

MYLÈNE MARCHAND-ROY

**L'EFFET FERTILISANT DE LA GRANDE OIE DES
NEIGES : CINQ ANS DE SUIVI DE L'AZOTE ET DU
PHOSPHORE DANS LES POLYGONES DE TOURBE
DE L'ÎLE BYLOT AU NUNAVUT**

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en biologie végétale
pour l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)

DÉPARTEMENT DE PHYTOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2009

© Mylène Marchand-Roy, 2009

Résumé

Des expériences de fertilisation à court terme ont montré que la présence d'un tapis de mousses était une contrainte au recyclage de l'azote (N) et du phosphore (P) par les plantes graminoides des polygones de tourbe de l'Arctique, dont se nourrissent des herbivores comme les oies. Cette contrainte retarderait l'effet fertilisant de leurs fèces qui sont riches en nutriments facilement assimilables (N et P) par les plantes broutées. Dans ce contexte, une expérience de fertilisation à long terme, cumulant 14 traitements (N, P, N+P, fèces et glycine), a été menée dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, un site du Haut-Arctique canadien. Le but était de simuler la présence annuelle de la Grande Oie des neiges qui vient s'y alimenter chaque été. Nos résultats montrent, qu'après cinq ans de fertilisation avec une quantité de fèces qui équivaut au double de celle produite par la population d'oies actuelle, on a une forte tendance pour l'augmentation de la croissance des plantes graminoides. Par contre, c'est seulement avec une fertilisation en N inorganique supérieure ($\geq 1 \text{ g N/m}^2/\text{an}$), pour venir saturer le tapis de mousses, que l'on a un effet significatif sur leur croissance. De plus, la décomposition de la matière organique est alors favorisée. L'étude dévoile aussi que l'absorption de l'N et du P par la végétation n'est pas clairement favorisée par des apports combinés en ces nutriments en comparaison à des apports de l'un ou l'autre seuls. Par contre, la fréquence d'application d'une même quantité de fertilisant (individuelle vs. annuelle) influence la croissance des mousses, alors qu'elle ne montre pas de différence sur celle des graminoides. En effet, les mousses ont profité davantage du fractionnement d'une dose de fertilisant à chaque année, que de l'application complète de la même dose, la première année de l'expérience. Donc, par leur présence annuelle, il semble que l'effet fertilisant des oies soit plus important sur la croissance des mousses que sur celle des graminoides broutées. Ces plantes vasculaires, également, ne compensent que partiellement la perte de tissu liée au broutement, ce qui abaisse leur couvert et donne probablement accès à plus de lumière pour les mousses. À l'île Bylot, la présence des oies favoriserait donc le maintien d'un couvert de bryophytes caractéristique des polygones de tourbe arctiques.

Abstract

Short-term fertilization studies showed that the occurrence of a dense moss carpet was a constraint to nitrogen (N) and phosphorus (P) recycling by the graminoids in the polygon-patterned fens of the Arctic, where herbivores like geese feed. This constraint would delay the fertilizing effect of their faeces filled with readily available nutrients (N and P) for the grazed plants. In this context, a long-term fertilization experiment, with 14 treatments (N, P, N+P, faeces and glycine) was conducted in the polygon-patterned fens of Bylot Island, a Canadian High-Arctic site. The goal was to simulate the presence of the Greater Snow goose who feeds there every summer. Our results show, after five years of fertilization with a density of faeces twice as important as the one of the actual geese population, a strong tendency towards an increase growth of the graminoids. Otherwise, only a higher fertilization with inorganic nitrogen ($\geq 1 \text{ g N/m}^2/\text{year}$), in order to reach the moss carpet saturation point, has a significant effect on their growth. In addition, the litter decomposition is then favored. This study also reveals that the absorption of N and P by the vegetation is not clearly promoted by combined additions of these nutrients instead of additions of N or P alone. On the other hand, the frequency of nutrient additions (single vs. annual) influences the growth of the mosses, but not the one of the graminoids. As a matter of fact, the mosses took advantage of annual doses of nutrients instead of receiving the equivalent completely on the first year of the experiment. As geese come back every summer to the study site, it then seems that their fertilizing effect is more important on the mosses than on the grazed graminoids. Those vascular plants also undercompensate the loss of tissue to grazing, which reduces their overall cover and probably gives the mosses a better access to light. To conclude, in Bylot Island, it appears that the geese would help to maintain a cover of bryophytes typical of arctic polygon-patterned fens.

Remerciements

En premier lieu, je veux remercier Line Rochefort et Gilles Gauthier, mes directeurs de recherche. Merci pour le soutien moral et financier ainsi que pour l'enseignement que vous m'avez transmis au cours de ces deux dernières années. Merci également de m'avoir fait confiance avec le projet qui m'aura entre autres permis de me rendre à l'île Bylot deux fois plutôt qu'une, j'en garde des souvenirs inoubliables.

Je veux aussi remercier les étudiants, Jean-Bastien Lambert, Heidi Kristensson et Guillaume Ferlotte-Picard qui m'ont assisté dans mon projet et sans qui la tâche aurait été beaucoup plus laborieuse. Je suis très reconnaissante de l'implication et de la persévérance que vous avez manifestées dans le travail. Un gros merci également à Rémy Pouliot qui a complété le premier volet de cette étude. Je suis consciente de la chance que j'ai eu de profiter de ta grande disponibilité et de ton aide avec mon projet, tu m'as beaucoup appris et j'ai adoré travailler avec toi.

Merci aux professionnelles de recherches Marie-Christine Cadieux, Claire Boismenu, Stéphanie Boudreau et Claudia Saint-Arnaud pour votre disponibilité, votre aide et vos conseils qui ont été très appréciés. Merci également à tous les membres des équipes de terrain à l'île Bylot pendant les étés 2006 et 2007. Tout particulièrement, merci à Jean-Bastien Lambert, Madeleine Doiron, Mélanie Veilleux-Nolin et Éliane Valiquette qui ont participé activement à mon projet et avec qui j'ai développé une belle amitié. Un gros merci aussi à tous les membres du GRET dont j'ai vraiment apprécié l'aide et la présence tout au long de mon séjour au sein du groupe de recherches, entre autres, Roxane Anderson, Monique Poulin et Gilles Ayotte qui auront suivi mon parcours du début à la fin.

Enfin je veux offrir un merci spécial à Josée Landry, pour ton support et ton amitié qui ont été très précieux pendant nos études. Merci spécial également à Julien Roy Landry, mon allié dans la vie, ainsi qu'aux membres de ma famille; Jean-Paul, Michelle, Marjorie, Mathieu et Vincent pour vos encouragements et votre support.

Cette étude a été rendue possible grâce aux supports financiers et logistiques du Centre d'Études Nordiques (CEN), du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie (CRSNG), du projet d'Étude du Plateau Continental Polaire, des Fonds Québécois de Recherches sur la Nature et les Technologies (FQRNT), de Parcs Canada, du Programme de Formation Scientifique dans le Nord (PFSN), du Service Canadien de la Faune et de l'Université Laval.

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Remerciements.....	iii
Table des matières	v
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures	viii
1. Introduction.....	1
1.1.Les interactions trophiques en milieu arctiques.....	3
1.2.L'augmentation de la population d'Oies des neiges	5
1.3.Les plantes arctiques et les herbivores.....	7
1.4.La Petite Oie des neiges : d'un extrême à l'autre	10
1.5.Contexte de l'étude	11
1.5.1.L'île Bylot.....	11
1.5.2.Les milieux humides de l'île Bylot et les interactions ressources- plantes-herbivores	13
1.6.Objectifs et hypothèses	18
2. Matériels et Méthodes.....	20
2.1.Site d'étude	20
2.2.Dispositif expérimental.....	23
2.3.Échantillonnage des plantes vasculaires (graminoïdes) et des bryophytes.....	28
2.4.Abondance en espèces (%)	31
2.5.Taux de décomposition.....	31
2.6.Analyses chimiques	32
2.7.Analyses statistiques.....	33
3. Résultats.....	35
3.1.Effets des additions de nutriments.....	35
3.1.1.Paramètres de croissance	35
3.1.2.Productivité primaire des graminoïdes et des bryophytes et biomasse de la litière	37
3.1.3.Teneurs en azote et en phosphore	40
3.1.4.Effets selon la fréquence d'application des fertilisants	42
3.1.5.Effets synergiques des apports d'N et P combinés (N+P).....	45
3.1.6.Taux de décomposition.....	49
3.1.7.Apports en N sous forme de fèces ou de glycine.....	50
3.2.Effets du broutement.....	53
3.2.1.Paramètres de croissance	53
3.2.2.Productivité primaire des graminoïdes et des bryophytes et biomasse de la litière	53
3.2.3.Teneurs en azote et en phosphore	54
4. Discussion.....	59

4.1.Effets de la fertilisation à long terme.....	59
4.1.1.Apports annuels d'azote inorganique.....	59
4.1.2.Apports annuels de phosphore inorganique.....	61
4.1.3.Fréquence d'application des fertilisants.....	62
4.1.4.Apports combinés d'azote et de phosphore.....	63
4.1.5.Taux de décomposition.....	65
4.1.6.Effets fertilisants de la glycine.....	66
4.1.7.Effet fertilisant de la Grande Oie des neiges.....	67
4.1.8.La productivité primaire des bryophytes pour l'année d'échantillonnage..	68
4.2.Effets du broutement par la Grande Oie des neiges.....	69
5.Conclusion.....	71
5.1.Apports de la recherche.....	71
5.2.L'avenir des polygones de tourbe de l'île Bylot.....	73
Bibliographie.....	75
Annexe 1 - Données météorologiques de l'île Bylot.....	87
Annexe 2 – Schémas des biomasses prélevées pour les graminoides et les bryophytes.....	89

Liste des tableaux

Tableau 2.1: Abondance moyenne (%) par espèce végétale pour le traitement témoin, après cinq saisons de croissances dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.	22
Tableau 2.2: Descriptions des traitements de fertilisation.	27
Tableau 2.3: Contrastes choisis <i>a priori</i> pour comparer les effets de la fertilisation.	34
Tableau 3.1: ANOVA à deux voies pour un plan en tiroirs et contrastes <i>a priori</i> pour évaluer l'effet des fertilisants sur les densités de tiges et d'inflorescences ainsi que sur la productivité primaire aérienne des graminoides, la biomasse de la litière et la productivité primaire des bryophytes, après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....	55
Tableau 3.2: ANOVA à deux voies pour un plan en tiroirs et contrastes <i>a priori</i> pour évaluer l'effet des fertilisants sur les teneurs en N et P totaux des graminoides et des bryophytes, après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....	56
Tableau 3.3: ANOVA à deux voies pour un plan en tiroirs et contrastes <i>a priori</i> pour évaluer l'effet des fertilisants sur l'abondance des graminoides, des bryophytes et de la litière, après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....	57
Tableau 3.4: ANOVA à deux voies pour un plan en blocs complets aléatoires et contrastes <i>a priori</i> pour évaluer l'effet des fertilisants sur les taux de décomposition et les teneurs en N et en P de la matière organique, après 5 saisons de croissances dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....	58

Liste des figures

- Figure 1.1:** Changement dans la biomasse aérienne des plantes, des herbivores et des prédateurs à travers un gradient de productivité primaire tel que prédit par l'hypothèse de l'exploitation de l'écosystème de Oksanen et coll., (1981).....4
- Figure 1.2:** Augmentation de la population totale de la Grande Oie des neiges.....6
- Figure 1.3:** Représentation schématique des conclusions de l'étude de fertilisation à court terme dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, par rapport aux relations trophiques entre la Grand Oie des neiges, les plantes graminoides broutées et le tapis de bryophytes.....17
- Figure 2.1:** Aire d'étude dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, les nombres de 1 à 6 correspondent aux six réplicats (blocs) de l'expérience de fertilisation.....24
- Figure 2.2:** Configuration des parcelles expérimentales (2 m x 2 m) la 1^{ère} et 2^{ème} année de fertilisation vs. les 3^{ème} et 4^{ème} année (2 m x 1 m) de fertilisation. Un traitement brouté vs. non-brouté a été ajouté en sous-parcelle au début de la 3^{ème} année de fertilisation. Le dispositif expérimental en bloc complet aléatoire est alors devenu un dispositif expérimental en tiroirs.....25
- Figure 3.1:** Densité en tiges (n/m^2) des plantes graminoides (*Eriophorum*, *Dupontia*, *Carex*) en fonction des traitements d'azote inorganique annuels ($g/m^2/an$), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....36
- Figure 3.2:** Abondance (%) des plantes graminoides (*Eriophorum*, *Dupontia*, *Carex*), de la litière et des bryophytes en fonction des traitements d'azote inorganique annuels ($g/m^2/an$), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....37
- Figure 3.3:** Productivité primaire (g/m^2) des bryophytes, des plantes graminoides (*Eriophorum*, *Dupontia*, *Carex*) et biomasse de la litière (g/m^2) en fonction des

traitements d'azote et de phosphore inorganiques annuels ($\text{g/m}^2/\text{an}$), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....39

Figure 3.4: Teneurs en azote et en phosphore totaux (%) des graminoides (*Eriophorum* et *Dupontia*), des bryophytes et de la matière organique du traitement Non-brouté, après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, pour des apports annuels en N ou P inorganiques.....41

Figure 3.5: Productivité primaire aérienne (g/m^2) et teneur en azote total (%) des graminoides et des bryophytes et biomasse de la litière du traitement Non-brouté, en fonction de la fréquence d'application des fertilisants azotés inorganiques (individuelle ou annuelle), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....43

Figure 3.6 : Productivité primaire aérienne (g/m^2) et teneur en phosphore total (%) des graminoides et des bryophytes en fonction de la fréquence d'application des fertilisants phosphorés inorganiques (individuelle ou annuelle), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....44

Figure 3.7: Productivité primaire aérienne (g/m^2) et densité en tiges (n/m^2) des graminoides et biomasse de la litière du traitement Non-brouté en fonction du type de fertilisation en azote (seul ou en combinaison avec le phosphore), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....46

Figure 3.8: Teneurs en azote total (%) des graminoides et des bryophytes en fonction du type de fertilisation azotée ou phosphorée (seule ou en combinaison avec le phosphore ou l'azote), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....48

Figure 3.9: Teneurs en phosphore total (%) des graminoides et des bryophytes en fonction du type de fertilisation azotée ou phosphorée (seule ou en combinaison avec le phosphore ou l'azote), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....49

Figure 3.10: Taux de décomposition (%) de la matière organique du traitement Non-brouté, en fonction des traitements d'azote et de phosphore inorganiques annuels

(g/m²/an), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....50

Figure 3.11: Effets des traitements de fertilisation sous forme de glycine, de fèces ou d'azote inorganique sur la productivité primaire (g/m²) et la teneur en azote (%) des graminoides ainsi que sur la teneur en phosphore (%) des bryophytes et enfin sur les taux de décomposition de la matière organique incubée pendant cinq ans dans le traitement Non-brouté (NB) (%), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot.....52

1. Introduction

Les interactions plantes-herbivores peuvent avoir des effets marqués sur la production, la structure et la composition des communautés végétales (Gauthier et coll. 1995, 2004). La présence d'un herbivore peut donc avoir des conséquences importantes sur la végétation qu'il consomme. Des conséquences qui peuvent s'étendre d'un extrême à l'autre en fonction de l'intensité du broutement. En effet, les herbivores peuvent stimuler la productivité de la végétation qu'ils consomment en altérant la disponibilité et la qualité des ressources des plantes, un phénomène appelé surcompensation (McNaughton 1979, 1983). Ce dernier peut s'effectuer par deux mécanismes principaux. D'une part, par l'accroissement de la disponibilité des nutriments solubles dans le système via les fèces et l'urine de l'herbivore. D'autre part, par l'action du broutement qui réduit la compétition des plantes broutées pour la lumière; en diminuant leur couvert végétal et la quantité de leurs tissus sénescents (McNaughton, 1979). À l'inverse du phénomène de surcompensation, les herbivores peuvent aussi mener à la destruction de l'habitat qu'ils utilisent par exemple, si leur population devient trop importante (Kerbes et coll., 1990). Dans l'Arctique, les interactions ressources-plantes-herbivores sont généralement dominantes (Oksanen, 1981), d'où l'intérêt de les étudier, afin de mieux prévoir vers quel extrême, surcompensation ou dégradation, peut s'orienter l'écosystème.

La présente étude s'insère dans le contexte actuel de l'augmentation de la population de la Grande Oie des neiges, un herbivore important des milieux humides arctiques (Service Canadien de la Faune, 2008). L'effet fertilisant des oies sur une végétation limitée par une faible disponibilité de l'azote ainsi que l'impact de leur broutement ont été évalués dans les polygones de tourbe de l'île Bylot au Nunavut, un site du Haut-Arctique canadien. Une expérience de fertilisation, répétée pendant cinq ans afin de simuler la présence annuelle des oies, a permis d'étudier leurs effets sur les plantes vasculaires qu'elles consomment, mais également sur les bryophytes qui dominent dans cet écosystème particulier. De plus, la réponse des plantes arctiques à la fertilisation s'effectuant sur plusieurs années (Pineau, 1999; Pouliot, 2006), la période d'évaluation de la présente étude, cinq ans, est un atout

vers une meilleure compréhension de la communauté végétale des polygones de tourbe de l'île Bylot et de ses relations avec la Grande Oie des neiges.

1.1 Les interactions trophiques en milieux arctiques

Les interactions trophiques au sein des communautés arctiques tendent à être relativement simples comparativement à celles régissant les communautés des régions plus tempérées. Ces dernières regroupent moins d'espèces, ce qui réduit les interactions au niveau de la chaîne alimentaire (Gauthier et coll., 2004). Un modèle visant à prévoir la structure des niveaux trophiques des écosystèmes en fonction d'un gradient de productivité primaire a été développé par Oksanen et coll. (1981). Ce modèle visait à mieux expliquer la disparité des observations en milieux arctiques, avec les modèles plus généraux d'interactions trophiques (Oksanen et Oksanen, 2000). En effet, deux visions différentes tentent d'expliquer la dynamique qui contrôle la structure de la chaîne alimentaire d'un écosystème. La première soutient que la quantité de ressources disponibles pour la productivité primaire de la végétation contrôle la chaîne alimentaire (Polis et Strong, 1996; Polis, 1999). La deuxième soutient quant à elle que la productivité primaire de la végétation est contrôlée par les herbivores, eux-mêmes contrôlés par les carnivores (Hairston et coll., 1960; Fretwell, 1987). Le point commun de ces deux visions est donc l'impact limité de l'herbivore dans le système. Cependant, les écosystèmes de la toundra sont reconnus pour être fortement influencés par la présence d'herbivores. En effet, des travaux sur de grands herbivores comme le caribou (Manseau et coll., 1996) et le renne (Olofsson et coll., 2001; van der Wal et coll., 2001) ou de plus petits comme les oies (Cargill et Jefferies, 1984a,b; Gauthier et coll., 1995; Herzog et Sedinger., 2004) ou les lemmings (Kalela et Koponen, 1971) ont démontré les impacts significatifs de leur présence sur les communautés végétales arctiques. L'hypothèse d'exploitation de l'écosystème en fonction du gradient de productivité primaire (Oksanen et coll., 1981) soutient ainsi que les consommateurs réguleraient la chaîne alimentaire de leur écosystème alors que la longueur de cette dernière varierait en fonction de la productivité primaire. Ainsi, c'est cette dernière qui déterminerait les interactions clés qui régulent l'écosystème; les interactions ressources-plantes-herbivores ou prédateurs-herbivores. Puisque la productivité primaire de la toundra est relativement faible (Gauthier et coll., 1996), elle ne peut donc pas soutenir de prédateurs fonctionnels (Oksanen et Oksanen, 2000). Selon l'hypothèse d'exploitation de l'écosystème, la chaîne alimentaire y serait donc principalement dominée par les

interactions ressources-plantes-herbivores, avec une pression importante des herbivores sur la végétation (figure 1.1).

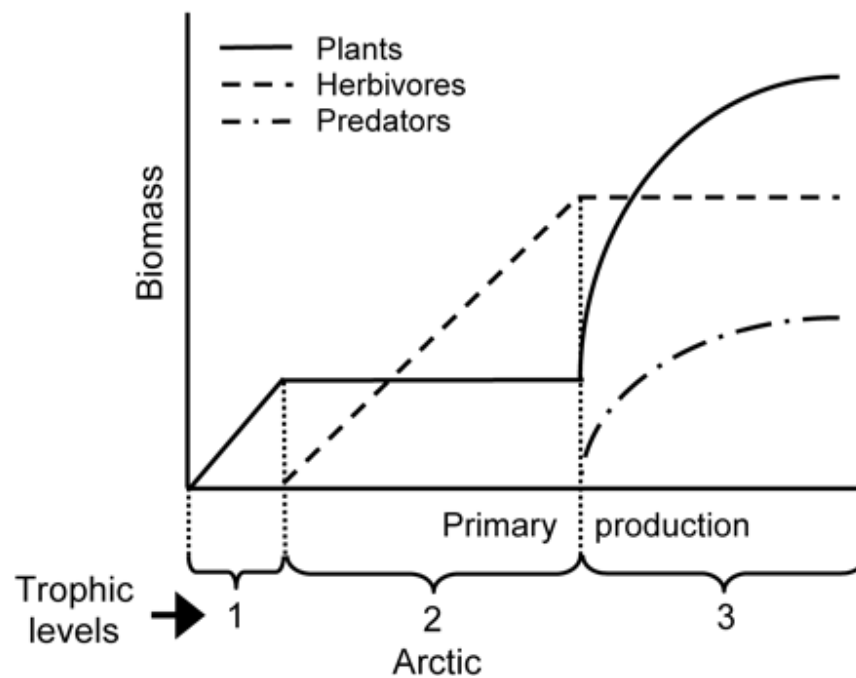


Figure 1.1 : Changement dans la biomasse aérienne des plantes, des herbivores et des prédateurs à travers un gradient de productivité primaire tel que prédit par l'hypothèse de l'exploitation de l'écosystème de Oksanen et coll., (1981). Les nombres réfèrent aux nombres de niveaux trophiques présents. Les communautés de la toundra arctique devraient normalement être dans l'intervalle des niveaux trophiques 1 et 2 (Tiré de Gauthier et coll., 2004).

