et fermés échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000 (141 taxa, 18 échantillons). Les groupements ont été faits manuellement.



**FIGURE 3.5:** Analyse de correspondance redressée (DCA) de la composition des réservoirs de graines des habitats ouverts et fermés échantillonnés à travers l'Arctique canadien en 1999 et 2000 (31 taxa, 18 échantillons). Les groupements ont été faits manuellement.



**FIGURE 3.6:** Corrélation entre la densité des réservoirs et la richesse spécifique des réservoirs de graines totaux échantillonnés dans l'Arctique canadien en 1999 et 2000. L'équation de la droite ainsi que le coefficient de détermination ( $R^2$ ) sont présentés sur la figure (n=18).

### 3.7 Références

Archibold, O.W. 1984. A comparison of seed reserves in arctic, subarctic and alpine soils. *Canadian Field-Naturalist* 98: 337-344.

Baskin, J.M., et Baskin, C.C. 1978. The seed bank in a population of an endemic plant species and its ecological significance. *Biological Conservation*, 14: 125-130.

Bell, K.L., et Bliss, L.C. 1980. Plant reproduction in a high arctic environment. *Arctic and Alpine Research*, 12: 1-10.

CANOCO 4.0 pour Windows, 1997. Logiciel informatique. Centre of biometry Wageningen, CPRO-DLO, Wageningen, The Netherlands.

Chambers, J.C. 1993. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Canadian Journal of Botany*, 71: 471-485.

Crist, T.O., et Friese, C.F. 1993. The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in a semiarid shrub-steppe. *Ecology*, 74: 2231-2239.

Densmore, R., et Zasada, J. 1983. Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. *Canadian Journal of Botany*, 61: 3207-3216.

Diemer, M., et Prock, S. 1993. Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic plant communities. *Arctic and Alpine Research*, 25: 194-200.

- Dumas, M., et Lévesque, E. 2003. Composition des réservoirs de graines de deux communautés végétales à l'échelle de l'Arctique canadien. Mémoire de maîtrise, chapitre II. Université du Québec à Trois-Rivières, Québec, Canada.
- Ebersole, J.J. 1989. Role of the seed bank in providing colonizers on a tundra disturbance in Alaska. *Canadian Journal of Botany*, 67: 466-471.
- Fox, J.F. 1983. Germinable seed banks of interior Alaskan tundra. *Arctic and Alpine Research*, 15: 405-411.
- Freedman, B., Hill, N., Svoboda, J., et Henry, G. 1982. Seed banks and seedling occurrence in a high Arctic oasis at Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 60: 2112-2118.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies, and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Toronto, Canada.
- Ingersoll, C.A., et Wilson, M.V. 1993. Buried propagule bank of a high subalpine site: microsite variation and comparisons with aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany*, 71: 712-717.
- Johnson, E.A. 1975. Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories. *Canadian Journal of Botany*, 53: 2933-2941.
- Larsson, E.-L., et Lévesque, E. 2003. Germinable seed banks across the Canadian Arctic. Soumis au *Journal Canadien de Botanique*, Janvier 2003.

- Lévesque, E., et Svoboda, J. 1995. Germinable seed bank from polar desert stands, Central Ellesmere Island, Canada. *Dans* Global change and arctic terrestrial ecosystems. *Édité par* T.V. Callaghan, U. Molau, M.J. Tyson, J.I. Holten, W.C. Oechel, T. Gilmanov, B. Maxwell, et B. Sveinbjornsson. European Commission, Brussels, Belgium. Ecosystems Research Report, No. 10. pp. 97-107.
- McGraw, J.B. 1980. Seed bank size and distribution of seeds in cottongrass tussock tundra, Eagle Creek, Alaska. *Canadian Journal of Botany*, 58: 1607-1611.
- Payette, S., Deshayes, J., et Gilbert, H. 1982. Tree seed populations at the treeline in rivière aux feuilles area, Northern Québec, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 14: 215-221.
- Porsild, A.E., et Cody, W.J. 1980. Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Roach, D.A. 1983. Buried seed and standing vegetation in two adjacent tundra habitats, northern Alaska. *Oecologia*, 60: 359-364.
- Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1-55.
- Simpson, R.L., Leck, M.A., et Parker, V.T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. *Dans* Ecology of soil seed banks. *Édité par* M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson. Academic Press, San Diego, California. pp. 3-8.
- Staniforth, R. J., Griller, N., et Lajzerowicz, C. 1998. Soil seed banks from coastal subarctic ecosystems of Bird Cove, Hudson Bay. *Écoscience*, 5: 241-249.

SYSTAT 10.0 pour Windows, 2000. Logiciel informatique. SPSS science Marketing Department, Chicago.

Thompson, K. 1978. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 5: 425-430.

Vincent, J.-S., et Prest, V.K. 1987 The early Wisconsinan history of the Laurentide ice sheet. *Dans La calotte glacière laurentidienne. Édité par R.J. Fulton, et J.T. Andrews.* Les presses de l'Université de Montréal, Montréal. Géographie physique et quaternaire, vol. XLI, no 2 pp. 199-213.

Wasylikowa, K. 1986. Analysis of fossil fruits and seeds. *Dans Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. Édité par B.E. Berglund.* J. Wiley and Sons Ltd., Chichester. pp. 571-590.

## ANNEXE B

Densité de graines/m<sup>2</sup>/cm, par taxon, des réservoirs de graines traités par extraction, échantillonnés en 1999 et 2000 dans les habitats ouverts et fermés des sites d'Ivvavik, Banks, Melville, Bathurst, Devon, Bylot (A, B et C) et Baffin, Canada.

Taxa	Habitats ouverts								Habitats fermés										
	Ivvavik	Banks	Melville	Bathurst	Devon	Bylot A	Bylot B	Bylot C	Baffin	Ivvavik	Banks	Melville	Bathurst	Devon	Bylot A	Bylot B	Bylot C	Baffin	
<i>Asteraceae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	254
<i>Betula nana</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	125	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cardamine bellidifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	60	-	-	-
<i>Carex</i> sp.	20	-	-	-	140	-	-	-	-	974	80	-	-	100	-	-	-	-	25
<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	-	113	-	-	103	-	-	-	-	-	-	-	20	470	313	-	-	-	258
<i>Cerastium</i> sp.	-	1168	20	40	46	229	320	200	-	-	-	73	233	20	-	-	-	-	-
<i>Chrysosplenium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	128	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Draba</i> sp.	-	1687	-	120	-	163	544	207	-	-	20	82	167	20	56	20	20	-	-
<i>Dryas integrifolia</i> M. Vahl	-	-	-	-	-	-	-	-	241	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eriophorum</i> sp.	20	-	-	-	-	-	-	-	-	467	60	-	60	-	-	-	-	-	-
<i>Eutrema</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	81	-	-	-	-	-	-
<i>Festuca / Poaceae</i>	20	40	-	-	-	-	60	126	-	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hierochloa</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25
<i>Joncus</i> sp.	-	20	20	-	-	-	-	-	-	-	1284	-	2188	-	-	-	-	-	-
<i>Luzula</i> sp.	-	20	40	-	-	227	234	69	-	-	-	428	107	332	1583	1472	1004	61	-
<i>Melandrium</i> sp.	-	-	-	-	-	100	-	20	-	-	-	-	281	-	-	-	-	-	-
<i>Minuartia</i> sp.	40	8051	545	440	234	8379	1065	-	-	-	-	-	104	-	-	-	57	-	-
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-
<i>Fabaceae Oxytropis</i> sp. / <i>Astragalus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Papaver</i> sp.	140	848	259	160	-	389	-	243	-	91	-	509	51	146	-	82	1654	-	-
<i>Pedicularis</i> sp.	-	-	-	-	-	56	-	-	51	100	159	806	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polygonum viviparum</i> L.	-	-	-	-	92	-	200	-	967	-	20	200	-	180	-	-	40	25	-
<i>Potentilla</i> sp.	-	122	-	-	-	-	20	-	-	-	148	-	-	-	66	-	-	-	-
<i>Saxifraga caespitosa</i> L. s.lat. / <i>tricuspidata</i> Rottb.	40	42	-	100	-	153	126	-	-	-	-	-	1601	646	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga cernua</i> L.	-	-	-	-	-	80	220	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga hieracifolia</i> Waldst. & Kit / <i>nivalis</i> L.	-	366	101	-	130	140	-	-	-	-	40	-	105	-	127	-	144	-	-
<i>Saxifraga Hirculus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	53	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	-	515	168	80	284	870	276	772	-	-	-	-	53	481	62	-	-	-	-
<i>Saxifraga rivularis</i> L. s.lat.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	73	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stellaria</i> sp.	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	251	-	-	-	-	-	-	-	-	-
inconnu	20	40	20	100	66	206	373	40	221	-	50	93	264	20	-	-	280	167	-
Densité de graines/m <sup>2</sup> /cm	320	13032	1173	1040	1095	10992	3438	1757	1480	2034	1988	2266	5366	2415	2247	1634	3218	815	-
Richesse spécifique	7	12	7	6	7	11	10	9	3	7	9	7	14	9	7	4	7	6	-