1.2 L'augmentation de la population d'Oies des neiges

Chaque année, l'Arctique est visité par d'importantes populations d'Oies des neiges, la Grande (*Chen caerulescens atlantica*) et la Petite (*Anser caerulescens caerulescens*), qui viennent s'y reproduire durant l'été. L'Oie des neiges est une espèce migratrice (Gauthier et coll., 1996). La Grande Oie des neiges, qui fait l'objet de la présente étude, effectue chaque année deux haltes migratoires dans l'estuaire du fleuve Saint-Laurent ; au printemps en allant vers le Haut-Arctique canadien pour se reproduire et à l'automne, en allant vers son site d'hivernage sur la côte est américaine (Gauthier et coll., 2005). La Petite Oie des neiges, quant à elle, utilise plusieurs routes dont la Baie James et la côte ouest de la Baie d'Hudson, entre son site d'hivernage et son site de reproduction estivale. Elle niche dans l'archipel arctique canadien et hiverne dans le Golfe du Mexique (Service Canadien de la Faune, 2008). Les populations d'Oies des neiges ont augmenté considérablement durant la seconde moitié du 20^{ème} siècle, en partie à cause d'un apport additionnel de nourriture reçu de leur alimentation dans les champs agricoles du sud durant l'hiver (Gauthier et coll., 2005). Depuis 1997, un plan de gestion de la population, qui vise le contrôle de la chasse, tente de stabiliser le nombre d'individus (Menu et coll., 2002 ; Service Canadien de la Faune, 2008). Actuellement, les populations mondiales d'oies atteignent respectivement 6 et 0.8 millions d'individus de Petites et de Grandes Oies des neiges. La figure 1.2 présente l'augmentation de la population de la Grande Oie des neiges depuis 40 ans (Menu et coll., 2002; Gauthier et coll., 2005).

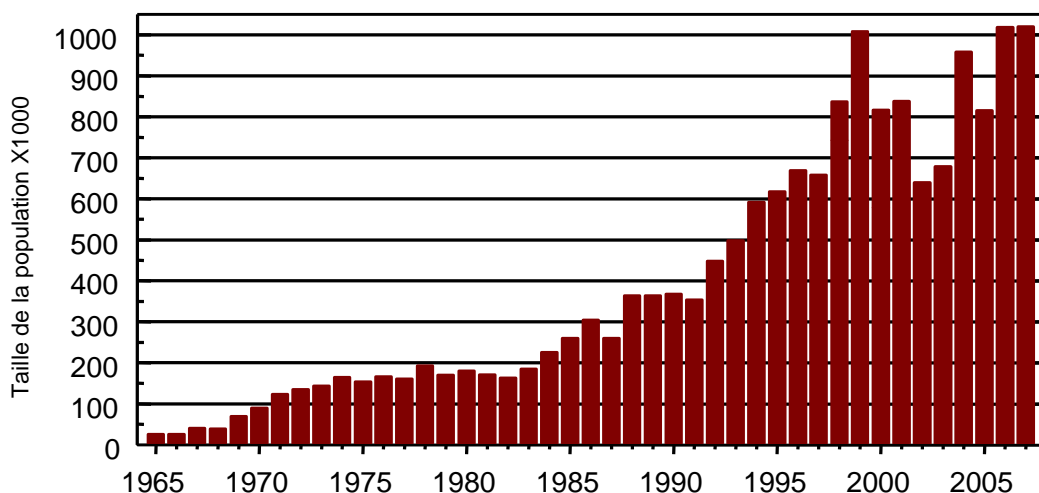


Figure 1.2 : Augmentation de la population totale de la Grande Oie des neiges (Source : Service Canadien de la faune, 2008).

Les oies sont un des rares oiseaux principalement brouteurs (Cargill et Jefferies, 1984b). Durant la saison de reproduction dans l'Arctique, elles se nourrissent presque exclusivement de plantes graminoides (graminées et cypéracées) et la principale qualité recherchée chez les plantes broutées est leur teneur en azote (N) (Cargill et Jefferies, 1984b ; Manseau et Gauthier, 1993). La teneur en N de ces plantes a été mesurée à 2,67 % en début de saison et à 1,93 % à la fin de la saison de croissance (Piedboeuf et Gauthier, 1999). L'accumulation adéquate d'azote chez les oies est fréquemment critique, surtout chez les jeunes oisons en croissance, puisque les plantes consommées ont des concentrations d'azote très inférieures aux besoins structuraux de leurs tissus (8 à 14 %) (Piedboeuf et Gauthier, 1999). Également, les oies sont incapables de digérer entièrement l'azote contenu dans ces plantes (Mattson, 1980). Elles ont donc développé des comportements sélectifs en montrant des préférences pour des espèces particulières de plantes ainsi que pour des parties spécifiques de ces dernières, en fonction de leurs valeurs nutritives et de leur accessibilité (Manseau et Gauthier, 1983; Therkildsen et Madsen, 1999; Piedboeuf et Gauthier, 1999). En effet, les oies ont une habilité limitée à digérer les fibres contrairement aux protéines et aux hydrates de carbone (Bushbaum et coll., 1986) et elles vont donc choisir la végétation en conséquence (Manseau et Gauthier, 1993). L'augmentation de la population d'oies se

traduit donc nécessairement par l'accroissement de la pression de broutement sur les plantes sélectionnées. Les sites arctiques étant caractérisés par une faible productivité primaire et une courte saison de croissance, il est alors envisageable que les plantes broutées puissent difficilement compenser leur défoliation. Il serait donc logique de prévoir une dégradation des habitats arctiques par la Grande Oie des neiges, à la suite de l'augmentation de leur population, puisque l'équilibre au niveau trophique plantes-herbivores sera modifié vers une augmentation de la pression de broutement.

1.3 Les plantes arctiques et les herbivores

Les plantes arctiques sont contraintes par plusieurs facteurs: une courte saison de croissance, des températures basses de l'air et du sol, de forts vents, un faible angle d'incidence des rayons du soleil, le pergélisol, peu de précipitations, les variations dans l'humidité du sol et enfin, de faibles concentrations en nutriments. Aussi, la topographie va entre autres influencer la présence de différents types de communautés végétales puisqu'en fonction de l'élévation (dépression humide vs. colline sèche), les accumulations d'eau et donc de nutriments vont varier (Billings, 1968). Également, le développement des sols est ralenti en milieux arctiques par la lenteur des processus de décomposition de la matière organique et de l'altération de la roche-mère, ce qui se traduit par un ralentissement dans l'établissement de la végétation (Bliss, 2000). Tel qu'introduit précédemment, la productivité de la végétation de la toundra est fortement et constamment limitée par la disponibilité des nutriments; l'azote (N) et le phosphore (P) étant les plus fréquemment déficients (Shaver et Chapin, 1995). Plusieurs études de fertilisation en milieux arctiques et sur différents types de communautés végétales ont permis de mettre en évidence ces déficiences. En effet, les plantes ont alors répondu positivement à l'ajout de fertilisants en azote et en phosphore, qu'ils aient été appliqués sous des formes organiques ou inorganiques (Haag, 1974 ; McKendrick et coll., 1980; Shaver et Chapin 1980, 1986, 1995; Bazely et Jefferies, 1985; Henry et coll., 1986; Helm et coll., 1987; Kielland et Chapin, 1994; Beaulieu et coll., 1996; Pineau, 1999; Kotanen, 2002; Henry et Jefferies, 2003b; Mack et coll., 2004; van Der Wal et coll., 2004; Pouliot, 2006). Ces études ont aussi permis d'approfondir les connaissances relatives aux cycles des nutriments aux latitudes arctiques. En général, on sait que les cycles sont lents à cause des faibles températures arctiques du

sol et de l'air qui affectent les taux de respiration ou les taux d'absorption des nutriments par les plantes (Semikhatova et coll., 1992; BassiriRad, 2000). De plus, les basses températures inhibent l'activité microbienne et réduisent ainsi la disponibilité des nutriments pour les plantes (Jonasson, 1983; Nadelhoffer et coll., 1991), via la décomposition de la litière. Une source alternative de nutriments pour les plantes arctiques peut par contre survenir suite à des stress comme la cryoturbation. Cette dernière provoque le brassage du sol suite aux alternances de gel et de dégel, ce qui favorise la lyse des tissus cellulaires des microbes. Par la suite, cela libère des nutriments facilement assimilables par les plantes (Schimel, 1995).

D'un autre côté, la croissance lente des plantes vasculaires arctiques leur a permis de s'adapter à la faible disponibilité de nutriments, en réduisant la perte de leurs tissus et donc, en réduisant la demande en nutriments pour en synthétiser de nouveaux. De plus, ces plantes utilisent de façon efficace les ressources disponibles en contrôlant l'allocation et la translocation des nutriments vers les racines ou les tiges, en fonction de leur disponibilité dans le système (Van Wijk et coll., 2003). Plusieurs auraient aussi développé la capacité d'absorber l'azote sous sa forme organique, donc non minéralisée par les microorganismes, comme les acides aminés de faible poids moléculaire (glycine) présents dans la litière des plantes (Jonasson et Shaver, 1999). Ces plantes arctiques pourraient absorber les acides aminés intacts dans le sol, aussi rapidement que les nitrates et l'ammonium (Chapin et coll., 1993; Kielland et Chapin, 1994; Henry et Jefferies, 2003a) et même plus efficacement (Schimel et Chapin, 1996). Les nitrates et l'ammonium sont les formes d'azote qui sont reconnues pour être principalement absorbées par les plantes et elles proviennent de la nitrification par les microorganismes. Pour sa part, le phosphore peut lui aussi devenir limitant pour la végétation en milieux arctiques, principalement parce que la majorité précipite rapidement avec des ions comme le Fe pour ainsi devenir difficilement accessible. Les plantes assimilent le phosphore sous ses formes inorganiques (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} et H_2PO_4^-), qui proviennent principalement de la décomposition de la matière organique, mais aussi des précipitations et de l'érosion (Chapin et coll. 1978). Il a également été démontré par Moorhead et coll. (1993) que les racines d'*Eriophorum vaginatum* pouvaient produire des

enzymes phosphatases qui permettent de transformer le phosphore organique du sol en des formes assimilables par les plantes. Ainsi, l'activité phosphatase est une adaptation qui pourrait fournir 20 à 70% des besoins annuels en P de cette plante souvent non mycorhizée (Muthukumar et coll., 2004). Puisque le P est un ion peu mobile, le cycle du phosphore dans les milieux arctiques est surtout régulé par les propriétés des sols, comme le pH ou l'humidité (Kielland et Chapin, 1994). Enfin, la richesse du sol en N peut parfois favoriser la capacité d'absorption du phosphore par les plantes (Chapin et Bloom, 1976). Des expériences de fertilisation ont également montré l'effet positif d'apports combinés de N et P sur l'absorption du phosphore (Shaver et Chapin, 1980; Bigger et Oechel, 1982; Cargill et Jefferies, 1984a; Pineau, 1999).

McNaughton (1979) a soulevé plusieurs avantages à la présence d'un herbivore pour les plantes consommées: 1) l'élimination des tissus âgés, 2) la réduction de la sénescence, 3) la translocation de nutriments des parties non broutées vers celles broutées avec 4) l'augmentation de l'activité photosynthétique des parties restantes, 5) l'accès à des nutriments facilement assimilables via les déchets organiques des herbivores, 6) la redistribution hormonale ou 7) la stimulation de la croissance par des substances présentes dans la salive des herbivores. Il a été démontré que les fèces d'oies fraîches sont de riches sources d'azote (surtout) et de phosphore solubles (Bazely et Jefferies, 1985; Ruess et coll., 1989). Selon le cinquième énoncé de McNaughton, la présence d'un herbivore important dans un écosystème limité par une faible disponibilité d'azote, comme dans l'Arctique, pourrait donc avoir un effet positif en fertilisant les plantes broutées. Les oies n'ajoutent pas d'azote dans le système, cependant, leur présence a pour effet de court-circuiter l'étape lente de la minéralisation de la litière, en rendant rapidement disponible des quantités d'azote soluble (Hik et Jefferies, 1990; Ruess et coll., 1997). Ainsi, les nutriments contenus dans les fèces d'oies peuvent aider les plantes à compenser la perte des tissus broutés et ces sources de nutriments seraient même parfois indispensables pour que les plantes puissent récupérer suite au broutement (McKendrick et coll. 1980; Bazely et Jefferies 1985; Ruess et coll. 1989; Hik et coll. 1991). Dans certains cas, les effets peuvent être perceptibles à long terme (McKendrick et coll., 1980). D'en d'autres, si la pression de broutement est modérée, il est même possible d'observer le phénomène de surcompensation, c'est-à-dire que la

productivité des plantes broutées au cours de la saison de croissance est supérieure à celle des plantes non broutées (Cargill et Jefferies 1985; Hik et Jefferies, 1990; Hik et coll., 1991). Selon McNaughton et coll. (1997), suite à leurs travaux sur les grands herbivores du Serengeti en Afrique, il pourrait s'agir d'un processus clé chez les animaux brouteurs pour stimuler la croissance des plantes dans les écosystèmes qui sont dominés par des herbacées. Il ne serait donc pas justifié d'interpréter d'emblé la pression de broutement comme une contrainte à la croissance des plantes vasculaires consommées. En effet, les oies pourraient favoriser la productivité des plantes qu'elles sélectionnent (Hik et Jefferies 1990; Drent et van der Wal, 1999).

1.4 La Petite Oie des neiges : d'un extrême à l'autre

L'exemple de la Petite Oie des neiges à La Pérouse Bay, un site subarctique du Manitoba, illustre bien les impacts liés à une perturbation de l'équilibre au niveau trophique plantes-herbivores. Les marais salins de La Pérouse Bay sont des écosystèmes côtiers dominés par des plantes graminoides, la graminée *Puccinellia phryganode* et la cypéracée *Carex subspathacea* qui sont les espèces privilégiées par la Petite Oie des neiges à ce site (Bazely et Jefferies, 1985). Là-bas, on a observé un phénomène de surcompensation, tel qu'expliqué précédemment, alors que la pression de broutement était modérée (Cargill et Jefferies, 1984b; Hik et Jefferies, 1990). Les oies avaient donc un impact positif sur la végétation consommée. On attribuait le phénomène à une plus grande disponibilité d'azote dans le système via l'effet fertilisant des fèces et également, via la colonisation des milieux aérés par le broutement, avec des cyanobactéries fixatrices d'azote (Bazely et Jefferies, 1985, 1989). Par contre, à la suite de l'explosion de la population des oies au début des années 1990, elles sont devenues une espèce clé dans la dégradation des marais salins (Kerbes et coll., 1990). Les oies se nourrissent à partir de deux niveaux différents des plantes, les parties aériennes mais aussi, les parties souterraines (*grubbing*). Le *grubbing* affecte davantage la croissance de la plante car il vient puiser directement dans ses réserves. Ainsi, l'alimentation des oies sur les parties souterraines des plantes se traduit par une baisse de leur productivité primaire aérienne (Bélanger et Bédard, 1994 ; Zacheis et coll., 2001). À La Pérouse Bay, l'impact combiné du *grubbing* et de l'accroissement de la

population fût très important. Au printemps, les individus en escale vers leurs destinations plus nordiques, consommaient les parties souterraines des plantes qui n'avaient pas encore développé leurs feuilles (Kerbes et coll., 1990). À la fonte des neiges, les oies pouvaient ainsi extraire des rhizomes autour des mares et prélever la végétation sur de larges étendues (Kerbes et coll., 1990; Gauthier et coll., 2006). La mise à nu de ses vastes étendues a favorisé les taux d'évaporation et conséquemment, les sels inorganiques qui étaient abondants dans les sédiments marins argileux ce sont déposés en surface (Shrivastava et Jefferies, 1996; Gauthier et coll., 2006). Cette hypersalinisation des sols a par la suite eu un effet toxique sur les plantes graminoides et les autres vasculaires, ce qui a accentué la dégradation de l'habitat (Iacobelli et Jefferies, 1991; Shrivastava et Jefferies, 1996). La dégradation fût telle qu'aujourd'hui, il est même improbable d'espérer une recolonisation des lieux par la végétation d'origine, même en absence de broutement (Handa et coll., 2002). Cette dégradation de l'habitat a aussi eu un impact négatif sur la croissance des oies puisque la survie des oisons s'en est vue affectée (Williams et coll., 1993, Gauthier et coll., 2006). Le cas des marais salins de La Pérouse Bay démontre bien comment le dépassement d'un seuil critique d'un niveau trophique peut affecter comme dans ce cas, non seulement la productivité primaire du système, mais également le consommateur.

1.5 Contexte de l'étude

1.5.1 L'île Bylot

L'île Bylot (73°, 08' N et 80°, 00' W) est une île de l'archipel du Haut-Arctique canadien. Dans la plaine sud-ouest de l'île (1600 km²), la Grande Oie des neiges est l'herbivore dominant avec plus de 25 000 couples d'adultes qui y nichent chaque été (Reed et coll., 2002). Durant leur période de reproduction estivale, les oies vont utiliser préférentiellement les milieux humides riches en plantes graminoides et plus particulièrement les polygones de tourbe, qui représentent 11% de la plaine sud-ouest de l'île (Massé, 1998). Il a été démontré que les interactions plantes-herbivores (milieux humides-oies) sont significatives sur l'île Bylot (Gauthier et coll., 2004), comme c'est généralement le cas dans les milieux arctiques (Oksanen et coll., 1981). Par contre, on sait aussi que les interactions prédateurs-proies sont significatives sur ce site (Gauthier et coll., 2004). La prédation du renard arctique (*Alopex*

lagopus) sur les œufs des oies favoriserait sa survie hivernale et augmenterait la pression qu'il exerce sur ses proies principales, les lemmings (*Lemmus sibiricus*, *Dicrostonyx groenlandicus*). Les lemmings sont de petits herbivores qui montrent une abondance de population cyclique, avec des pics tous les trois ou quatre ans. Par contre, les oies en migration donne au renard l'avantage d'obtenir des sources d'énergies allochtones durant l'été. Ainsi, en période de creux d'abondance des lemmings, le renard trouve l'énergie nécessaire à sa survie hivernale via sa prédation sur les œufs des oies. Les interactions prédateurs-proies demeurent donc significatives, malgré la faible productivité primaire des plantes vasculaires du système local. Cette dernière oscille entre 22 et 72 g/m² annuellement (Gauthier et coll., 2004). À titre comparatif, la productivité primaire annuelle des plantes vasculaires varie de 6 g/m² à 817 g/m² entre le désert polaire et la taïga (Bliss et coll., 1973).

À chaque année, la Grande Oie des neiges prélève une quantité significative de tissus végétaux dans les polygones de tourbe. Son impact dépend de son succès reproducteur. En effet, le rapport jeunes: adultes de la population influence directement la pression de broutement sur les plantes graminoides (Gauthier et coll., 2004; Gauthier et coll., 2006). Avec des conditions climatiques défavorables ou avec une forte pression de prédation, le succès reproducteur des oies est faible alors qu'à l'inverse, il sera élevé. Les grandes variations annuelles dans le nombre d'oies de la population locale pourraient donc expliquer pourquoi on n'observe pas d'intensification de la pression de broutement dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, malgré l'augmentation du nombre total de Grandes Oies des neiges depuis le début des années 1990 (Gauthier et coll., 2004; Gauthier et coll., 2006). De plus, les travaux de Massé et coll. (2001) ont permis de démontrer qu'une population d'oies de 341 000 individus correspondait à la capacité portante des milieux humides de l'île à supporter une pression de broutement, sans dégradation de l'habitat. En 1997, la population d'oies avoisinait 50% de ce nombre et l'augmentation des dernières années n'a toujours pas montré l'atteinte de cette capacité portante (Gauthier et coll., 2007). On peut donc conclure que la Grande Oie des neiges n'exerce encore qu'une pression de broutement modérée sur les milieux humides de l'île Bylot, à l'inverse de la Petit Oie des neiges à La Pérouse Bay.