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude de grande envergure présentait des résultats nouveaux qui vont contribuer à l'acquisition de nouvelles connaissances sur l'écologie des populations végétales de l'Arctique canadien. L'utilisation de deux méthodes complémentaires (émergence et extraction) a permis de comparer la composition des réservoirs de graines des communautés végétales ouvertes et fermées en fonction de différents paramètres environnementaux afin d'évaluer le potentiel de régénération le long de gradients latitudinaux et longitudinaux.

À une échelle locale (Île Bylot), l'analyse du réservoir de graines par la méthode d'émergence a permis de trouver une plus forte densité de graines ainsi qu'une plus grande richesse spécifique dans les strates supérieures de sol. L'identification des plantules révélait une forte présence d'espèces pérennes de courte vie à stratégie rudérale, tandis que dans la végétation, les espèces dominantes étaient pour la plupart des espèces à stratégie tolérantes aux stress.

Les densités de graines obtenues par la méthode d'extraction n'étaient pas différentes de celles obtenues par émergence. Cependant, l'analyse des échantillons par extraction a permis d'identifier un plus grand nombre d'espèces dans les habitats ouverts. Les espèces qui étaient les plus abondantes dans ce réservoir étaient les mêmes que celles obtenues par la méthode d'émergence, sauf pour *Saxifraga oppositifolia* et *Cassiope tetragona* qui n'ont pu germer sous les conditions expérimentales.

Le potentiel de germination était supérieur pour les individus de *Salix arctica* et de *Saxifraga oppositifolia* échantillonnés dans les habitats ouverts. Dans ces milieux exposés qui étaient libérés de la neige tôt au printemps et où la végétation était clairsemée, il devrait y avoir moins de compétition pour les ressources et par conséquent, plus d'énergie investie à la reproduction.

À l'échelle de l'Arctique canadien, les espèces qui dominaient la végétation des habitats ouverts et fermés étaient pour la plupart des espèces tolérantes aux stress. La composition de la végétation était propre à la localisation géographique des sites indépendamment du type d'habitat. D'autre part, la composition des réservoirs de graines était propre aux types d'habitat même si ils étaient situés à de grandes distances. Les habitats ouverts se distinguaient des habitats fermés par une composition spécifique du réservoir de graines formé entre autres d'espèces de type rudéral.

Les résultats obtenus lors de cette étude montraient une corrélation positive entre la densité du réservoir de graines et sa richesse spécifique. Les réservoirs de graines échantillonnés dans les habitats ouverts de Banks et de Bylot A, possédaient une importante densité de graines ainsi qu'une grande richesse spécifique. Le substrat particulièrement instable de ces parcelles favoriserait l'établissement et la survie d'espèces colonisatrices à stratégie rudérale qui contribueraient ainsi à accroître la taille et la diversité des réservoirs.

Un réchauffement du climat de l'Arctique pourrait avoir différents effets sur la composition des communautés végétales. Par exemple, une saison de croissance plus courte causée par une augmentation des précipitations sous forme de neige pourrait favoriser des espèces tolérantes aux stress qui sont déjà présentes dans les communautés fermées. À l'opposé, une augmentation de la fréquence des perturbations causée par une intensification de l'activité de gel et dégel ou par des modifications dans l'utilisation des ressources par l'homme et les herbivores favoriserait la colonisation de ces sites par des espèces de type rudéral qui composaient la presque totalité des réservoirs de graines. Les communautés ouvertes qui possédaient des réservoirs de graines de grandes tailles, diversifiés et composés d'espèces à stratégie rudérale seraient rapidement colonisées suite à des perturbations du milieu.

Les stratégies de reproduction associées à chacun des groupements d'espèces aident à expliquer leur présence sur des sites qui sont soumis à des conditions biotiques

et abiotiques particulières. Dans les régions du Haut-Arctique où la longueur du gradient de stress est très court, il est difficile de partager les espèces selon leur stratégie de reproduction. L'étude de la composition végétale et du réservoir de graines permet de mieux cerner le rôle de chacune des espèces dans la communauté en fonction de leur investissement différentiel à la croissance et à la reproduction.

## BIBLIOGRAPHIE

- Archibold, O.W. 1984. A comparison of seed reserves in arctic, subarctic and alpine soils. *Canadian Field-Naturalist* 98: 337-344.
- Baskin, J.M., et Baskin, C.C. 1978. The seed bank in a population of an endemic plant species and its ecological significance. *Biological Conservation*, 14: 125-130.
- Baskin, J.M., et Baskin, C.C. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. *Dans Ecology of soil seed banks. Édité par M.A. Leck, V.Y. Parker et R.L. Simpson. Academic Press, San Diego, California. pp.53-66.*
- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K., et Willems, J.H. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12: 834-842.
- Bell, K.L., et Bliss, L.C. 1980. Plant reproduction in a high arctic environment. *Arctic and Alpine Research*, 12: 1-10.
- Bennington, C.C., McGraw, J.B., et Vavrek, M.C. 1991. Ecological genetic variation in seed banks. II. Phenotypic and genetic differences between young and old subpopulations of *Luzula parviflora*. *Journal of ecology*, 79: 627-643.
- Bigwood, D.W., et Inouye, D.W. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology*, 69: 497-507.
- Billings, W.D. 1974. Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research*, 6: 129-142.
- Billings, W.D., et Bliss, L.C. 1959. An alpine snowbank environment and its effect on vegetation, plant development and productivity. *Ecology*, 40: 388-97.

- Billings, W.D. et Mooney, H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological. Reviews*, 43: 481-529.
- Bliss, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 405-438.
- Bliss, L.C., et Gold, W.G. 1999. Vascular plant reproduction, establishment, and growth and the effects of cryptogamic crusts within a polar desert ecosystem, Devon Island, N.W.T., Canada. *Canadian Journal of Botany*, 77: 623-636.
- Brenchley, W.E. 1918. Buried weed seeds. *Journal of Agricultural. Science*, 9: 1-31.
- Brenchley, W.E. et Warington, K. 1930. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their naturel dormancy. *Journal of Ecology*, 18: 135-272.
- Brown, D. 1992. Estimating the composition of a forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Canadian Journal of Botany*, 70: 1603-1612.
- Camill, P. 1999. Patterns of boreal permafrost peatland vegetation across environmental gradients sensitive to climate warming. *Canadian Journal of Botany*, 77: 721-733.
- CANOCO 4.0 pour Windows, 1997. Logiciel informatique. Centre of biometry Wageningen, CPRO-DLO, Wageningen, The Netherlands.
- Chambers, J.C. 1992. Seed dynamics in disturbed and undisturbed alpine herbfield: II. Relationship among aboveground vegetation, seed rain and seed bank. *Canadian Journal of Botany*, 70: 784-792.