1.5.2 Les milieux humides de l'île Bylot et les interactions ressources-plantes-herbivores

Les milieux humides de l'île Bylot, où la Grande Oie des neiges s'alimente principalement, sont des écosystèmes formés de mosaïques d'habitats d'eau douce particuliers. On y retrouve des polygones de tourbe i.e tourbières minérotrophes structurées composées de polygones concaves avec un centre humide, de polygones plats et de polygones convexes avec un centre sec. On y rencontre également des petits lacs et des agrégations d'étangs et de mares (Massé, 1998; Ellis et Rochefort, 2004). Les polygones de tourbe sont formés par l'action du gel et du dégel et ils sont nourris par les précipitations et l'eau de fonte des terres plus hautes avoisinantes. Le climat et les processus géomorphologiques locaux sont les principaux facteurs retenus pour expliquer leur développement (Ellis et Rochefort, 2004). La végétation y est dominée par des cypéracées (*Carex aquatilis* et *Eriophorum scheuzeri*), des graminées (*Arctagrostis latifolium*, *Dupontia fischeri*, *Pleuropogon sabiniei*) et par un dense tapis de mousses brunes de la famille des Amblystegiaceae (*Drepanocladus* spp et *Aulacomnium* spp.) (Massé et coll., 2001 ; Ellis et Rochefort ; 2004). L'*Eriophorum scheuzeri* et le *Dupontia fischeri* sont les plantes graminoides principalement consommées par les oies (Manseau et Gauthier, 1993). L'*Eriophorum scheuzeri* ayant la meilleure qualité nutritive, elle est sélectionnée préférentiellement (Manseau et Gauthier, 1993). Les oies font peu de *grubbing* pendant l'été dans les polygones de tourbe puisque le couvert végétal aérien est généralement assez développé pour les nourrir lorsqu'elles commencent à s'alimenter dans cet habitat (Hugues et coll., 1994 ; Gauthier et coll., 1995). En effet, à la fin juin, la pression de broutement y est faible parce que les oies s'alimentent alors de façon dispersée dans la plaine sud-ouest de l'île et que les femelles couvent (Hugues et coll., 1994; Gauthier et coll., 1995). Après l'éclosion, la pression de broutement devient plus significative dans les polygones de tourbe alors que les familles s'y concentrent et que la population a presque doublée avec l'ajout des oisons (Hugues et coll., 1994; Gauthier et coll., 1995). Malgré tout, en début de saison et à la fin de l'été, le *grubbing* peut par contre devenir important (Gauthier, 1993). Enfin, on n'a jamais observé de phénomène de surcompensation à Bylot, via l'apport d'azote soluble contenu dans les fèces des oies, même dans les conditions actuelles de broutement modéré (Gauthier et coll., 1995 ;

Beaulieu et coll., 1996). De surcroît, on sait que la croissance des plantes graminoides des polygones de tourbe est limitée par la faible disponibilité de l'azote mais pas par celle du phosphore (Pineau, 1999) et donc, que ces plantes devraient profiter de cet apport supplémentaire d'azote soluble.

Contrairement aux marais salins de La Pérouse Bay où le couvert de mousses est épars, il y a présence d'un épais tapis de mousses brunes dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. La croissance des mousses n'y est pas limitée par la disponibilité de l'azote ni par celle du phosphore (Pineau, 1999). Les mousses (bryophytes) sont poikilohydriques, c'est-à-dire qu'elles absorbent l'eau sur toute leur surface (elles n'ont pas de racine) et elles sont très résistantes à la dessiccation (Turetsky, 2003). Elles peuvent aussi acquérir leurs nutriments sur leur surface en entier et la structure particulière de leur membrane cellulaire (cuticule peu développée) facilite les échanges de solutions de gaz et d'ions, directement avec l'environnement (Brown et Bates, 1990). Les mousses ont ainsi une capacité d'échange cationique plus élevée que les plantes vasculaires (Clymo, 1963). Par ces caractéristiques, les mousses absorbent et séquestrent donc rapidement l'azote et le phosphore inorganique (Bonan et Shugart 1989; Chapin et coll., 1987; Jonasson et Shaver, 1999; Kotanen, 2002). Il a donc été évoqué, pour expliquer l'absence de surcompensation par les plantes graminoides dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, que le tapis de mousses brunes pourrait agir comme une éponge en absorbant ou adsorbant les nutriments ajoutés par les fèces des oies. L'effet filtrant du tapis de mousses agirait donc aux dépens des plantes vasculaires, qui sont situées sous ce dernier dans le profil de sol (Gauthier et coll., 1995 ; Gauthier et coll., 1996; Beaulieu et coll., 1996 ; Pineau, 1999 ; Kotanen, 2002 ; Pouliot, 2006). À long terme, la décomposition des mousses pourrait libérer une partie de l'azote séquestré vers la zone racinaire des plantes graminoides, puisque les mousses meurent par la base et croissent par l'apex. Par contre, les processus lents de décomposition par les microorganismes dans l'Arctique, retarderaient le transfert des nutriments aux plantes broutées (Kotanen, 2002, Pouliot, 2006). À l'inverse, la majorité de l'azote séquestré dans le tapis de bryophytes pourrait aussi être perdu de façon permanente du cycle des nutriments, au profit de la tourbe et du pergélisol (Bonan et Shugart 1989; Jonasson et shaver, 1999; Kotanen; 2002). Selon cette dernière hypothèse, à long terme, les plantes

soumises au broutement perdraient une quantité importante d'azote dans le cycle des nutriments, puisqu'il serait dévié dans le pergélisol. En l'occurrence, la fertilisation n'aurait d'effet sur les plantes vasculaires que lorsqu'elle est effectuée de façon artificielle, en quantités suffisantes pour saturer le tapis de mousses. Ainsi, les nutriments pourraient atteindre la zone racinaire des plantes vasculaires et altérer significativement le rapport C/N du sol (Binkley et Hart, 1989; Li et Vitt, 1997). À ce sujet, il a été démontré que l'ajout de nutriments azotés pouvait accélérer les taux de décomposition et la minéralisation de l'azote (Robinson et coll., 1995), bien que ces effets soient plutôt inconsistants, dépendamment du rapport C/N initial (Hobbie, 2005).

Un tapis de bryophytes dans l'Arctique peut aussi agir comme un paillis, en favorisant l'humidité et en isolant les couches supérieures du sol, pour maintenir des températures fraîches (Longton, 1997). Par contre, la présence de grands herbivores peut avoir pour effets de diminuer le couvert et/ou l'épaisseur du tapis de bryophytes, via le piétinement. On a observé le phénomène avec le renne (*Rangifer tarandus platyrhynchus* Vrolik), en Norvège (Olofsson et coll., 2004). Dans cette étude, l'effet fertilisant des déchets organiques de l'herbivore mais aussi l'augmentation de la température du sol par l'amincissement du tapis de bryophytes avaient stimulé la productivité des plantes vasculaires (Brooker et van Der Wal, 2003). Par contre, à Bylot, la présence des oies, un herbivore moins massif, aurait plutôt pour effet de favoriser la colonisation des mousses (Kerbes et coll., 1990 ; Kotanen et Jefferies, 1997 ; Kotanen, 2002, Jasmin et coll., 2008). Les oies ne consomment pas les mousses (Gauthier, 1993), donc, le broutement des plantes vasculaires accroît la disponibilité de lumière qui se rend aux bryophytes. Ainsi, en diminuant le couvert de graminoides, on créerait des opportunités d'établissement pour les mousses (Jonasson, 1992; Press et coll. 1998; Bergamini et coll, 2001; Shaver et coll., 2001; van der Waal et coll., 2005; Madan et coll., 2006; Jasmin et coll., 2008 ; Klanderud, 2008). Il a aussi été démontré que l'exclusion des oies de l'écosystème à Bylot se soldait par une diminution du couvert de mousses et par une augmentation de celui en plantes graminoides. Après cinq ans, le couvert d'*Eriophorum* était passé de 36% à 50% lorsque les oies étaient exclues (Gauthier et coll., 2004 ; Gauthier et coll., 2006). Si les mousses sont une contrainte dans le cycle des nutriments pour les plantes vasculaires, la présence

des oies pourrait donc engendrer une baisse constante de la productivité primaire des plantes graminoides des polygones de tourbe et donc, il y aurait un risque associé avec l'augmentation de leur population.

Dans ce contexte, une expérience de fertilisation a été instaurée dans les polygones de tourbe de l'île Bylot en 2003. On savait déjà que la productivité primaire des plantes y était stimulée par des taux de fertilisation annuels qui variaient entre 1 et 10 g/m² pour le N et entre 0.3 et 2.5 g/m² pour le P (Pineau, 1999). Des traitements de fertilisation ont donc été choisis pour couvrir ces intervalles, afin de préciser le seuil de réaction de la végétation, puisque les intervalles initiaux étaient assez étendus. Les fèces d'oies ont aussi été utilisées comme fertilisant dans cette étude. Puisque des traitements équivalents ont été fractionnés annuellement (5 ans) ou appliqués totalement la première année de l'étude, il a aussi été possible de comparer l'impact d'une dose unique de fertilisant, comme cela est souvent fait dans les expériences de fertilisation, par rapport à des doses annuelles. Ces dernières visaient à simuler l'effet fertilisant des oies, puisque ces oiseaux reviennent à Bylot chaque été. Nos mesures ont porté sur la productivité primaire aérienne et les teneurs en nutriments des plantes vasculaires broutées et des bryophytes, ainsi que sur les taux de décomposition de la matière organique dans les polygones de tourbe, suite à l'ajout de différentes combinaisons de fertilisant pendant cinq ans. Les effets de la fertilisation à long terme ont donc été testés sur la végétation de cet écosystème, en tenant compte de la présence des mousses, ce qui n'avait encore jamais été fait. Le but était de mieux comprendre les effets à long terme de l'apport répété de nutriments dans les milieux humides de l'île Bylot, où l'on retrouve un herbivore important. Aussi, après les deux premières années de fertilisation, un premier échantillonnage a eu lieu et les résultats ont été l'objet d'un mémoire de maîtrise, (Pouliot, 2006) qui portait sur les effets à court terme de la fertilisation. Grâce à ces travaux, la contrainte de la strate muscinale dans le cycle des nutriments a été exposée. À ce sujet, la figure 1.3 schématise les principales conclusions de cette étude.

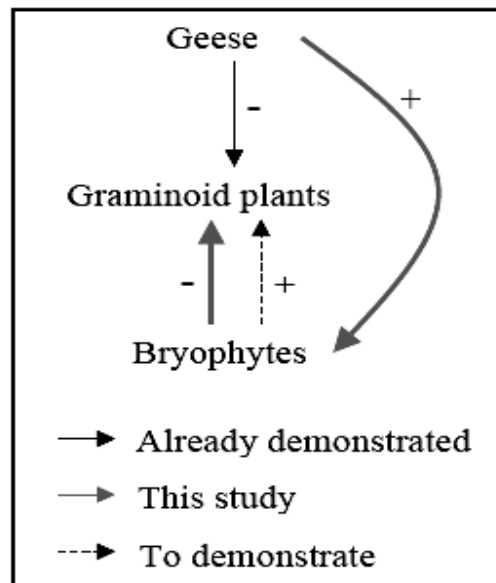


Figure 1.3 : Représentation schématique des conclusions de l'étude de fertilisation à court terme dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, par rapport aux relations trophiques entre la Grande Oie des neiges, les plantes graminoides broutées et le tapis de bryophytes (tiré de Pouliot (2006)).

Conséquemment, le but principal de la présente étude est de simuler, par l'emploi de différents traitements de fertilisation (N, P, glycine et fèces), à des doses et des fréquences contrôlées, l'addition de nutriments par les fèces d'oies dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Les buts secondaires sont de : 1) Mesurer la réponse des plantes graminoides et des bryophytes des polygones de tourbe à des apports en nutriments à long terme (5 ans). 2) Comparer nos résultats avec ceux obtenus suite à l'étude de fertilisation à court terme. 3) Mesurer l'effet du broutement sur la végétation fertilisée à long terme.

1.6 Objectifs et hypothèses

Objectif 1

Analyser la réponse des plantes graminoides consommées par les oies, en fonction de la contrainte du tapis de bryophytes présent dans les fens polygonaux, après cinq ans de fertilisation en azote et en phosphore (N, P, glycine et fèces). Le but est de mieux comprendre le recyclage des éléments nutritifs dans les polygones de tourbe de l'île Bylot en mesurant la productivité primaire aérienne des plantes graminoides, la biomasse de leur litière, la productivité primaire des mousses, l'abondance des plantes (graminoides, litière et mousses) et les taux de décomposition de la matière organique.

Hypothèse :

Après cinq ans de fertilisation répétée, en saturant le tapis de bryophyte, les plantes graminoides des milieux humides de l'île Bylot répondront à des doses en nutriments inférieures à celles auxquelles elles répondaient après deux ans de fertilisation (Pouliot, 2006).

Sous-hypothèses :

- 1- Puisque les plantes graminoides ne sont pas limitées par la disponibilité du P (Pineau, 1999), elles ne répondront pas à la fertilisation en P après 5 ans, tout comme après 2 ans (Pouliot, 2006).
- 2- En limitant le lessivage, les quantités de fertilisants appliquées annuellement auront un effet plus marqué sur la croissance de la végétation que les mêmes quantités appliquées complètement la première année de l'expérience.
- 3- D'après les travaux de Cargill et Jefferies (1984a) dans un environnement limité en N et non en P, la croissance des plantes graminoides et des mousses sera davantage favorisée par des additions combinées de N et de P comparativement à l'un ou l'autre des nutriments ajoutés seuls.
- 4- Après 5 ans de fertilisation, les taux de décomposition et donc, le recyclage des éléments nutritifs, seront favorisés avec la fertilisation annuelle. La modification du rapport C/N et l'accès privilégié des microorganismes à un plus grand pool de

nutriments accélèrera la décomposition de la matière organique (Robinson et coll., 1995; Hobbie, 2005).

- 5- Selon Schimel et Chapin (1996), les plantes graminoides arctiques peuvent assimiler la glycine, un acide aminé, plus rapidement que l'azote inorganique. Donc, pour un apport équivalent ($1 \text{ g N/m}^2/\text{an}$), les graminoides fertilisées avec la glycine auront une meilleure croissance que celles fertilisées avec l'azote inorganique.
- 6- Après cinq ans de fertilisation, les plantes graminoides répondront positivement à des apports en N organique annuels (fèces d'oies), à l'inverse des résultats après deux ans de fertilisation (Pouliot, 2006).

Objectif 2

Mesurer l'effet du broutement par les oies en fonction des traitements de fertilisation en N et en P (N, P, glycine et fèces), à long terme. Le but est de mieux comprendre l'influence de la Grande oie des neiges sur la productivité primaire aérienne des plantes graminoides, la biomasse de leur litière, la productivité primaire des mousses, l'abondance des plantes (graminoides, litière et mousses) et les taux de décomposition de la matière organique.

Hypothèse :

Selon Gauthier et coll. (1995) et Beaulieu et coll. (1996), les plantes graminoides puisent dans leurs réserves souterraines pour compenser la perte de tissus à la suite du broutement. Donc, pour un même traitement de fertilisation, la croissance et l'abondance des plantes graminoides broutées seront inférieures à celles des plantes graminoides non broutées.

2. Matériels et Méthodes

2.1 Site d'étude

L'expérience s'est déroulée dans une vallée glacière (50 km²) de la plaine sud-ouest de l'île Bylot (73°, 08' N et 80°, 00' W) au Canada, à 10 m au-dessus du niveau de la mer. D'une superficie de 1600 km², la plaine sud-ouest de l'île est un site d'importance pour la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) avec une population de plus de 25 000 couples d'adultes qui y nichent chaque été (Reed et coll., 2002). La population de la plaine sud de l'île Bylot est passée d'environ 50 000 individus en 1983 à environ 100 000 individus en 2003 mais leur nombre varie d'une année à l'autre selon leur succès reproducteur (Reed et coll., 2002). La vallée est occupée principalement par des milieux humides d'eau douce ainsi que des terres mésiques en périphérie.

Les milieux humides sont caractérisés par des polygones de tourbe de 10 à 20 m de diamètre et de trois types différents. Il y a les polygones convexes (secs), les polygones concaves (plus humides) et les polygones plats. Les polygones concaves et les polygones plats ont en leurs centres une dépression humide de fen ou un étang, dépendamment de leur profondeur. Les fens et les pourtours des étangs sont dominés par une végétation composée de cypéracées (*Carex aquatilis* et *Eriophorum scheuzeri*), de graminées (*Arctagrostis latifolium*, *Dupontia fisheri*, *Pleuropogon sabinei*) et d'un dense tapis continu de mousses brunes (*Drepanocladus spp*, *Aulacomnium spp...*) (Ellis et Rochefort, 2004). Le mollisol oscille entre 10 et 30 cm, dépendamment des variations climatiques interannuelles. Dans les endroits plus secs (polygones convexes, bourrelets des polygones concaves, terres mésiques surélevées), le saule arctique (*Salix arctica*) domine le paysage, avec un couvert parsemé de plantes graminoides (Gauthier et coll., 1996, Pouliot, 2006). Dans tous ces types d'habitats, les oies s'alimentent principalement des plantes graminoides *Eriophorum scheuzeri* et *Dupontia Fisheri* (Manseau et Gauthier, 1993) et elles retournent dans ces mêmes endroits pour se nourrir à chaque année. Le tableau 2.1 présente l'abondance moyenne des espèces végétales retrouvées dans les parcelles témoins de l'aire d'étude.

La température annuelle moyenne (1993-2003) à l'Île Bylot est de -14.8°C . Pendant la saison estivale (juin-juillet-août), cette moyenne augmente à 4.5°C alors qu'au cours de l'hiver (décembre-janvier-février), elle peut descendre aussi bas que -32.6°C . Le mois le plus chaud de l'année est juillet avec une moyenne de 6.3°C et le mois le plus froid est février, lorsque la température moyenne de l'air atteint -39.2°C . Du 1^{er} juin au 17 août, la quantité de précipitations, principalement de la pluie, atteint en moyenne 80.6 mm (Cadieux et coll., 2008). De 2003 à 2007, les années durant lesquelles l'expérience de fertilisation a eu lieu, les précipitations estivales (juin-juillet-août) ont été beaucoup plus importantes que la moyenne, pendant les trois premières années et très inférieures la dernière année (110.4 - 141.5 - 131.5 - 94.5 et 62.7 mm). Les températures moyennes de l'air quant à elles ont oscillé autour de la moyenne de 2004 à 2007 (3,7 – 4,6 – 5,2 – 4,4) (voir annexe 1) (Données de 2003 non disponibles). Enfin, la l'épaisseur de neige au début juin durant ces années était entre 20 et 35 cm (Gauthier, données non publiées).

Tableau 2.1: Abondance moyenne (%) par espèce végétale pour le traitement témoin après cinq saisons de croissances dans les polygones de tourbe de l'île Bylot (n=24).

Plantes vasculaires ¹	Recouvrement (%)	Bryophytes ²	Recouvrement (%)
Graminoïdes	≈ 21	Mousses brunes	≈ 90
<i>Carex aquatilis</i> Whalenb var <i>stans</i> (Drej.) Boot.	1,6	<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwaegr.	1,9
<i>Dupontia fisheri</i> R. Br.	13,2	<i>Brachythecium turgidum</i> (Hartm.) Kindb	1,5
<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	3,5	<i>Bryum</i> Hedw. sp.	+
<i>Eriophorum angustifolium</i> subsp. <i>angustifolium</i> Honck.	2,8	<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	6,1
		<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) var. arcticum (Williams) Sav.-Ljub.	10,0
		<i>Cinclidium arcticum</i> Bruch & Schimp. in B.S.G.	8,6
Non-graminoïdes	≈ 0,7	<i>Drepanocladus</i> (C. Mull.) G. Roth sp.	58,9
<i>Pedicularis sudetica</i> Willd.	0,7	<i>Meesia triquetra</i> (Richt.) Angstr.	0,8
<i>Stellaria longipes</i> Goldie	+	<i>Oncophorus wahlenbergii</i> Brid.	+
		<i>Polytrichum swartzii</i> Hartm.	0,8
		<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees in Sturm var. <i>subsecundum</i> var. <i>andrusii</i> Crum.	+
		Hépatiques	1,2

+ = -0,5%

¹ Autorité botanique : Aiken et coll. (2003)

² Autorité botanique : Anderson et coll. (1990)

2.2 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental a été pensé pour une étude de fertilisation devant s'étaler sur une période de cinq ans (2003-2007). Tout de même, un premier échantillonnage qui visait à mesurer les effets à court terme de la fertilisation a été effectué après deux ans (2004) et ce, pour être capable de comparer notre étude avec ce qui est fait habituellement dans la littérature. Le premier échantillonnage a été l'objet d'un mémoire de maîtrise par Pouliot (2006). Quant à lui, le deuxième échantillonnage a eu lieu après cinq ans, à la fin de l'été 2007 et les résultats sont l'objet de la présente étude.

Initialement, le dispositif expérimental était un plan en blocs complets aléatoires. On retrouvait six réplicats (blocs). Les six blocs avaient été choisis aléatoirement parmi différents polygones de tourbe séparés l'un de l'autre d'au moins 500 m (figure 2.1). Dans chaque bloc, on retrouvait 14 parcelles principales de 2 m x 2 m, incluant un témoin, disposées aléatoirement et distantes d'au moins 5 m. Chacune des parcelles recevaient des traitements de fertilisation différents (tableau 2.2). De plus, les parcelles étaient entièrement exclues du broutement par les oies grâce à un grillage métallique d'une hauteur de 50 cm. Ce dispositif est demeuré tel quel pendant les deux premières années de fertilisation, jusqu'au premier échantillonnage. Par la suite, pour les 3^{ème} et 4^{ème} années de fertilisation, la moitié du grillage métallique a été retiré aléatoirement à chaque parcelle, pour n'exclure finalement qu'une superficie de (2 m x 1 m) (figure 2.2). Le dispositif expérimental est ainsi devenu un plan en tiroirs (split-plot) avec le traitement de fertilisation en parcelle principale et un traitement de broutement en sous-parcelle (brouté vs. non-brouté). Enfin, au printemps de la 5^{ème} année de fertilisation, le grillage métallique a été remplacé sur la totalité de la parcelle principale (2 m x 2 m) pour mesurer la croissance de la végétation à la fin de cette saison de croissance.