- Chambers, J.C. 1993. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Canadian Journal of Botany*, 71: 471-485.
- Chang, E.R. 2000. Seed and vegetation dynamics in undamaged and degraded costal habitats of the Hudson Bay lowlands. Mémoire de maîtrise, University of Toronto, Toronto, Canada. 193 p.
- Crist, T.O., et Friese, C.F. 1993. The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in a semiarid shrub-steppe. *Ecology*, 74: 2231-2239.
- Densmore, R., et Zasada, J. 1983. Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. *Canadian Journal of Botany*, 61: 3207-3216.
- Diemer, M., et Prock, S. 1993. Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic plant communities. *Arctic and Alpine Research*, 25: 194-200.
- Douglas, D.A. 1981. The balance between vegetative and sexual reproduction of *Mimulus primuloides* (Scrophulariaceae) at different altitudes in California. *Journal of Ecology*, 69: 295-310.
- Dumas, M., et Lévesque, E. 2003. Composition des réservoirs de graines de deux communautés végétales à l'échelle de l'Arctique canadien. Mémoire de maîtrise, chapitre II. Université du Québec à Trois-Rivières, Québec, Canada.

- During, H.J., Schenkeveld, A.J., Verkaar, H.J., et Willems, J.H. 1985. Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure. *Dans* The population structure of vegetation. *Édité par* J.E. White. Junk, Dordrecht. pp. 341-370.
- Ebersole, J.J. 1989. Role of the seed bank in providing colonizers on a tundra disturbance in Alaska. *Canadian Journal of Botany*, 67: 466-471.
- Ellner, S. 1987. Alternate plant life history strategies and coexistence in randomly varying environments. *Vegetatio*, 69: 199-208.
- Fox, J.F. 1983. Germinable seed banks of interior Alaskan tundra. *Arctic and Alpine Research*, 15: 405-411.
- Freedman, B., Hill, N., Svoboda, J., et Henry, G. 1982. Seed banks and seedling occurrence in a high Arctic oasis at Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 60: 2112-2118.
- Gauthier, G., Rochefort, L., et Reed, A. 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geosciences Canada* 23: 253-259.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies, and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Toronto, Canada.
- Gross, K.L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology*, 78: 1079-1093.

- Harper, J.L. 1977 Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Henry, G.H.R., et Molau, U. 1997. Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Biology*, 3 (suppl. 1): 1-9.
- Houle, G. et Phillips, D.L. 1988. The soil seed bank of granite outcrop plant communities. *Oikos*, 52: 87-93.
- Hughes, R.J., Gauthier, G., et Reed, A. 1994. Summer habitat use and behaviour of Greater Snow Geese *Anser caerulescens*. *Wildfowl*, 45: 49-64.
- Ingersoll, C.A., et Wilson, M.V. 1993. Buried propagule bank of a high subalpine site: microsite variation and comparisons with aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany*, 71: 712-717.
- Johnson, E.A. 1975. Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories. *Canadian Journal of Botany*, 53: 2933-2941.
- Kalisz, S., et McPeck, M.A. 1993. Extinction dynamics, population growth and seed banks, An example using an age-structured annual. *Oecologia*, 95: 314-320.
- Kellman, MC. 1970. The viable seed content of some forest soil in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Botany*, 48: 1383-1385.
- Kerbes, R.H., Kotanen, P.M. et Jefferies, R.L. 1990. Destruction of wetland habitats by Lesser Snow Geese: A keystone species on the west coast of Hudson Bay. *Journal of Applied Ecology*, 27: 242-258.

- Kramer, N.B., et Johnson, F.D. 1987. Mature forest seed banks of three habitat types in central Idaho. *Canadian Journal of Botany*, 65: 1961-1966.
- Kudo, G. 1991. Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic and alpine Research*, 23: 436-443.
- Larsson, E.-L., et Lévesque, E. 2003. Germinable seed banks across the Canadian Arctic  
Soumis au *Journal Canadien de Botanique*, Janvier 2003.
- Leck, M.A. 1980. Germination in Barrow, Alaska, tundra soil cores. *Arctic and Alpine Research*, 12: 343-349.
- Lévesque, E., Henry, G.H.R., et Svoboda, J. 1997. Phenological and growth responses of *Papaver radicum* along altitudinal gradients in the Canadian High Arctic. *Global Change Biology*, 3 (suppl. 1): 125-145.
- Lévesque, E. et Svoboda, J. 1995. Germinable seed bank from polar desert stands, central Ellesmere Island, Canada. *Ecosystems Research Report*, 10: 97-107.
- Lévesque, E., et Svoboda, J. 1995. Germinable seed bank from polar desert stands, Central Ellesmere Island, Canada. *Dans* Global change and arctic terrestrial ecosystems. *Édité par* T.V. Callaghan, U. Molau, M.J. Tyson, J.I. Holten, W.C. Oechel, T. Gilmanov, B. Maxwell, et B. Sveinbjornnsson. European Commission, Brussels, Belgium. *Ecosystems Research Report*, No. 10. pp. 97-107.
- McGraw, J.B. 1980. Seed bank size and distribution of seeds in cottongrass tussock tundra, Eagle Creek, Alaska. *Canadian Journal of Botany*, 58: 1607-1611.
- Milton, W.E.J. 1939. The occurrence of buried viable seeds in soils at different elevations and on a salt marsh. *Journal of Ecology*, 27: 149-159.