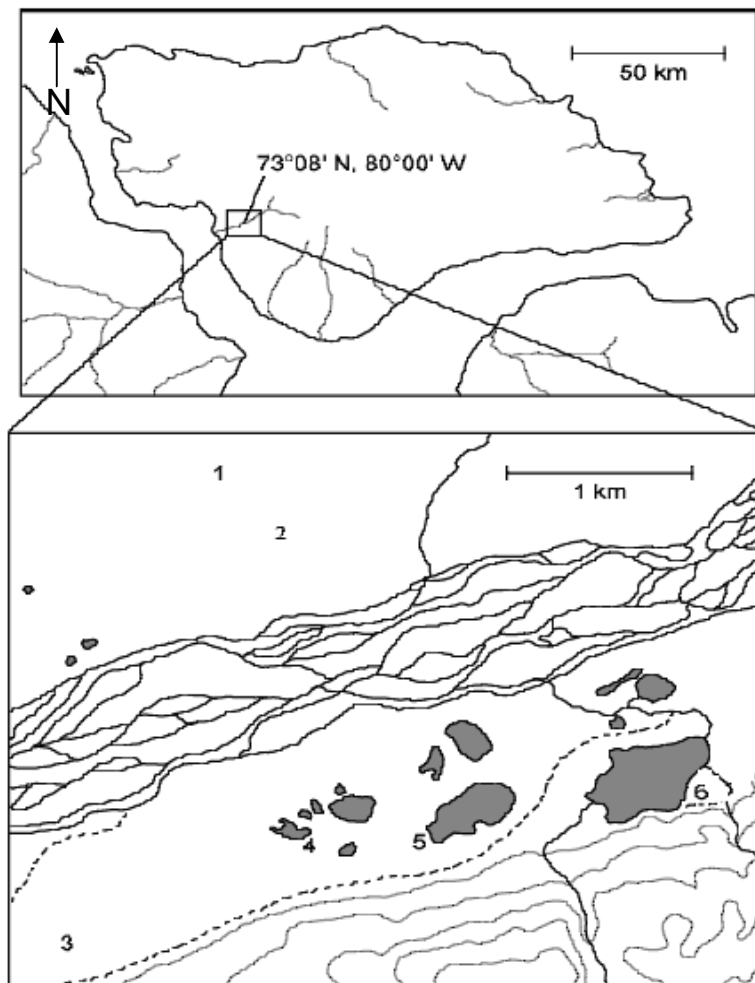


Figure 2.1 : Aire d'étude dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, les nombres de 1 à 6 situent les six répliquats (blocs) de l'expérience de fertilisation.



Pouliot, 2004



Marchand-Roy, 2006

Figure 2.2 : Configuration des parcelles expérimentales (2 m x 2 m) la 1^{ère} et 2^{ème} année de fertilisation vs. les 3^{ème} et 4^{ème} année (2 m x 1 m) de fertilisation. Un traitement brouté vs. non-brouté a été ajouté en sous-parcelle au début de la 3^{ème} année de fertilisation. Le dispositif expérimental en bloc complet aléatoire est alors devenu un dispositif expérimental en tiroirs. - - - : emplacement de la clôture enlevée puis remplacée la 5^{ème} et dernière année.

Puisque l'on sait que la productivité primaire des plantes des polygones de tourbe de l'île Bylot est stimulée par des taux de fertilisation annuels qui varient entre 1 et 10 g / m² pour l' N et 0.3 et 2.5 g / m² pour le P (Pineau, 1999), les 14 traitements de fertilisation couvrent ces intervalles (tableau 2.2). De plus, des traitements ont été appliqués une seule fois la première année de l'expérience (doses individuelles) et d'autres ont été répétés à chaque année pendant cinq ans (doses annuelles). Le même traitement annuel de fèces (40 fèces/m²) qui avait été utilisé par Pineau (1999) dans les milieux humides de l'île Bylot a été réutilisé pour cette étude. Puisque les fèces n'étaient pas diluées dans l'eau lors de leur application, ce traitement a été privilégié pour faciliter l'épandage dans la parcelle et parce qu'il représente deux fois la densité de fèces déposées par la population actuelle d'oies. On a mesuré que les apports en N du traitement de fèces variaient entre 0,6 et 1 g N/m² (Pouliot, 2004, données non publiées et Beaulieu et coll., 1996) et que les apports en P étaient d'environ 0,09 g/m². En effet, la concentration total d'N des fèces a été mesurée à environ 1,5 % et la concentration totale de P à 0,22 %, pour 1 gramme de matière sèche (\approx 1 fèce) (Pouliot, 2004, données non publiées). Le traitement de glycine a été choisi pour sa part parce que les plantes arctiques seraient capables d'absorber les acides aminés

directement dans le sol (Kielland, 1997; Henry et Jefferies 2003b) et que les polygones de tourbe ont des concentrations importantes en acides aminés (Atkin 1996; Henry & Jefferies 2002). Également, les taux d'absorption des acides aminés seraient inversement proportionnels à leurs poids moléculaires (Kielland, 1994). Ainsi, la glycine étant l'acide aminé avec le plus faible poids moléculaire, elle montrerait le plus grand potentiel d'absorption par les plantes (Chapin et coll., 1993). La dose de glycine appliquée a été choisie en fonction de la dose qui avait été utilisée par Schimel et Chapin (1996) dans un environnement similaire. Ils avaient montré qu'avec cette quantité, les plantes graminoides absorbaient l'acide aminé plus rapidement que l'ammonium (NH_4^+). La glycine est composée de 19 % d'azote. Pour les autres traitements, puisque les travaux de Pineau (1999) ont montré que les plantes graminoides des milieux humides répondaient à des additions de 10 g N/m^2 et qu'elles n'étaient pas influencées par des doses de 1 g N/m^2 , des doses intermédiaires de 3 et 5 g N/m^2 ont été sélectionnées. Pour le phosphore, la même dose élevée de 3 g P/m^2 testée par Pineau (1999) a été appliquée à chaque année et une dose intermédiaire de 1 g P/m^2 a également été sélectionnée. Les doses individuelles, appliquées une seule fois la première année de l'expérience, correspondaient quant à elles à la somme des apports annuels de 1 g N/m^2 , de 3 g N/m^2 et de 1 g P/m^2 pendant cinq ans. Les traitements d'azote et de phosphore (NP) combinés correspondaient quant à eux aux doses intermédiaires de 3 et 5 g d'azote avec des doses intermédiaires de phosphore et ils visaient à mesurer les effets de l'ajout commun de ces nutriments en une dose individuelle (1^{ère} année) ou en des doses annuelles.

Tableau 2.2 : Descriptions des traitements de fertilisation.

# Traitements	Fertilisants	N ou Glycine (g/m ²)	P (g/m ²)	Années d'application
1	Témoin	-	-	-
2	Fèces	40 fèces (500 g)		2003 à 2007
3	Glycine	2.5	-	2004 à 2007
4	Azote	1	-	2003 à 2007
5	Azote	3	-	2003 à 2007
6	Azote	5	-	2003 à 2007
7	Azote	5	-	2003
8	Azote	15	-	2003
9	Phosphore	-	1	2003 à 2007
10	Phosphore	-	3	2003 à 2007
11	Phosphore	-	5	2003
12	Azote + Phosphore	3	0.5	2003 à 2007
13	Azote + Phosphore	15	2.5	2003
14	Azote + Phosphore	5	1	2003 à 2007

n.b. le traitement avec la glycine n'a été appliqué qu'à partir de la deuxième année de fertilisation.

La fertilisation a été effectuée à la fin juin ou au début juillet selon les années, après la fonte des neiges, dès que les polygones n'étaient plus inondés. Les fèces ont été récoltées fraîches sur le terrain, une heure ou moins après qu'elles aient été déféquées par des oies observées au télescope. Les fèces ont été récoltées avec une cuillère et transportées jusqu'au laboratoire du camp dans des sacs de polyéthylène où elles ont été pesées avant d'être systématiquement appliquées dans les parcelles expérimentales. Par souci de consistance, 500 g de fèces fraîches ont été estimées à 40 fèces. L'azote inorganique a été appliqué sous forme de nitrate d'ammonium (34-0-0) (NH₄NO₃) et le phosphore inorganique sous forme d'acide phosphorique (0-46-0) (H₃PO₄). L'azote inorganique et la

glycine ont été dilués dans l'eau avant leur application avec un arrosoir de jardin. Les fèces et l'acide phosphorique ont quant à eux été appliqués manuellement et uniformément sur toute la parcelle expérimentale avant d'être arrosés avec une quantité d'eau équivalente (2L) à l'application des fertilisants liquides, incluant le témoin. Une attention particulière a été portée pour ne pas fertiliser lorsqu'il y avait de forts vents ou de la pluie.

2.3 Échantillonnage des plantes vasculaires (graminoïdes) et des bryophytes

La phytomasse a été récoltée au pic de production (1^{er} au 15 août 2007) car il s'agit d'une bonne estimation de la productivité primaire aérienne nette annuelle (Gauthier et coll., 1995). Les espèces graminoides consommées par les oies uniquement ont été considérées (*D. Fisheri*, *E. Scheuzeri*, *C. aquatilis*) car les autres espèces de plantes vasculaires n'étaient pas abondantes. Les données de ces trois espèces de plantes graminoides ont été mises en commun puisque nous n'étions pas intéressé à connaître la productivité d'une espèce en particulier mais bien celle englobant les plantes consommées par les oies. Enfin, les moyennes de productivité primaire aérienne des plantes graminoides et des bryophytes ont été calculées pour chaque sous-parcelle expérimentale.

Pour les plantes graminoides, deux échantillons de 100 cm² ont été récoltés dans chaque sous-parcelle, sur une profondeur de 10 cm. Les échantillons ont ensuite été transportés dans des sacs de polyéthylène et ils ont été ramenés au camp dans des boîtes de plastique. Les échantillons ont ensuite été conservés à l'ombre sous une bâche de plastique et ils ont été triés dans les trois jours suivants leur récolte. Lors du tri, les feuilles vertes ainsi que les parties blanches et vertes des tiges au-dessus du dernier méristème de croissance ont été conservées pour les mesures de la biomasse aérienne sèche (voir annexe 2). Les parties mortes sur les plants ont également été conservées pour chaque échantillon, afin d'obtenir la biomasse sèche de la litière. Le nombre de tiges et d'inflorescences de chaque espèce de plantes graminoides a aussi été compté pendant le tri, pour obtenir des valeurs de densités associées à chaque sous-parcelle expérimentale. Pour estimer la productivité primaire aérienne des plantes graminoides (g/m²), les échantillons ont été séchés au camp à 45°C

pendant 24h dans des enveloppes de carton pré-pesées à sec. Enfin, les échantillons ont été ramenés au laboratoire du Département de Phytologie de l'Université Laval pour être pesés. Ils ont alors été re-séchés à 45°C jusqu'à l'atteinte d'un poids constant, puis ils ont été conservés dans un dessiccateur avant d'être pesés à une précision de +/- 0,001 g. Toutes les données de phytomasse sont ici reportées en termes de matière sèche.

La productivité primaire des mousses (PPM, g/m²) quant à elle a été estimée selon l'équation suivante tirée de Vitt et Pakarinen (1977) :

$$\text{PPM} = [B * C] / [SE * H] \text{ où:}$$

B = biomasse sèche (g),

C = croissance moyenne annuelle (m),

SE = surface échantillonnée (m²) et

H = hauteur moyenne des mousses vivantes (partie verte de la mousse) (m).

Deux échantillons (carottes) de 15 cm² (SE) ont été récoltés au pic de production entre le 1^{er} et le 15 août 2007 dans chaque sous-parcelle. La partie verte des mousses de l'échantillon (les tissus actifs photosynthétiquement) a été conservée pour les mesures de la biomasse sèche (B). La partie verte constitue la couche supérieure du tapis de mousses, alors que sous cette dernière, on a une couche brune moins active photosynthétiquement et en décomposition, qui se rend jusqu'au niveau des racines des plantes vasculaires. Enfin, plus en profondeur, on a le profil de tourbe qui commence. La hauteur de la partie verte conservée a également été mesurée avec une règle, à 20 endroits autour de la carotte, pour obtenir la hauteur moyenne des mousses vivantes (H). Enfin, les échantillons ont été ramenés au laboratoire du Département de Phytologie de l'Université Laval pour être pesés. Ils ont alors été re-séchés à 45°C jusqu'à l'atteinte d'un poids constant, puis ils ont été conservés dans un dessiccateur avant d'être pesés à une précision de +/- 0,001 g. Toutes les données de phytomasse sont ici reportées en termes de matière sèche.

Pour mesurer la croissance annuelle moyenne des bryophytes (C), deux méthodes différentes ont été utilisées. Tout d'abord, les espèces *Polytrichum swartzii* et *Meesia*

triquetra ont des différences claires de leur croissance annuelle représentées par un espacement caractéristique des feuilles (*Polytrichum swartzii*) ou une couleur distinctive (*Meesia triquetra*) (Vitt et Pakarinen, 1977, Pouliot, 2006). Ainsi, lorsque ces mousses (marqueurs naturels) étaient présentes, plus d'une vingtaine de tiges ont été récoltées dans chaque sous-parcelle, au même moment que l'échantillonnage des carottes. Ces mousses ont ensuite été séchées au camp, à environ 45°C pendant quelques heures et elles ont été conservées dans des enveloppes de carton. Ensuite, par la méthode des marqueurs externes, on a marqué une soixantaine de mousses par sous-parcelle, surtout les espèces dominantes des polygones de tourbe de l'île Bylot, pour suivre leur croissance annuelle. À la fin de l'été de la 4^{ème} année de fertilisation (4 au 20 août), les mousses des genres *Drepanocladus*, *Campylium* et *Calliargon* ont été marquées avec une peinture insoluble à base d'huile (Sharpie®), qui n'affectait pas leur croissance (Pouliot, 2006). Une paille avec une fente à 5 mm de la base a été utilisée comme gabarit pour venir faire une ligne au pinceau à 5 mm de l'apex de chaque mousse (voir annexe 2). Les mousses (60) ont été marquées à l'intérieur de deux aires aléatoires de 10 cm x 10 cm (30 tiges/aire) par sous-parcelle. Ces aires ont ensuite été identifiées avec des brochettes afin de pouvoir les retrouver l'année suivante. Les mousses ont été marquées à la fin de la 4^{ème} année de fertilisation car, pour une même saison de croissance, le délai au printemps avant de pouvoir les marquer se solderait par une sous-évaluation de leur croissance annuelle (Pouliot, 2006). Ce délai serait causé par la technique du marquage qui requière des conditions sèches uniquement lors de son application, pour que la peinture tienne bien par la suite. Le marquage devait donc être effectué après la fonte des neiges. Pour corriger ce biais, nous estimons que le marquage des mousses à la fin de l'été, alors qu'elles ont fini de croître, doit permettre d'évaluer plus réalistement leur croissance l'année suivante. Ainsi, à la fin de la 5^{ème} année de fertilisation, la superficie de chaque aire regroupant les mousses marquées à la fin de la 4^{ème} année de fertilisation a été récoltée, sur une profondeur de 10 cm, en même temps que les échantillons pour la biomasse. Ensuite, les mousses ont été triées au camp pour retracer les individus marqués. Ces derniers ont enfin été séchés à 45°C pendant quelques heures puis ils ont été conservés dans des enveloppes de carton. Au laboratoire de Phytologie de l'Université Laval, les marqueurs naturels et les marqueurs externes ont ensuite été réhydratés et mesurés avec un vernier électronique (+/- 0,01 mm), sous le binoculaire.

Toutes les moyennes d'accroissement annuel ont été recensées par espèces. Finalement, on a seulement utilisé les mesures avec les marqueurs externes pour obtenir la productivité primaire des mousses, car les marqueurs naturels n'ont pas été retrouvés en quantités suffisantes dans chaque traitement.

2.4 Abondance en espèces (%)

Pour évaluer l'abondance en espèces en fonction de la fertilisation et du broutement par les oies, deux quadrats de 25 cm x 25 cm par sous-parcelle ont été sondés systématiquement, du début août à la mi-août, dans la partie centrale de la parcelle où il n'y avait jamais eu d'échantillonnage. Au final, le % de recouvrement des plantes graminoides (100 %) et des bryophytes (100 %) ainsi que leur abondance relative par espèce ont été estimés.

2.5 Taux de décomposition

Pour tester l'effet de l'addition de nutriments sur les taux de décomposition de la matière organique des polygones de tourbe, dix sacs à décomposition, insérés dans le milieu de chaque sous-parcelle non broutée au début de la 1^{ère} saison de fertilisation (2003), ont été récoltés à la fin de la 5^{ème} saison de fertilisation (15-20 août 2007). Les sacs à décomposition (5,5 cm x 6 cm) ont été cousus à partir de tissu en polyester de type moustiquaire, avec du fil de nylon de 1 mm. Chaque sac a été rempli de matériel végétal préalablement séché (environ 1,5 g de plantes vasculaires et de mousses). Chaque sac était rempli avec le matériel du bloc dans lequel il a été enfoui. Préalablement à leur enfouissement, les sacs remplis ont été séchés et pesés à 45°C jusqu'à l'obtention d'un poids constant, puis ils ont été conservés dans un dessiccateur avant d'être pesés à une précision de $\pm 0,001$ g, puis ils ont été rangés dans des sacs de plastique. Sur le terrain, les sacs à décomposition ont été insérés verticalement dans le sol au niveau du pic d'abondance des racines des plantes vasculaires, là où l'on suspectait les plus hauts taux de décomposition. En moyenne, la profondeur d'incubation pour tous les traitements a été de 10 cm. À la fin de la 5^{ème} saison de fertilisation, tous les sacs à décomposition ont été récoltés et ramenés au campement dans des sacs de plastique. Pour obtenir le poids sec

final du matériel végétal après la période d'incubation, les sacs ont été rincés avec de l'eau distillée et ils ont été séchés à 45°C pendant 48h. Enfin, les échantillons ont été ramenés au laboratoire du Département de Phytologie de l'Université Laval pour être pesés. Les sacs ont alors été nettoyés à sec pour enlever les sédiments et les racines des plantes vasculaires qui les avaient envahi. Finalement, ils ont été séchés à 45°C jusqu'à l'atteinte d'un poids constant, puis ils ont été conservés dans un dessiccateur avant d'être pesés à une précision de +/- 0,001 g.

Les taux de décomposition (TD) sont exprimés en terme de pourcentage de masse perdue :

$$TD = [(X_o - X) / X_o] * 100 \text{ où}$$

X_o = poids sec du matériel végétal initial

X = poids sec du matériel végétal à la fin de l'incubation

Les moyennes des taux de décomposition des 10 sacs de chaque sous-parcelle non broutée ont été calculées.

2.6 Analyses chimiques

Après cinq ans d'application des traitements de fertilisation, les teneurs en N et P des parties aériennes des plantes graminoides et des mousses ainsi que celles de la matière organique des sacs à décomposition ont été analysées. Les échantillons des sous-parcelles ont été combinés en catégories (graminoides, mousses, matière organique des sacs à décomposition) pour ces analyses. Les échantillons ont été préalablement broyés puis l'N a été dosé par colorimétrie avec un spectrophotomètre « UV-visible Hitachi, modèle U-1100 » à la suite d'une digestion micro-kjeldahl (Isaac et Johnson, 1976 ; Nkonge et Ballance, 1982). Pour le P, il a été déterminé à la suite d'une digestion avec des acides nitriques et perchloriques et d'un dosage par colorimétrie avec le même spectrophotomètre (Tandon et coll., 1968). Les analyses ont été effectuées au Laboratoire de l'Environnement, Université Laval, Québec.

2.7 Analyses statistiques

Une ANOVA à deux voies pour un plan en tiroirs a été réalisée sur les variables de productivité primaire aérienne des mousses et des plantes graminoides, de densité de leurs tiges et de leurs inflorescences, ainsi que de leur abondance (% de recouvrement) et enfin de teneurs en N et en P des graminoides et des mousses. Une ANOVA à deux voies pour un plan en blocs complets aléatoires a par contre été effectuée pour les taux de décomposition de la matière organiques et les teneurs en N et P de cette matière organique contenue dans les sacs à décomposition. En effet, puisque les sacs à décomposition n'ont été enfouis que dans la sous-parcelle exclue du broutement, cette dernière a alors été considérée comme une parcelle principale. Des contrastes simples *a priori* (9) ont été choisis pour comparer des traitements de fertilisation précis sur les différentes variables mesurées. De plus, des contrastes polynomiaux *a priori* (4) ont été choisis pour évaluer les effets linéaires et quadratiques de l'augmentation de doses de N et de P sur les variables. Le tableau 2.3 résume les contrastes choisis. Tout d'abord, un contraste *a priori* a permis de comparer le traitement témoin avec tous les autres traitements. Deux autres contrastes *a priori* ont ensuite permis de comparer si le traitement fève ou le traitement glycine avaient un effet par rapport au témoin. Le traitement de glycine a également été comparé avec son traitement inorganique équivalent (1 g N/m²), par un autre contraste *a priori*. Les effets des apports combinées de N et de P ou des apports simples de N ou de P ont quant à eux pu être comparé par deux contrastes *a priori*. Les fertilisants en N, appliqués en une seule dose la première année de l'expérience, ont été comparés avec leurs doses similaires de fertilisants en N, mais dont l'application avait été fractionnée sur cinq ans et ce, par un autre contraste *a priori*. Un autre contraste a aussi permis de faire la même comparaison avec le phosphore. Enfin, quatre contrastes polynomiaux *a priori* ont permis de comparer les effets linéaires et quadratiques des apports croissants de doses annuelles de N ou de P.

Pour toutes les analyses, le niveau de signification a été fixé à $p < 0,05$ et les données ont été testées pour l'homogénéité et la normalité de la variance. Donc, les données de teneur en N total et d'abondance des graminoides ont subi une transformation logarithmique et les données de densité d'inflorescences, de productivité primaire des bryophytes, d'abondance

en litière et de teneur en N de la matière organique des sacs à décomposition ont subi une transformation racine carrée pour respecter l'homogénéité de la variance. Toutes les analyses ont été conduites en utilisant les procédures PROC MIXED, pour le plan en tiroirs et PROC GLM, pour le plan en blocs complets aléatoires, de SAS software (2005).

Tableau 2.3 : Contrastes choisis *a priori* pour comparer les effets de la fertilisation (les nombres entre parenthèses correspondent aux traitements de fertilisation du tableau 2.2)

<i>Contrastes a priori</i>
1. Témoin (1) vs. autres traitements (2 à 14)
2. Témoin (1) vs. fèces (2)
3. Témoin (1) vs. glycine (3)
4. Glycine (3) vs. 1N (4)
5. N+P (faible)(12) vs. N+P (forte)(14)
6. N (5,6,8) vs. N + P (12, 13, 14)
7. P (9) vs. P + N (14)
8. 1 application N (7,8) vs. 5 applications de N (4,5)
9. 1 application P (11) vs. 5 applications de P (9)
10. Effet linéaire N (1,4,5,6)
11. Effet quadratique N (1,4,5,6)
12. Effet linéaire P(1,9,10)
13. Effet quadratique P (1,9,10)

3. Résultats

3.1 Effets des additions de nutriments

3.1.1 Paramètres de croissance

Les apports en azote ont eu un effet positif sur la densité de tiges des plantes graminoides ($p < 0.001$, contraste 10, tableau 3.1). Cette dernière était plus élevée de 67% avec la plus forte dose de 5 g N/m²/an, en comparaison avec le témoin (figure 3.1). Les apports en phosphore n'ont par contre eu aucun effet.

Les couverts de plantes graminoides et de litière ont également répondu positivement aux apports annuels en azote inorganique ($p = 0.006$ et $p < 0.001$, contraste 10, tableau 3.3). Avec la dose la plus élevée en azote, le couvert de graminoides a augmenté de 86 % par rapport au témoin et celui de litière a augmenté de 200 % (figure 3.2). Quant à lui, le couvert de bryophytes n'a pas été affecté par l'N lorsqu'il y avait du broutement. Par contre, lorsqu'il n'y avait pas de broutement, les apports en azote ont eu un effet négatif sur le couvert de bryophytes ($p = 0.010$, contraste 10, tableau 3.3). En effet, il a diminué de 15 % entre le traitement témoin et celui avec la plus forte dose d'N (figure 3.2). Enfin, les apports en phosphore n'ont pas eu d'effet ni sur les couverts de graminoides et de litière et ni sur ceux de bryophytes.

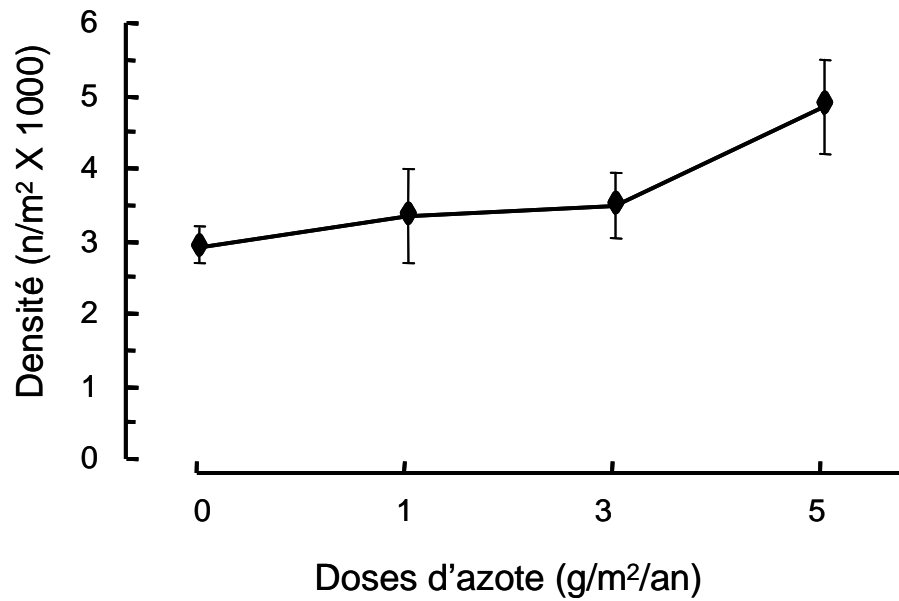


Figure 3.1: Densité en tiges (n/m^2) des plantes graminoides (*Eriophorum*, *Dupontia*, *Carex*) en fonction des traitements d'azote inorganique annuels ($g/m^2/an$), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Moyenne \pm erreur-type ($n=48$). Voir tableau 3.1 pour la valeur de (p).

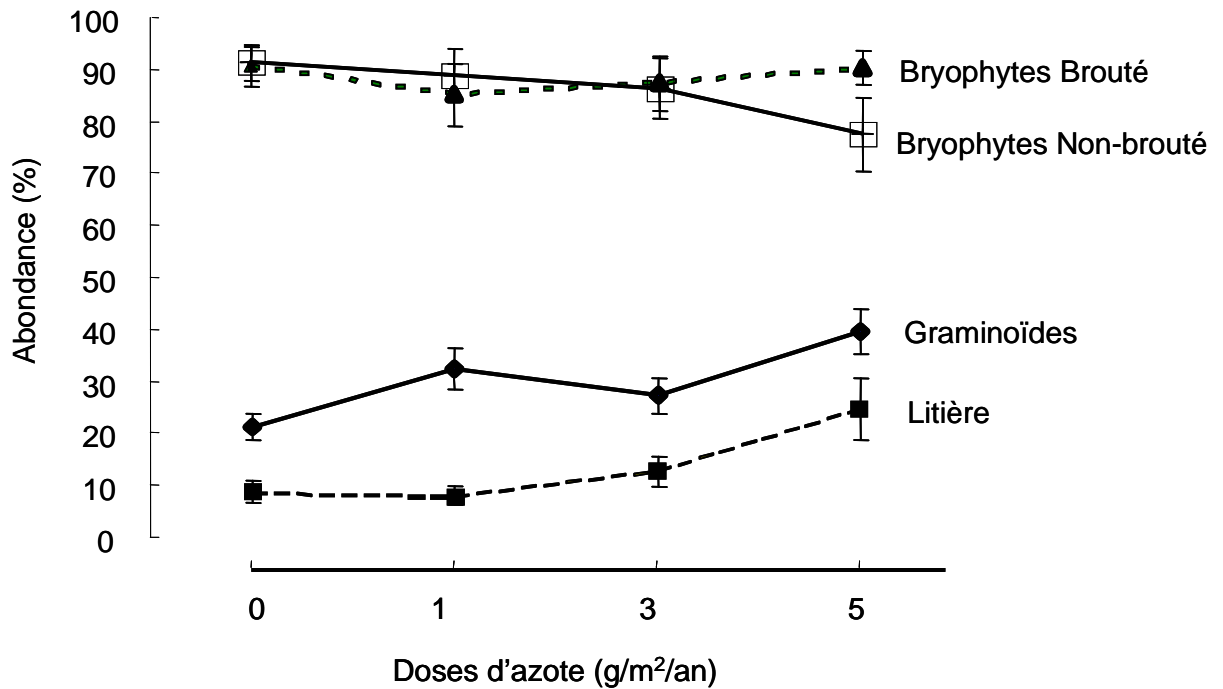


Figure 3.2: Abondance (%) des plantes graminoides (*Eriophorum*, *Dupontia*, *Carex*), de la litière et des bryophytes en fonction des traitements d'azote inorganique annuels (g/m²/an), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Moyenne \pm erreur-type, graminoides et litière (n=48), bryophytes Brouté et Non-brouté (n= 24). Voir tableau 3.3 pour les valeurs de (*p*).

3.1.2 Productivité primaire des graminoides et des bryophytes et biomasse de la litière

Les apports en azote inorganique ont favorisé la productivité primaire aérienne des plantes graminoides ($p < 0.001$, tableau 3.1, contraste 10). La biomasse de la litière a également été favorisée, mais uniquement dans les sous-parcelles où il n'y avait pas de broutement (effet linéaire ($p < 0.001$) et effet quadratique ($p = 0.001$), tableau 3.1, contraste 10 et 11). Pour les plantes graminoides, on a obtenu une productivité primaire aérienne supérieure au témoin de 24 % avec la plus faible dose de 1 g N/m²/an, de 41 % avec la dose intermédiaire de 3 g N/m²/an et de 103 % avec la plus forte dose de 5 g N/m²/an (figure 3.3). Quant à elle, la biomasse de la litière du traitement non brouté a augmenté de façon importante avec des

doses d'azote de 3 g/m²/an et plus. En effet, on trouve une biomasse en litière plus élevée de 64 % entre le traitement de 3 g N/m²/an et celui de 5 g N/m²/an, alors qu'elle est stable, environ 50 g/m², entre le traitement témoin et celui de 3 g N/m²/an (figure 3.3).

Chez les bryophytes, les apports en azote n'ont pas eu d'effet sur leur productivité primaire (tableau 3.1, contraste 10). Tout de même, on note une tendance pour une diminution de cette dernière avec l'augmentation des doses d'azote (effet linéaire avec $p= 0.088$). En effet, avec des apports annuels de 1 g N/m²/an, la productivité primaire des bryophytes augmente de 41 % par rapport au témoin, mais elle diminue ensuite avec des apports en azote supérieurs. Avec le traitement de 5 g N/m²/an, la productivité primaire des bryophytes est même inférieure au témoin de 21 % (figure 3.3).

Enfin, les apports annuels de phosphore n'ont eu aucun effet sur la productivité des plantes graminoides et des bryophytes, ainsi que sur la biomasse de la litière (tableau 3.1, contraste 12 et 13).

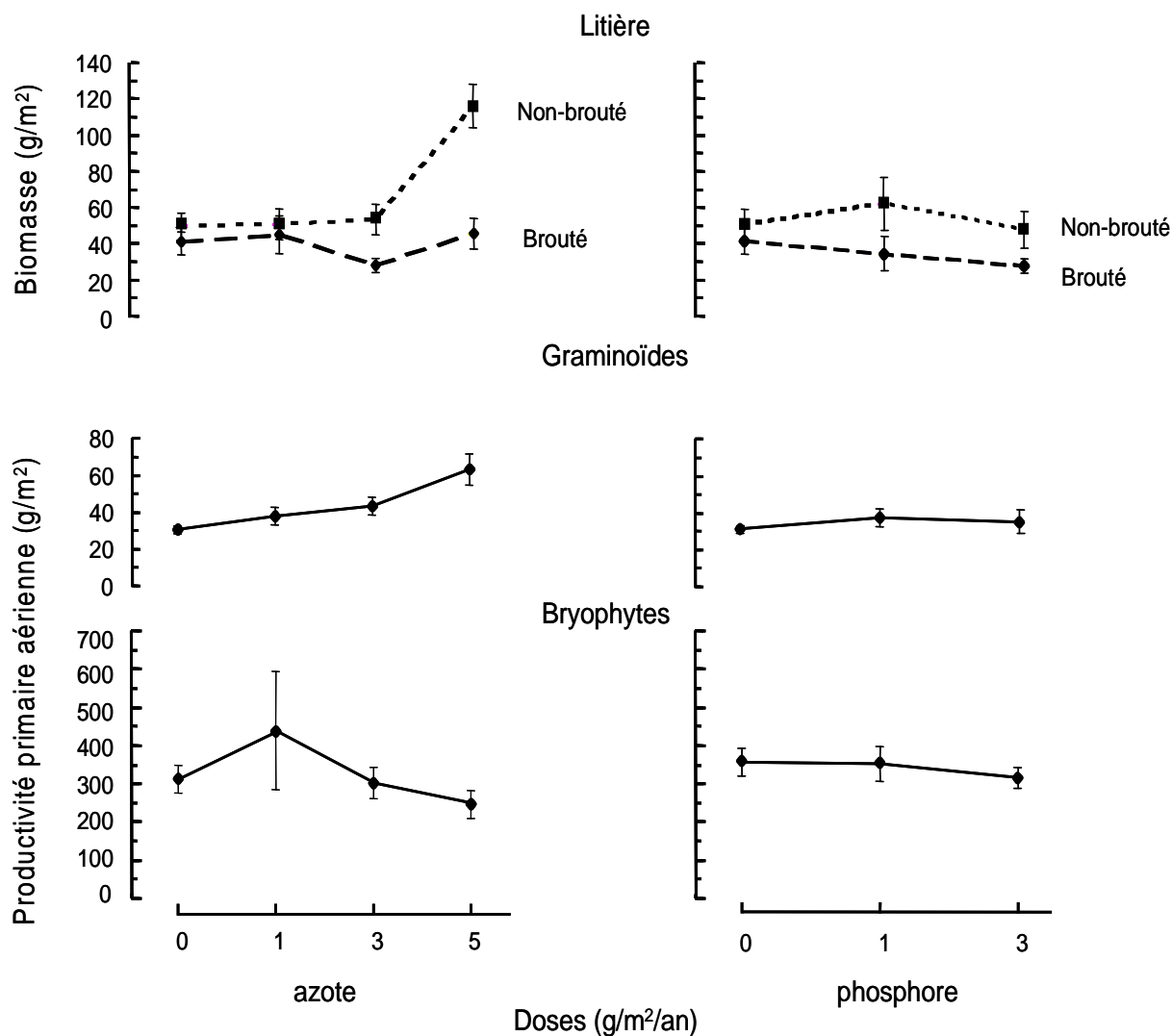


Figure 3.3: Productivité primaire (g/m^2) des bryophytes, des plantes graminoides (*Eriophorum*, *Dupontia*, *Carex*) et biomasse de la litière (g/m^2) en fonction des traitements d'azote et de phosphore inorganiques annuels ($\text{g/m}^2/\text{an}$), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Moyenne \pm erreur-type, graminoides et bryophytes ($n=12/\text{traitement}$), litière Brouté ou Non-brouté ($n=6/\text{traitement}$). Voir tableau 3.1 pour les valeurs de (p).

3.1.3 Teneurs en azote et en phosphore

Les apports croissants en azote ont favorisé linéairement la teneur en azote total dans les tissus des plantes graminoides ($p < 0.001$, tableau 3.2, contraste 10), des bryophytes ($p < 0.001$, tableau 3.2, contraste 10) et de la matière organique contenue dans les sacs à décomposition (sous-parcelle exclue du broutement pendant cinq ans) ($p < 0.001$, tableau 3.4, contraste 10). On a même eu un effet quadratique sur la teneur en azote des bryophytes ($p = 0.030$, tableau 3.2, contraste 11). Entre le traitement témoin et le traitement annuel de 5 g N/m², la teneur en azote a augmenté de 38 % dans les tissus des graminoides et de 20 % dans la matière organique (figure 3.4). Chez les bryophytes, l'augmentation de la teneur en azote fût de 15 % entre 0 et 1 g N/m²/an, de 30 % entre 1 et 3 g N/m²/an, puis elle s'est stabilisée entre 3 et 5 g N/m²/an (figure 3.4).

Les apports en azote n'ont pas eu d'effet sur la teneur en phosphore des bryophytes et de la matière organique, alors que celle des plantes graminoides a diminué linéairement avec l'augmentation des doses de N ($p = 0.003$ tableau 3.2, contraste 10). La teneur en P de ces dernières a diminué de 23 % entre le traitement témoin et le traitement de 5 g N/m²/an (figure 3.4).

Les apports en phosphore ont quant à eux favorisé la teneur en phosphore des plantes graminoides et des bryophytes avec des effets linéaires ($p = 0.003$ et $p < 0.001$, tableau 3.2, contraste 12). On a même eu un effet quadratique significatif chez les bryophytes ($p = 0.009$, tableau 3.2, contraste 13). Chez les plantes graminoides, la teneur en phosphore a augmenté de 28 % entre le traitement témoin et le traitement de 3 g P/m²/an alors qu'elle a augmenté de 69 % chez les bryophytes (figure 3.4).

Enfin, la teneur en azote des graminoides, des bryophytes et de la matière organique contenue dans les sacs à décomposition n'a pas été influencée par la fertilisation annuelle en phosphore (figure 3.4).

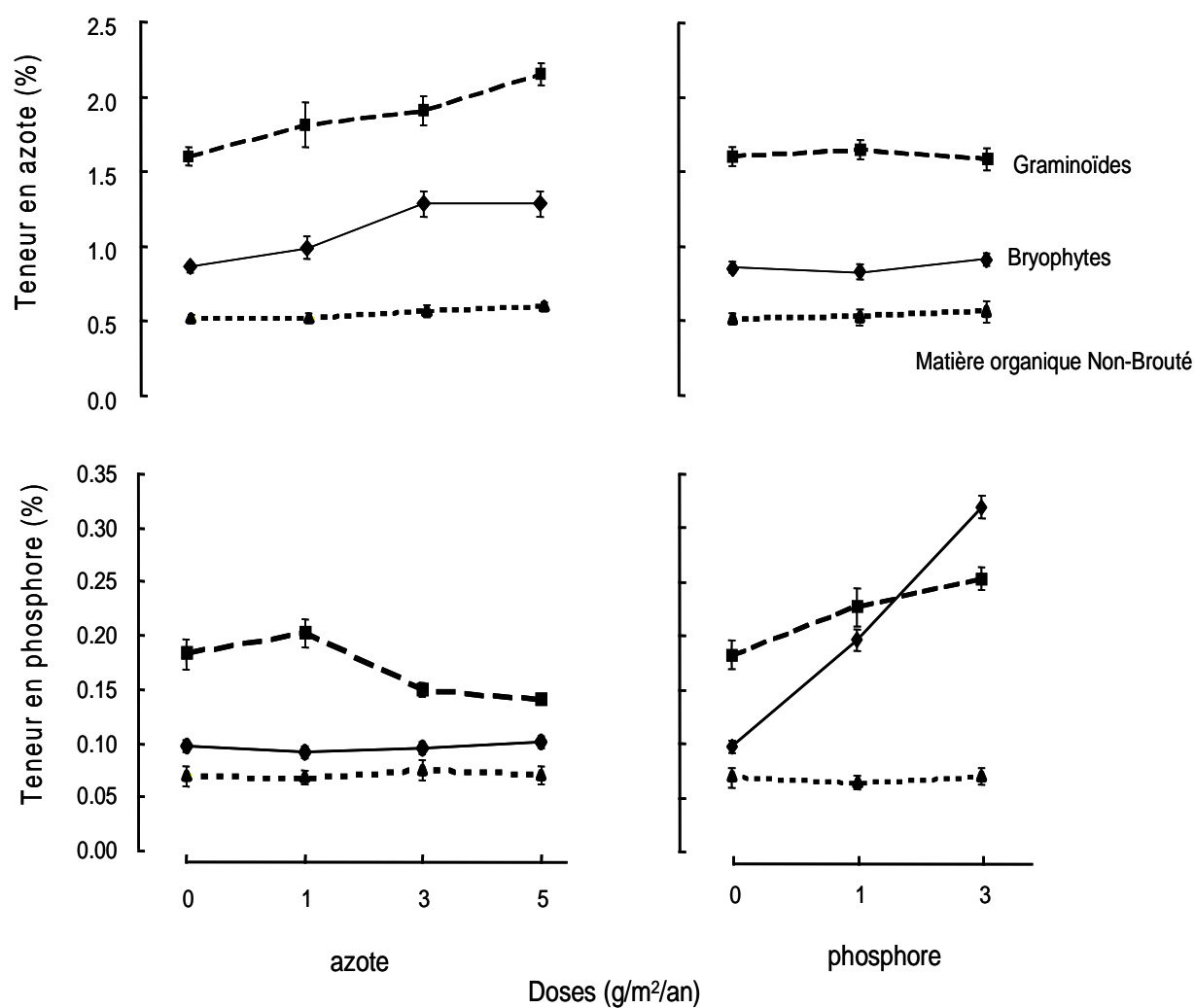


Figure 3.4: Teneurs en azote et en phosphore totaux (%) des graminoides (*Eriophorum* et *Dupontia*), des bryophytes et de la matière organique du traitement Non-broué, après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot, pour des apports annuels en N ou P inorganiques. Moyenne \pm erreur-type, graminoides et bryophytes (n=12/traitement), matière organique Non-broué (n=6/traitement).. Voir tableau 3.2 et 3.4 pour les valeurs de (*p*).

3.1.4 Effets selon la fréquence d'application des fertilisants

La productivité primaire des plantes graminoides ainsi que les densités de tiges et d'inflorescences n'ont pas été affectées, qu'on applique les doses d'azote une seule fois la première année (individuelle) ou qu'on fractionne les mêmes doses sur cinq ans (annuelles) (tableau 3.1, contraste 8). En effet, la productivité primaire est restée plus élevée par rapport au traitement témoin, de l'ordre de 25 %, avec la faible dose (5 g N/m²) et de l'ordre de 36 %, avec la forte dose (15 g N/m²). L'application d'azote en une seule dose, la première année, a par contre favorisé la biomasse de la litière dans la sous-parcelle qui n'était pas soumise au broutement ($p < 0.001$, tableau 3.1, contraste 6). En comparaison avec leurs doses homologues fractionnées sur cinq ans (figure 3.5), la biomasse de la litière a été plus élevée de 14 % avec la dose individuelle la plus faible (5 g N/m²) et de 77 % avec la dose la plus élevée (15 g N/m²).

La teneur en azote a été quant à elle plus élevée dans les tissus des plantes graminoides qui ont reçu l'azote annuellement ($p < 0.001$, tableau 3.2, contraste 8). Dans les tissus des graminoides, le fractionnement de la faible dose d'azote sur cinq ans (1 g N/m²/an) s'est traduit par une teneur en N plus élevée de 17 % par rapport à celle obtenue avec la dose homologue individuelle (5 g N/m²) (figure 3.5). Le fractionnement de la plus forte dose (3 g N/m²/an) a quant à lui résulté en une teneur en N plus élevée de 21 % dans les tissus des graminoides, en comparaison avec la dose homologue individuelle (15 g N/m²) (figure 3.5).