- Molau, U., et Larsson, E.-L. 2000. Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradient in Swedish Lapland. *Canadian Journal of Botany*, 78: 728-747.
- Moore, J.M., et Wein, R.W. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. *Canadian Journal of Botany*, 55: 2408-2412.
- Morin, H. et Payette, S. 1988. Buried seed populations in the montane, subalpine, and alpine belts of Mount Jacques-Cartier, Québec. *Canadian Journal of Botany*, 66: 101-107.
- Murray, D.F. 1995. Causes of arctic plant diversity: origin and evolution. *Ecological studies*, 113: 21-32.
- Payette, S., Deshayes, J., et Gilbert, H. 1982. Tree seed populations at the treeline in rivière aux feuilles area, Northern Québec, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 14: 215-221.
- Porsild, A.E., et Cody, W.J. 1980. Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Pratt, D.W., Black, R.A., et Zamora, B.A. 1984. Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Canadian Journal of Botany*, 62: 44-52.
- Roach, D.A. 1983. Buried seed and standing vegetation in two adjacent tundra habitats, northern Alaska. *Oecologia*, 60: 359-364.
- Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1-55.

Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur, Montréal.

Simpson, R.L., Leck, M.A., et Parker, V.T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. *Dans Ecology of soil seed banks. Édité par M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson.* Academic Press, San Diego, California. pp. 3-8.

Sokal, R.R., et Rohlf, F.J. 1981. Biometry: the principles and practices of statistics in biological research. 2nd ed. W.H. Freeman and Co., San Francisco.

Staniforth, R.J., Griller, N., et Lajzerowicz, C. 1998. Soil seed banks from coastal subarctic ecosystems of Bird Cove, Hudson Bay. *Écoscience*, 5: 241-249.

SYSTAT 10.0 pour Windows, 2000. Logiciel informatique. SPSS science Marketing Department, Chicago.

Templeton, A.R., et Levin, D.A. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist*, 114: 232-249.

Thompson, K. 1978. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 5: 425-430.

Thompson, K., et Band S.R. 1997. Survival of a lowland heathland seed bank after a 33-year burial. *Seed science research*, 7: 409-411.

van Tooren, B.F. 1988. The fate of seeds after dispersal in chalk grassland: the role of the bryophyte layer. *OIKOS*, 53: 41-48.

- Vincent, J.-S., et Prest, V.K. 1987 The early Wisconsinan history of the Laurentide ice sheet. *Dans* La calotte glacière laurentidienne. *Édité par* R.J. Fulton, et J.T. Andrews. Les presses de l'Université de Montréal, Montréal. Géographie physique et quaternaire, vol. XLI, no 2 pp. 199-213.
- Wasylikowa, K. 1986. Analysis of fossil fruits and seeds. *Dans* Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. *Édité par* B.E. Berglund. J. Wiley and Sons Ltd., Chichester. pp. 571-590.
- Whipple, S.A. 1978. The relationship of buried, germinating seeds to vegetation in an old-growth Colorado subalpine forest. *Canadian Journal of Botany*, 56:1505-1509.
- Whittaker, J.B. 1974. Interactions between fauna and microflora at tundra sites. *Dans* Soil organisms and decomposition in tundra. *Édité par* A.J. Holding, O.W. Heal, S.F. Maclean, Jr. et P.W. Flanagan. University of Alaska, Fairbanks, Alaska, USA. pp.183-196.