La productivité primaire et la teneur en azote des bryophytes ont également été supérieures avec la fertilisation annuelle comparativement à la fertilisation individuelle ($p = 0.035$ et $p < 0.001$, tableau 3.1 et 3.2, contraste 8) (figure 3.5). Il y a eu une différence marquée de la productivité primaire des bryophytes avec le traitement de 1 g N/m²/an. Cette dernière était supérieure de 106 % par rapport à la productivité primaire mesurée avec la dose homologue, mais appliquée totalement la première année (5 g N/m²) (figure 3.5). Par contre, entre les doses plus fortes, annuelle (3 g N/m²/an) et individuelle (15 g N/m²), la productivité primaire des bryophytes a été similaire et s'approchait de 310 g/m². La teneur en N des bryophytes a été pour sa part plus élevée de 55 % avec un apport annuel de 3 g N/m²/an en comparaison avec un apport individuel de 15 g N/m² (figure 3.5).

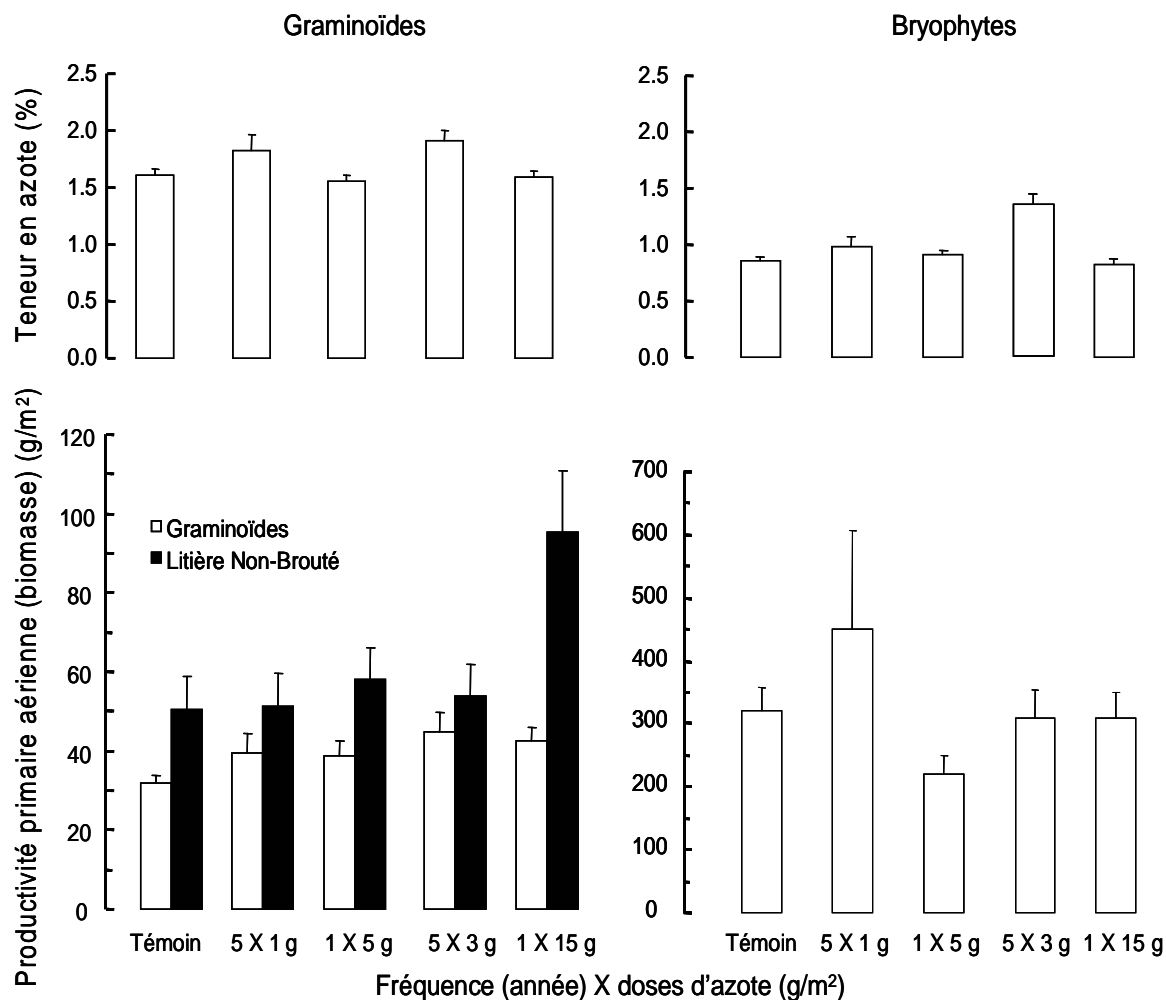


Figure 3.5: Productivité primaire aérienne (g/m^2) et teneur en azote total (%) des graminoides et des bryophytes et biomasse de la litière du traitement Non-brouaté, en fonction de la fréquence d'application des fertilisants azotés inorganiques (individuelle ou annuelle), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Moyenne \pm erreur-type, graminoides et bryophytes ($n=12/\text{traitement}$), litière Non-brouaté ($n=6/\text{traitement}$). Voir tableau 3.1 et 3.2 pour les valeurs de (p).

Pour la fertilisation en phosphore, avec une dose individuelle, la première année, ou avec le fractionnement de cette dernière sur cinq ans (annuelle), on n'a pas obtenu de différence sur la productivité primaire des plantes graminoides ou des bryophytes (tableau 3.1, contraste

9). Le fractionnement a par contre favorisé la teneur en phosphore dans les tissus des bryophytes ($p < 0.001$, tableau 3.2, contraste 9) mais pas dans ceux des plantes graminoides. Pour les bryophytes, la teneur en phosphore était plus élevée de 35 % lorsque l'application en phosphore était fractionnée sur cinq ans, par rapport à lorsqu'elle était individuelle (figure 3.6).

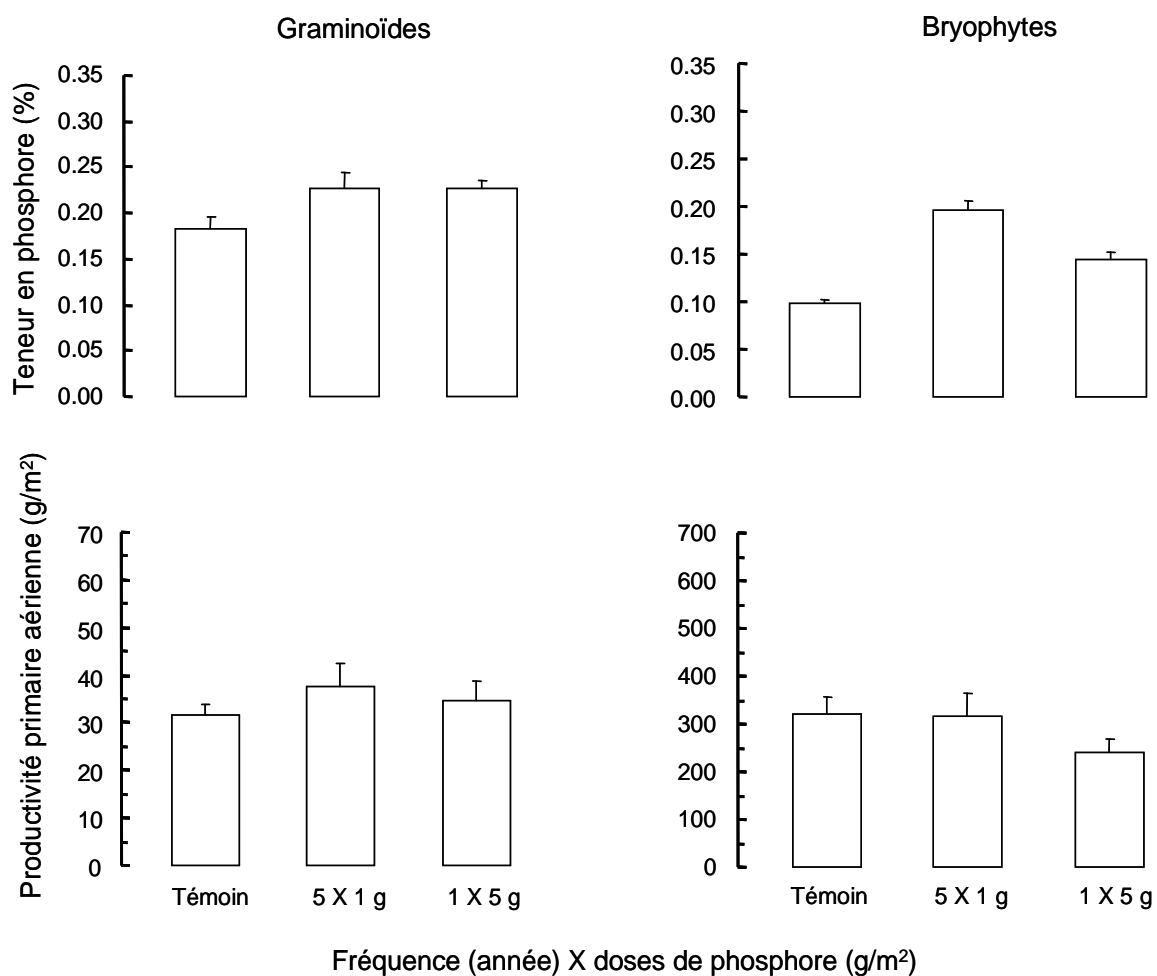


Figure 3.6: Productivité primaire aérienne (g/m^2) et teneur en phosphore total (%) des graminoides et des bryophytes en fonction de la fréquence d'application des fertilisants phosphorés inorganiques (individuelle ou annuelle), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Moyenne \pm erreur-type, graminoides et bryophytes ($n=12/\text{traitement}$). Voir tableau 3.1 et 3.2 pour les valeurs de (p).

3.1.5 Effets synergiques des apports d’N et de P combinés (N+P)

La densité de tiges et la productivité primaire des plantes graminoides ont été plus élevées avec des apports d’azote seul qu’avec des apports combinés en N et en P ($p=0.009$ et $p=0.010$, tableau 3.1, contraste 6). Par contre, aucun effet n’a été détecté sur la productivité primaire des bryophytes. De surcroît, il n’y a pas eu de différence entre les traitements combinés d’N et de P annuels ($3 \text{ g N/m}^2 + 0.5 \text{ g P/m}^2$ et $5 \text{ g N/m}^2 + 1 \text{ g P/m}^2$), en ce qui concerne la densité de tiges et la productivité primaire aérienne des graminoides, ou la biomasse de la litière (tableau 3.1, contraste 5). Pour la biomasse de la litière, on a trouvé des effets uniquement lorsqu’il n’y avait pas de broutement. Elle était alors plus importante avec les doses d’azote qui n’étaient pas combinées au phosphore ($p<0.001$, tableau 3.1, contraste 6). Enfin, avec la plus forte dose d’azote de $5 \text{ g N/m}^2/\text{an}$ appliquée seule, la densité des tiges et la productivité primaire aérienne des graminoides ont eu tendance à être plus élevées d’environ 50 % en comparaison avec le traitement équivalent en azote mais combiné au phosphore ($5 \text{ N} + 1 \text{ P g/m}^2/\text{an}$) (figure 3.7). À l’inverse, avec le traitement annuel de $3 \text{ g N/m}^2 + 0.5 \text{ g P/m}^2$, la biomasse de la litière a été plus élevée qu’avec une fertilisation équivalente en azote, mais non combinée au phosphore. Par contre, avec les autres traitements, ce sont encore les doses d’azote non combinées au phosphore qui ont favorisé la biomasse de la litière. Elle fût supérieure de l’ordre de 60 % avec le traitement de $5 \text{ g N/m}^2/\text{an}$ et de 144 % avec le traitement de $1 \times 15 \text{ g N/m}^2$, en comparaison avec les traitements d’N similaires, mais combinés avec du phosphore (figure 3.7).

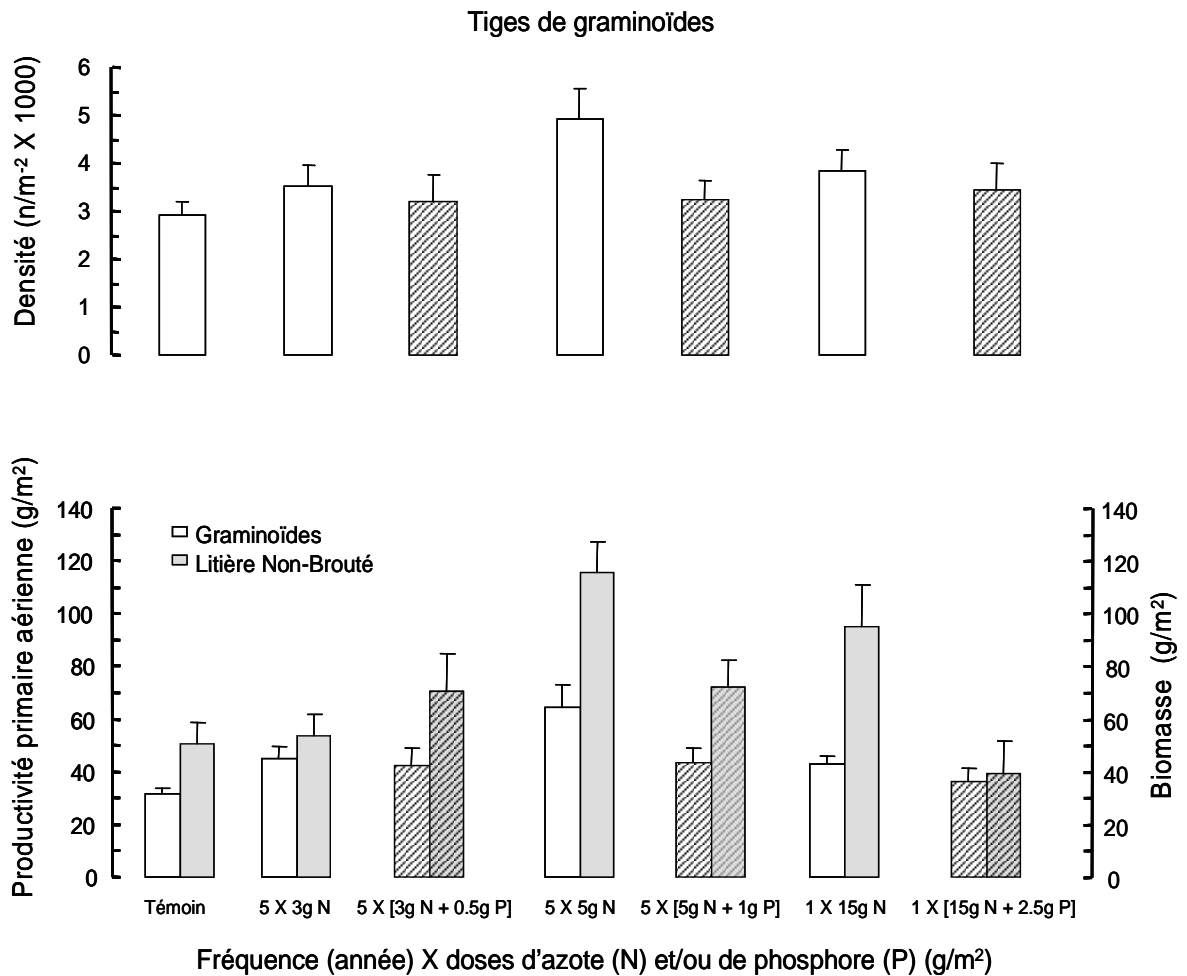


Figure 3.7: Productivité primaire aérienne (g/m^2) et densité en tiges (n/m^2) des graminoides et biomasse de la litière du traitement Non-brouté en fonction du type de fertilisation en azote (seul \square ou en combinaison avec le phosphore \blacksquare), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Les barres hachurées mettent l'emphase sur les traitements combinés (N+P). Moyenne \pm erreur-type, graminoides et tiges ($n=12/\text{traitement}$), litière Non-brouté ($n=6/\text{traitement}$). Voir tableau 3.1 et 3.2 pour les valeurs de (p).

Les teneurs en azote des graminoides et des bryophytes n'ont pas été différentes que l'on fertilise seulement avec l'azote ou qu'on le combine au phosphore (tableau 3.2, contraste 6). Les teneurs en phosphore étaient quant à elles plus élevées pour les graminoides et les

bryophytes lorsque l'azote était combiné au phosphore ($p=0.002$ et $p<0.001$, tableau 3.2, contraste 6). Également, le traitement de 1 g P/m²/an a favorisé les teneurs en P, en comparaison avec le traitement combiné ((5 g N + 1 g P)/m²/an), des plantes graminoides et des bryophytes ($p=0.002$ et $p=0.030$, tableau 3.2, contraste 7). Ces teneurs en P étaient alors plus élevées de 38 % pour les plantes graminoides et de 13 % pour les bryophytes (figure 3.9).

Enfin, les teneurs en N et en P ont été plus élevées de 16 % et de 35 % dans les tissus des bryophytes avec la plus forte dose d'azote combinée au phosphore ((5 g N + 1 g P)/m²/an) en comparaison avec la dose plus faible ((3 g N + 0.5 g P)/m²/an) (tableau 3.2, contraste 5, figure 3.8 et 3.9).

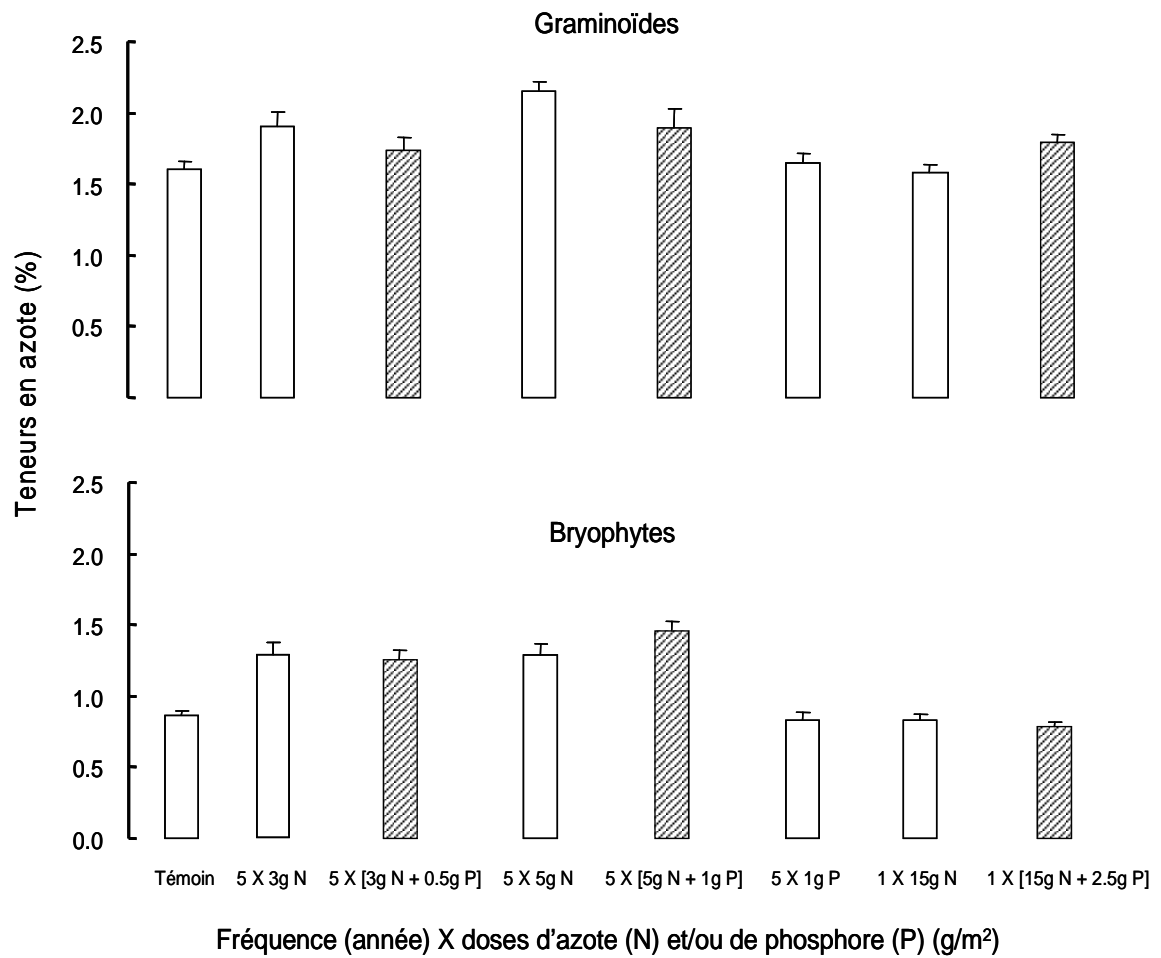


Figure 3.8: Teneurs en azote total (%) des graminoides et des bryophytes en fonction du type de fertilisation azotée ou phosphorée (seule \square ou en combinaison avec le phosphore ou l'azote \square), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Les barres hachurées mettent l'emphase sur les traitements combinés (N+P). Moyenne \pm erreur-type, (n=12/traitement). Voir tableau 3.2 pour les valeurs de (*p*).

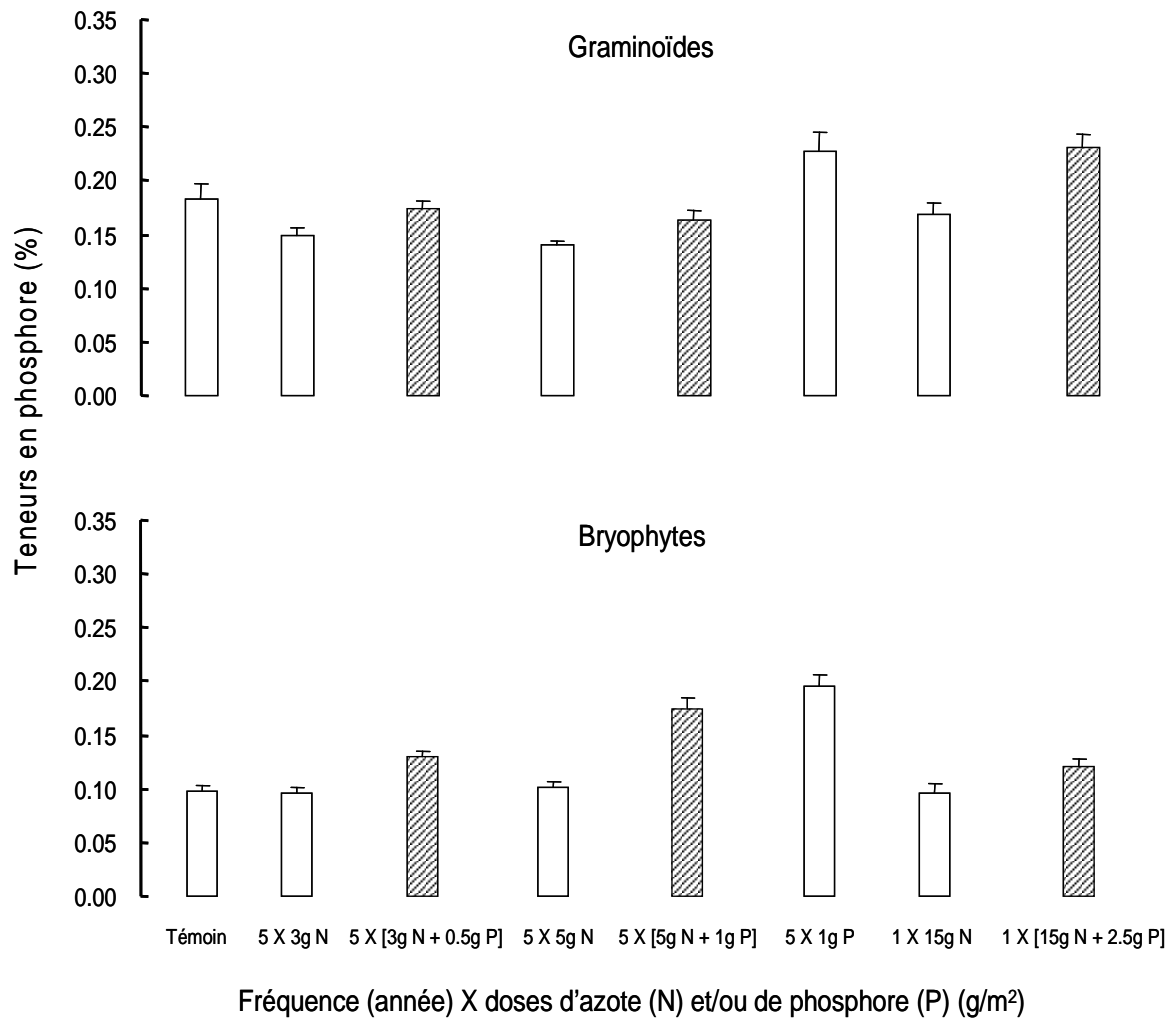


Figure 3.9: Teneurs en phosphore total (%) des graminoides et des bryophytes en fonction du type de fertilisation azotée ou phosphorée (seule \square ou en combinaison avec le phosphore ou l'azote \square), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Les barres hachurées mettent l'emphase sur les traitements combinés (N+P). Moyenne \pm erreur-type ($n=12$ /traitement). Voir tableau 3.2 pour les valeurs de (p).

3.1.6 Taux de décomposition

Les taux de décomposition de la matière organique, incubée pendant cinq ans dans la sous-parcelle non broutée par les oies, se sont accrus avec des apports croissants en azote et en phosphore ($p=0,004$ et $p=0,030$, tableau 3.4, contraste 10 et 12). Les taux de décomposition

sont ainsi passés de $21,7 \pm 3,3$ % dans la parcelle témoin à $26,8 \pm 2,7$ % avec des apports annuels de $5 \text{ g N/m}^2/\text{an}$ et à $28,6 \pm 3,6$ % avec des apports annuels de $3 \text{ g P/m}^2/\text{an}$, des augmentations de 24 % et 32 % (figure 3.10).



Figure 3.10: Taux de décomposition (%) de la matière organique du traitement Non-brouté, en fonction des traitements d'azote et de phosphore inorganiques annuels ($\text{g/m}^2/\text{an}$), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Moyenne \pm erreur-type, ($n=6/\text{traitement}$). Voir tableau 3.4 pour les valeurs de (p).

3.1.7 Apports en N sous forme de fèces ou de glycine

La fertilisation sous forme de fèces n'a pas favorisé la productivité primaire des plantes graminoides et des bryophytes bien que l'on note une tendance importante ($p = 0.066$, voir tableau 3.1, contraste 2) avec celle des plantes graminoides. Cette dernière a été plus importante de 38 % avec des apports en fèces en comparaison avec le témoin (figure 3.11). La teneur en P des graminoides a quant à elle augmenté de 32 % avec les apports en fèces, en comparaison avec le témoin ($p=0.005$, tableau 3.2, contraste 2).

Les taux de décomposition de la matière organique dans la sous-parcelle non broutée ($p=0.030$, tableau 4, contraste 3) ont été favorisés par la fertilisation avec la glycine

comparativement à la fertilisation avec de l'azote inorganique ($p < 0.001$, tableau 4, contraste 4). La glycine a en effet favorisé les taux de décomposition (%), de l'ordre de 34 %, en comparaison avec le traitement témoin et de l'ordre 86 %, en comparaison avec le traitement d'azote inorganique équivalent (1 g N/m²/an). Enfin, la teneur en N des graminoides a été favorisée avec des apports annuels d'azote inorganique (1 g N/m²/an) en comparaison avec des apports d'N équivalents mais sous la forme de glycine ($p = 0.026$, tableau 3.2, contraste 4). On a effectivement trouvé une teneur en N chez les graminoides, qui était plus importante de 9 % avec le traitement d'azote inorganique équivalent à celui de la glycine (figure 3.11).

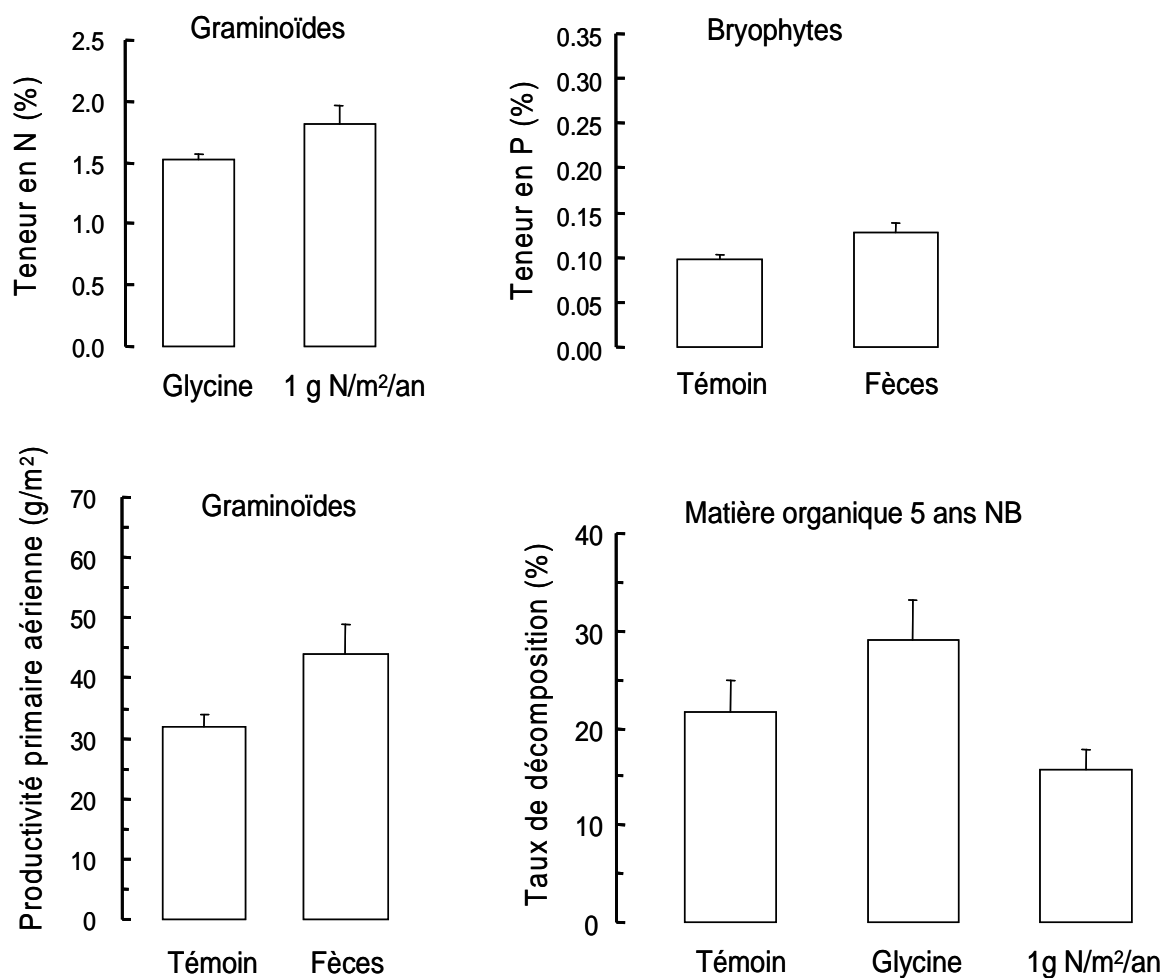


Figure 3.11: Effets des traitements de fertilisation sous forme de glycine, de fèces ou d'azote inorganique sur la productivité primaire (g/m^2) et la teneur en azote (%) des graminoides ainsi que sur la teneur en phosphore (%) des bryophytes et enfin sur les taux de décomposition de la matière organique incubée pendant cinq ans dans le traitement Non-brouté (NB) (%), après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Moyenne \pm erreur-type ($n=12/\text{traitement}$), sauf la matière organique ($n=6/\text{traitement}$). Voir tableau 3.1, 3.2 et 3.4 pour les valeurs de (p).

3.2 Effets du broutement

3.2.1 Paramètres de croissance

Le broutement n'a pas eu d'effet significatif sur les densités de tiges ($p=0.054$, tableau 3.1) et d'inflorescences ($p=0.226$, tableau 3.1) des plantes graminoides, même si ces densités ont eu tendance à être plus élevées de 8,5 % et de 26 % en absence de broutement. On a trouvé une densité de 3228 ± 180 tiges/m² avec la présence de broutement (B) contre 3502 ± 180 tige/m² avec l'absence de broutement pendant cinq ans (NB). Quant à elle, la densité d'inflorescences a été de 62 ± 9 inflorescence/m² avec B contre 78 ± 12 inflorescences/m² avec NB.

D'un autre côté, le broutement a eu un effet négatif significatif sur les couverts en plantes graminoides ($p<0.001$, tableau 3.3) et en litière ($p<0.001$, tableau 3.3) qui occupent ensemble une surface plus élevée de 62 % lorsqu'il n'y a pas de broutement (graminoides = $23,0 \pm 1,1$ % avec B contre $31,2 \pm 1,5$ % avec NB; litière = $6,3 \pm 0,7$ % avec B contre $16,2 \pm 1,3$ % avec NB). À l'inverse, le broutement a favorisé le couvert des bryophytes qui occupent une surface plus élevée de 2 % lorsqu'il y a présence de broutement (bryophytes = $91,0 \pm 1,2$ % avec B contre $89,1 \pm 1,4$ % avec NB). Il est à noter ici que les analyses statistiques avec notre dispositif en tiroirs ont détecté un effet significatif du broutement sur le couvert des bryophytes avec une différence de seulement 2 %. Puisque les effets en sous-parcelle (broutement) cumulent un plus grand nombre d'observations ($n=84$ /traitement), on les détecte donc plus facilement que les traitements de fertilisation qui portent sur les parcelles principales ($n=12$ /traitement).

3.2.2 Productivité primaire des graminoides et des bryophytes et biomasse de la litière

Le broutement explique une diminution de la productivité primaire des plantes graminoides ($p<0.001$, tableau 3.1) et de la biomasse de la litière ($p<0.001$, tableau 3.1) de 22 % et de 40 % respectivement (graminoides = $35,9 \pm 1,5$ g/m² avec B contre $45,9 \pm 2,4$ g/m² avec NB; litière = $37,6 \pm 1,9$ g/m² avec B contre $63,0 \pm 3,4$ g/m² avec NB).

Pour les bryophytes, le broutement explique plutôt un accroissement de leur productivité primaire aérienne, de l'ordre de 39 % ($p < 0.001$, tableau 3.1) (bryophytes = $350 \pm 25 \text{ g/m}^2$ avec B contre $252 \pm 15 \text{ g/m}^2$ avec NB).

3.2.3 Teneurs en azote et en phosphore

Pour les plantes graminoides, leur teneur en azote a été plus élevée ($p = 0.040$, tableau 3.2) de 3,6 % et leur teneur en phosphore a été plus élevée de 6,5 % ($p = 0.004$, tableau 3.2), lorsqu'il y a eu du broutement (N total des graminoides = $1,74 \pm 0,04 \%$ avec B contre $1,68 \pm 0,04$ avec NB; P total des graminoides = $0,198 \pm 0,005 \%$ avec B contre $0,186 \pm 0,005 \%$ avec NB). Enfin, les teneurs en azote et en phosphore totaux pour les bryophytes étaient approximativement de 1,00 % et 0,13 % et ces dernières n'ont pas été affectées par l'impact du broutement.

Tableau 3.1 : ANOVA à deux voies pour un plan en tiroirs et contrastes a priori pour évaluer l'effet des fertilisants sur les densités de tiges et d'inflorescences ainsi que sur la productivité primaire aérienne des graminoides, la biomasse de la litière et la productivité primaire des bryophytes, après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Les nombres entre parenthèses réfèrent aux traitements de fertilisation listés dans le tableau 2.2. Les valeurs de (*p*) en caractères gras soulignent les différences significatives

Sources de variations	d.l.	Densité				Productivité primaire aérienne (biomasse)								
		Tiges		Inflorescences		Graminoïdes		Litière		Bryophytes				
		F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>			
a) Parcelles principales														
Blocs	5													
Traitements	13	2.20	0.019	0.89	0.570	2.96	0.002		3.61	<0.001		1.73	0.075	
Erreur (a)	65													
b) Sous-parcelles														
Broutement	1	3.85	0.053	1.5	0.226	20.48	<0.001		76.38	<0.001		21.52	<0.001	
Broutement x traitements	13	1.01	0.450	1.44	0.164	1.10	0.374		3.41	<0.001		1.28	0.246	
Erreur (b)	70													
Total	167													
Contrastes														
1. Témoin (1) vs. autres (2 à 14)	1	1.52	0.222	0.41	0.523	4.25	0.043		0.26	0.609	2.43	0.123	0.56	0.458
2. Témoin (1) vs. fèces (2)	1	0.95	0.333	0.91	0.343	3.50	0.066		0.29	0.595	0.08	0.784	0.76	0.387
3. Témoin (1) vs. glycine (3)	1	0.13	0.717	0.25	0.622	0.29	0.594		0.90	0.346	0.26	0.612	0.45	0.506
4. Glycine (3) vs. 1 N (4)	1	1.50	0.226	0.00	0.999	0.40	0.531		1.63	0.207	0.21	0.648	2.97	0.090
5. N+P (faible dose)(12) vs. N+P (forte dose)(14)	1	0.01	0.915	0.30	0.586	0.02	0.901		0.00	0.985	0.01	0.912	0.69	0.409
6. N (5,6,8) vs. N + P (12, 13, 14)	1	7.32	0.009	0.14	0.713	7.06	0.010		1.15	0.288	16.79	<0.001	0.07	0.786
7. P (9) vs. P + N (14)	1	0.33	0.570	0.00	0.997	0.79	0.378		0.30	0.584	0.82	0.368	0,05	0,822
8. 1 app. N (7,8) vs. 5 app. de N (4,5)	1	0.26	0.609	0.04	0.851	0.10	0.749		2.16	0.146	8.77	0.004	4.64	0.035
9. 1 app. P (11) vs. 5 app. de P (9)	1	0.00	0.987	0.34	0.563	0.21	0.646		0.05	0.825	0.35	0.556	1.21	0.275
10. Effet linéaire N (1,4,5,6)	1	15.05	<0.001	0.17	0.68	26.49	<0.001		0.01	0.937	32.53	<0.001	3.01	0,088
11. Effet quadratique N (1,4,5,6)	1	1.27	0.264	0.04	0.835	0.83	0.366		1.40	0.241	11.35	0.001	0.88	0.352
12. Effet linéaire P (1,9,10)	1	0.06	0.810	0.88	0.353	0.39	0.533		1.34	0.251	0.18	0.669	0.51	0,479
13. Effet quadratique P (1,9,10)	1	0.00	0.981	1.49	0.227	0.54	0.464		0.06	0.806	1.31	0.256	0.00	0.950

Tableau 3.2 : ANOVA à deux voies pour un plan en tiroirs et contrastes a priori pour évaluer l'effet des fertilisants sur les teneurs en N et P totaux des graminoides et des bryophytes, après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Les nombres entre parenthèses réfèrent aux traitements de fertilisation listés dans le tableau 2.2. Les valeurs de (*p*) en caractères gras soulignent les différences significatives.

Sources de variations	d.l.	Teneur en azote total				Teneur en phosphore total			
		Graminoïdes		Bryophytes		Graminoïdes		Bryophytes	
		F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
a) Parcelles principales									
Blocs	5								
Traitements	13	4.78	<0.001	14.08	<0.001	5.45	<0.001	74.17	<0.001
Erreur (a)	65								
b) Sous-parcelles									
Broutement	1	4.43	0.039	1.47	0.229	9.10	0.004	0.73	0.395
Broutement x traitements	13	0.38	0.973	0.71	0.746	0.82	0.639	1.54	0.124
Erreur (b)	70								
Total	167								
Contrastes									
1. Témoin (1) vs. autres (2 à 14)	1	1.75	0.190	6.76	0.012	0.55	0.461	27.61	<0.001
2. Témoin (1) vs. fèces (2)	1	0.02	0.898	1.73	0.193	1.44	0.234	8.57	0.005
3. Témoin (1) vs. glycine (3)	1	0.59	0.445	0.25	0.620	0.01	0.944	0.07	0.794
4. Glycine (3) vs. 1 N (4)	1	5.23	0.026	1.05	0.310	1.09	0.301	0.09	0.765
5. N+P (faible dose)(12) vs. N+P (forte dose)(14)	1	1.40	0.242	6.05	0.017	0.25	0.619	18.87	<0.001
6. N (5,6,8) vs. N + P (12, 13, 14)	1	1.24	0.269	0.53	0.471	10.79	0.002	54.07	<0.001
7. P (9) vs. P + N (14)	1	3.54	0.065	59.32	<0.001	10.13	0.002	4.78	0.032
8. 1 app. N (7,8) vs. 5 app. de N (4,5)	1	12.03	<0.001	21.31	<0.001	0.16	0.687	0.00	0.994
9. 1 app. P (11) vs. 5 app. de P (9)	1	0.62	0.435	0.02	0.890	0.00	0.991	24.94	<0.001
10. Effet linéaire N (1,4,5,6)	1	22.95	<0.001	35.00	<0.001	9.56	0.003	0.33	0.567
11. Effet quadratique N (1,4,5,6)	1	0.01	0.928	4.73	0.033	0.02	0.876	0.43	0.514
12. Effet linéaire P (1,9,10)	1	0.12	0.726	0.63	0.432	9.64	0.003	463.70	<0.001
13. Effet quadratique P (1,9,10)	1	0.36	0.550	0.52	0.475	1.63	0.206	7.30	0.009

Tableau 3.3 : ANOVA à deux voies pour un plan en tiroirs et contrastes a priori pour évaluer l'effet des fertilisants sur l'abondance des graminoides, des bryophytes et de la litière, après cinq saisons de croissance dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Les nombres entre parenthèses réfèrent aux traitements de fertilisation listés dans le tableau 2.2. Les valeurs de (*p*) en caractères gras soulignent les différences significatives.

Sources de variations	d.l.	Abondance							
		Graminoïdes		Bryophytes				Litière	
		F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>		
a) Parcelles principales									
Blocs	5								
Traitements	13	2.19	0.020	2.24	0.017	4.03	<0.001		
Erreur (a)	65								
b) Sous-parcelles									
Broutement	1	38.86	<0.001	4.71	0.033	171.62	<0.001		
Broutement x traitements	13	0.75	0.710	2.70	0.004	1.77	0,065		
Erreur (b)	70								
Total	167								
				Mousses "brouté"		Mousses "non-brouté"			
				F	<i>P</i>	F	<i>p</i>		
Contrastes									
1. Témoin (1) vs. autres (2 à 14)	1	3.48	0.067	0.05	0.826	0.22	0.640	1.64	0.205
2. Témoin (1) vs. fèces (2)	1	0.11	0.738	0.05	0.830	0.43	0.515	0.54	0.463
3. Témoin (1) vs. glycine (3)	1	3.21	0.078	0.05	0.830	1.25	0.268	1.32	0.254
4. Glycine (3) vs. 1 N (4)	1	0.33	0.565	1.46	0.231	0.46	0.500	1.75	0,190
5. N+P (faible dose)(12) vs. N+P (forte dose)(14)	1	0.18	0.673	0.02	0.890	2.95	0.091	1.64	0.205
6. N (5,6,8) vs. N + P (12, 13, 14)	1	2.00	0.162	6.44	0.013	21.73	<0.001	5.19	0.026
7. P (9) vs. P + N (14)	1	1.29	0.260	1.96	0.166	1.05	0.310	0.04	0,840
8. 1 app. N (7,8) vs. 5 app. de N (4,5)	1	0.00	0.962	0.07	0.795	2.02	0.160	2.83	0.097
9. 1 app. P (11) vs. 5 app. de P (9)	1	0.68	0.413	2.59	0.112	0.48	0.491	0.68	0.411
10. Effet linéaire N (1,4,5,6)	1	7.94	0.006	0.06	0.811	6.80	0.011	20.04	<0.001
11. Effet quadratique N (1,4,5,6)	1	0.00	0.951	0.91	0.343	0.40	0.527	1.45	0.234
12. Effet linéaire P (1,9,10)	1	0.10	0.758	1.72	0.194	0.39	0.532	1.02	0.315
13. Effet quadratique P (1,9,10)	1	0.02	0.892	0.50	0.482	0.20	0.660	0.99	0.324

Tableau 3.4 : ANOVA à deux voies pour un plan en blocs complets aléatoires et contrastes *a priori* pour évaluer l'effet des fertilisants sur les taux de décomposition et les teneurs en N et en P de la matière organique, après 5 saisons de croissances dans les polygones de tourbe de l'île Bylot. Les nombres entre parenthèses réfèrent aux traitements de fertilisation listés dans le tableau 2.2. Les valeurs de (*p*) en caractères gras soulignent les différences significatives.

Sources de variations	d.l.	Matière organique					
		Taux de décomposition		Teneur en N total		Teneur en P total	
		5 ans NB*		5 ans NB*		5 ans NB*	
		F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
Parcelles principales*							
Blocs	5	17.38	<0.001	44.70	<0.001	43.09	<0.001
Traitements	13	3.32	<0.001	1.49	0.145	0.64	0.810
Erreur	65						
Total	83						
Contrastes							
1. Témoin (1) vs. autres (2 à 14)	1	0.64	0.427	3.82	0.055	0.01	0.922
2. Témoin (1) vs. fèces (2)	1	0.03	0.874	1.75	0.191	0.38	0.540
3. Témoin (1) vs. glycine (3)	1	4.78	0.032	3.23	0.077	0.17	0.682
4. Glycine (3) vs. 1 N (4)	1	20.03	<0.001	2.40	0.127	0.07	0.792
5. N+P(faible dose)(12) vs. N+P(forte dose)(14)	1	1.27	0.264	0.47	0.494	0.17	0.682
6. N (5,6,8) vs. N + P (12, 13, 14)	1	0.07	0.790	0.75	0.388	2.23	0.141
7. P (9) vs. P + N (14)	1	2.82	0.098	1.58	0.213	1.31	0.256
8. 1 app. N (7,8) vs. 5 app. de N (4,5)	1	1,03	0.314	0.03	0.873	0.41	0.522
9. 1 app. P (11) vs. 5 app. de P (10)	1	0,10	0.754	1.22	0.274	0.88	0.351
10. Effet linéaire N	1	9.12	0.004	12.21	<0.001	0.32	0.574
11. Effet quadratique N	1	0.01	0.930	0.05	0.824	0.48	0.493
12. Effet linéaire P	1	4.98	0.029	2.58	0.113	0.14	0.707
13. Effet quadratique P	1	1.55	0.218	0.05	0.818	1.07	0.306

*Sacs à décomposition incubés pendant 5 ans dans la sous-parcelle sans broutement (Non-brouté).

4. Discussion

4.1 Effets de la fertilisation à long terme

4.1.1 Apports annuels d'azote inorganique

Après cinq ans de fertilisation, on s'attendait à ce que les plantes graminoides réagissent à des apports annuels en N inférieurs à ceux auxquels elles réagissaient à court terme. Tel qu'attendu, après cinq ans de fertilisation, l'accroissement de la productivité primaire aérienne des plantes graminoides à la suite d'apports annuels en N s'explique par un effet linéaire significatif. On n'avait pas eu d'effet entre les doses de 1 g N/m²/an et 3 g N/m²/an chez les graminoides après deux ans de fertilisation, alors qu'après cinq ans, on a maintenant une augmentation de leur productivité primaire aérienne de 14 % entre ces deux doses annuelles. On a même une augmentation de la productivité primaire de 24 % entre le témoin et la dose de 1 g N/m²/an après 5 ans. Également, après cinq ans, les plantes graminoides accumulent de l'azote dans leurs tissus avec l'augmentation des apports annuels en ce nutriment, contrairement à ce qui avait été observé après deux ans de fertilisation (Pouliot, 2006). Dans les habitats dominés par un tapis de bryophytes, ce dernier agit souvent comme filtre absorbant ou adsorbant les nutriments au détriment des plantes vasculaires (Bonan et Shugart 1989; Chapin et coll., 1987; Longton, 1997; Jonasson et Shaver, 1999; Kotanen, 2002; Turetsky, 2003; Tye et coll., 2005; Ayres et coll., 2006). Selon Pouliot (2006), dans les milieux humides de l'île Bylot, l'effet filtrant des bryophytes est présent avec des doses annuelles d'N entre 1 et 5 g/m² après quoi, le tapis de bryophytes devient saturé en N et des apports excédentaires en ce nutriment peuvent alors atteindre les racines des plantes graminoides. Ce phénomène expliquait pourquoi, après deux ans de fertilisation, on n'observait un effet significatif de l'N sur la croissance des graminoides qu'à partir de doses de 5 g N/m²/an et plus (Pouliot, 2006). Maintenant, nos résultats montrent que la fertilisation serait cumulative dans les milieux humides de l'île Bylot. Donc, après cinq ans de fertilisation, on a alors plus de nutriments dans le système. Des apports annuels inférieurs à 5 g N/m² permettent ainsi de saturer le tapis de bryophytes et de voir un effet sur la croissance des graminoides. À ce sujet, Gordon et coll. (2001) ont trouvé que des apports répétés d'azote de 1 g N/m²/an pendant huit ans, à un site du Haut-Arctique

(Svalbard), avaient des effets persistants dans cet habitat. Ainsi, même avec une dose faible de 1 g N/m²/an, *Polytrichum juniperinum* atteignait saturation en azote ce qui permettait d'augmenter la rétention du nutriment dans le système pour les autres formes de végétation. Effectivement, dans notre étude, la productivité primaire des bryophytes semble augmenter avec des apports de 1 g N/m²/an pendant cinq ans, comme c'était le cas après deux ans de fertilisation (Pouliot, 2006). Également, leur productivité diminue avec des apports en N supérieurs à 1 g N/m²/an, tout comme après deux ans de fertilisation, même si la teneur en N dans leurs tissus augmente. Puisque les bryophytes agissent comme un filtre dans le cycle des nutriments (Gordon et coll., 2001; Kotanen, 2002; Pouliot, 2006), ils accumulent l'azote dans leurs tissus et semblent en tirer profit pour leur productivité avec des doses de 1 g N/m²/an. Au-delà de cette fertilisation, le tapis de bryophytes commence à être saturé et le lessivage de l'azote excédentaire vers les racines des plantes vasculaires favorise leur productivité primaire aérienne. L'accroissement des plantes vasculaires augmente également leur compétition avec les bryophytes pour l'espace et pour la lumière; elles créent plus d'ombrage et limitent la capacité photosynthétique des mousses. Au final, on a une diminution de la croissance et du couvert des bryophytes. De plus, puisque la productivité primaire aérienne des plantes vasculaires a été plus stimulée entre les doses de 1 g N/m²/an et 5 g N/m²/an après cinq ans de fertilisation qu'après deux ans de fertilisation, cela s'est traduit par un effet encore plus négatif sur les bryophytes. En effet, après cinq ans, les valeurs de productivité primaire des bryophytes avec les doses de 3 g N/m²/an et 5 g N/m²/an deviennent inférieures à celle du témoin. À ce sujet, Kotowski et Van Diggelen (2002) ont mesuré, dans des fens en Pologne, que la composition de la végétation était plus affectée par la lumière que par l'hydrologie, les teneurs en N et P des plantes, le pH et le potentiel redox. D'autres études de fertilisation ont également montré que les apports en nutriments favorisant les plantes vasculaires se traduisaient par une diminution du couvert de bryophytes ainsi que de leur richesse en espèces (Jonasson, 1992; Press et coll. 1998; Bergamini et coll, 2001; Shaver et coll., 2001; van der Waal et coll., 2005; Madan et coll., 2007; Jasmin et coll., 2008; Klanderud, 2008). À l'inverse, Ingerpuu et coll. (2005) ont déjà démontré un effet facilitateur des plantes vasculaires (favorisent la température et créent un meilleur microclimat) sur deux espèces de bryophytes, mais seulement lorsque ces plantes étaient présentes à de faibles densités.

Par ailleurs, on sait que la réponse de la végétation arctique à la fertilisation est reconnue pour n'être perceptible qu'après un minimum de deux ans (Chapin et coll., 1980; Shaver et Chapin, 1995; Chapin et Shaver, 1996; Pineau, 1999). En effet, les écosystèmes arctiques ont de faibles taux de fixation de l'azote. Par exemple, ils sont de l'ordre de 15 à 190 mg N/m²/an sur Devon Island, une île du Haut-Arctique (Bliss et coll., 1973). De plus, pour *E. vaginatum*, les ressources qui supportent sa croissance seraient celles accumulées l'année précédente (Shaver et coll., 1986, Shaver et Chapin, 1995). Cela pourrait donc expliquer pourquoi on a un décalage de quelques années pour observé une réponse des graminoides à la fertilisation. De plus, si l'on rajoute l'effet filtrant des bryophytes dans le cycle des nutriments, on comprend mieux pourquoi après cinq ans, la fertilisation est plus efficace sur les graminoides qu'après deux ans, pour des doses équivalentes. De plus, comme après deux ans de fertilisation, l'accroissement de la productivité primaire aérienne des graminoides après cinq ans de fertilisation, coïncide avec l'augmentation de la densité de tiges (figure 3.1). À ce sujet, Shaver et Chapin (1995) ont observé le même effet chez *Eriophorum* sp., dans une expérience de fertilisation qui s'étalait sur neuf ans. Ils avait alors détecté une tendance pour l'augmentation de la masse des tiges seulement après trois ans de fertilisation. Dans notre expérience, la densité d'inflorescences n'a également pas été affectée par la fertilisation, même après cinq ans. Shaver et Chapin (1995), là encore, ont observé qu'un accroissement significatif de la floraison pour *E. vaginatum* pouvait avoir lieu aussi tard que six ans après la fertilisation. Enfin, l'été d'échantillonnage à la cinquième saison de fertilisation à Bylot a été plus sec que la moyenne (annexe 1), ce qui a pu affecter la phénologie des graminoides.

4.1.2 Apports annuels de phosphore inorganique

Puisque l'on savait que la végétation des milieux humides de l'île Bylot n'était pas limitée par la disponibilité du phosphore (Pineau, 1999; Pouliot, 2006), on ne s'attendait pas à un effet marqué de ce nutriment sur la croissance des plantes graminoides ou sur celle des bryophytes. En effet, le phosphore n'a eu aucun effet sur les variables de croissance de ces plantes après cinq ans, bien que ces dernières l'aient accumulé dans leurs tissus avec des doses croissantes en ce nutriment. Par contre, chez les graminoides, avec la fertilisation croissante en N, la teneur en P dans leurs tissus a diminué, tout comme après deux ans de

fertilisation (Pouliot, 2006). Chez les graminoides, on a trouvé le rapport N: P le plus important avec la dose annuelle d'N la plus forte (5 g N/m²/an) (données non montrées). Le rapport était alors égal à 16. À ce sujet, Güsewell (2004) a généralisé qu'un rapport N: P dans la biomasse des plantes qui était inférieur à 10 ou supérieur à 20 indiquait une croissance limitée en N ou une croissance limitée en P. Suivant cette logique, même si les graminoides de l'île Bylot, après cinq ans de fertilisation en N, ont vu la teneur en P de leurs tissus diminuer, ils ne seraient quand même pas limité en ce nutriment. Les résultats que nous obtenons sont quand même en lien avec le modèle de Perring et coll. (2008) qui prédit que les pools de P assimilables diminuent à la suite d'une augmentation de la croissance des plantes associée à des apports en N. Quant à eux, Güsewell et coll. (2003) ont également observé une diminution de la teneur en P pour 16 espèces d'herbacées pérennes de milieux humides en Suisse, en lien avec la fertilisation en N. Elle avait alors instauré une limite de la disponibilité du P dans la solution du sol pour la végétation.

4.1.3 Fréquence d'application des fertilisants

Notre expérience de fertilisation à long terme cherchait également à comparer les effets de la fréquence d'application d'un fertilisant dans les milieux humides de l'île Bylot. En effet, on a comparé des doses appliquées seulement la première année de l'expérience, avec leurs doses équivalentes, mais fractionnées sur cinq ans. En fonction des résultats préliminaires de Pouliot (2006), on s'attendait à ce que la fertilisation annuelle ait plus d'effet, après cinq ans, que la fertilisation individuelle d'une même dose de fertilisant. Par contre, pour les plantes graminoides, on n'a pas trouvé de différence entre les deux fréquences d'application des fertilisants, autant pour la productivité primaire aérienne que pour les densités de tiges et d'inflorescences. Malgré tout, la teneur en N était inférieure dans les plantes graminoides qui n'avaient reçu qu'une seule application de fertilisant au début de l'expérience. Ces derniers résultats sont similaires à ceux de Shaver et Chapin (1995) en Alaska. Ils ont montré que l'effet de la fertilisation en N et en P sur la teneur en N des feuilles de *E. vaginatum* est significatif uniquement la première année de la fertilisation, mais qu'à l'inverse, les effets sur la croissance et la densité de tiges perdurent les années suivantes. Les feuilles d'*E. vaginatum* étant persistantes, elles peuvent emmagasiner de l'N

pour la croissance de leurs feuilles le printemps suivant et pour l'initiation de la croissance des racines. Il y aurait donc une rétention et une relocalisation efficace des nutriments dans les plantes graminoides arctiques (Chapin et coll., 1980; Jonasson et Shaver, 1999). Chez les bryophytes par contre, le fractionnement des doses d'N et de P a favorisé davantage la croissance des bryophytes que les doses individuelles. Pour l'N, cela a été vrai avec la dose la plus faible seulement (figure 3.5). On peut donc déduire qu'une dose individuelle de fertilisant favorise la compétition des plantes graminoides sur les bryophytes, en saturant la strate muscinale, alors que la même dose fractionnée sur cinq ans, ici 1 g N/m²/an, est entièrement assimilée par les bryophytes pour leur croissance. En forêt boréale, Strengbom et coll., (2001) ont également trouvé que les espèces de bryophytes *Brachythecium reflexum* et *Plagiothecium denticulatum* étaient plus abondantes dans les parcelles qui avaient reçu des apports en N de 10 g/m²/an pendant 14 ans et ce, même après 47 ans. La présence de ces deux espèces était associée avec une diminution de l'occurrence de l'espèce la plus commune de l'écosystème, *Hylocomnium splendens* (Hedw.). Il semble donc possible d'observer un effet cumulatif de la fertilisation pour la croissance des bryophytes à Bylot.

4.1.4 Apports combinés d'azote et de phosphore

En combinant le phosphore à l'azote lors de la fertilisation, on s'attendait à un effet synergique devant favoriser leur absorption par la végétation. Par contre, nos résultats montrent le contraire de notre hypothèse initial basé sur la littérature (Shaver et Chapin, 1980; Bigger et Oechel, 1982; Cargill et Jefferies, 1984a; Pineau, 1999). En effet, l'azote appliqué seul a favorisé de façon plus marquée la croissance des plantes graminoides, que les applications combinées (N+P) d'une même dose de N. Après deux ans, il y avait d'ailleurs une tendance comparable (Pouliot, 2006). Puisque les plantes sont limitées en N et que l'on a favorisé leur croissance avec des ajouts en ce nutriment, on aurait dû avoir une plus grande demande en P de la part de la végétation (Cargill et Jefferies, 1984a). Donc, des ajouts combinés de N et de P auraient dû être plus efficaces que des apports en N uniquement. D'un autre point de vu, selon Reed et coll. (2007), dans les environnements pauvres en nutriments, la quantité absolue de P disponible contrôlerait plus fortement la

fixation de l'N, que le rapport N :P du sol. Donc, à long-terme, en favorisant la fertilisation combinée en N et en P, on optimiserait la fixation de l'N dans le sol et ce dernier demeurerait plus longtemps dans le système. Nos résultats pourraient être un exemple de ce phénomène. Selon cette hypothèse, lorsque l'N est combiné au P, les bactéries utiliseraient le P disponible pour fixer davantage d'N et se dernier ne serait donc plus disponible pour la végétation. Dans un bog au Pays-Bas, Limpens et coll. (2004) ont également observé, à la suite d'apports en P, une diminution du couvert de plantes vasculaires limitées en N. Selon eux, ce type de fertilisation venait restreindre la disponibilité de l'N dans l'eau du sol pour les plantes vasculaires. Il serait donc intéressant de pousser les analyses au niveau de l'écologie du sol à Bylot, pour mieux comprendre ce qui s'est passé à ce niveau.

Pour les bryophytes, après deux ans de fertilisation, leur productivité primaire avait été significativement favorisée par la fertilisation avec des doses combinées comparativement à la fertilisation avec des doses d'N ou de P seuls (Pouliot, 2006). Après cinq ans, cette comparaison n'est plus significative, mais il semble tout de même que les bryophytes aient assimilé plus efficacement l'N lorsque ce dernier était appliqué en combinaison avec le P, du moins avec la plus forte dose annuelle (figure 3.8). En effet, le phosphore stimule la photosynthèse et le transport des produits de la photosynthèse du chloroplaste au cytosol, ce qui stimule l'expression et l'activation de la nitrate réductase, qui fixe l'azote (Kaiser & Brendle-Behnisch, 1991; Lambers et coll., 1998, Gordon et coll., 2001). La capacité des bryophytes à assimiler l'N disponible serait donc hautement dépendante de la teneur en P de leurs tissus (Gordon et coll., 2001; Phuyal et coll., 2008). En combinant l'N au P, on faciliterait donc son assimilation. On peut ainsi présumer que la teneur en phosphore des bryophytes influence l'effet filtrant du tapis de mousses pour l'N. La dose critique d'N provoquant la saturation de la strate muscinale pourrait donc varier. Dans notre expérience par contre, à long-terme, en favorisant la fixation de l'N dans le sol par les bactéries avec des apports en N et en P combinés, ces dernières ont fait compétition aux bryophytes pour les nutriments et c'est peut-être pour cela que la croissance des mousses n'est plus influencée significativement par ce type de fertilisation. Tout de même, étant donné que la fixation de l'N dans le sol et que la rétention de ce nutriment dans les tissus des bryophytes semblent être facilitées avec des apports combinés en N et en P, cela renforce l'idée que les

plantes vasculaires ont alors eu accès à moins de nutriments. Également, il faut garder en mémoire que la productivité primaire des plantes graminoides a été inférieure avec les doses combinées d’N et de P au contraire d’avec les doses d’N seul. Leur compétition sur les bryophytes a ainsi été diminuée par rapport à lorsqu’elles recevaient la même dose d’N, mais non combinée. Cela peut donc aussi expliquer pourquoi on voit une tendance positive pour la croissance des bryophytes avec la fertilisation en N et P combinés.

4.1.5 Taux de décomposition

Tel qu’attendu, après cinq ans, les fertilisations annuelles en N et en P ont favorisé les taux de décomposition de la matière organique des polygones de tourbe, à l’inverse des résultats à court terme (Pouliot, 2006). On sait que la litière d’une végétation qui est limitée par la disponibilité d’N a tendance à avoir un rapport C : N élevé, alors que les microorganismes décomposeurs ont un rapport C : N inférieur (Hobbie, 2005). Les contenus initiaux en N de la matière organique (litière végétale) influenceraient donc positivement les taux de décomposition (Melillo et coll. 1982; Chapin et coll., 1986; Enriquez et coll., 1993, Hobbie, 2005). La décomposition serait donc également limitée en N et un apport exogène en ce nutriment pourrait la favoriser (Hobbie et coll., 2002). Aerts et coll. (2006) ont trouvé, dans un bog sub-arctique, que la séquestration de l’N exogène dans des complexes chimiques et/ou dans la biomasse microbienne, pouvait retarder le recyclage de cet N dans le système, pendant les trois premières années suivant la fertilisation. Ceci pourrait donc expliquer pourquoi les taux de décomposition n’avaient pas été affecté par la fertilisation après deux ans. Enfin, l’apport en N exogène ne favoriserait pas toujours la décomposition de la matière organique (Prescott, 1995), puisqu’il serait dépendant du rapport C : N initial du sol (Hobbie et coll., 2002; 2005). À ce sujet, Hobbie (2005) a trouvé des effets positifs sur la décomposition, à la suite de la fertilisation en N, à seulement deux de ses huit sites étudiés dans le Minnesota qui avaient une végétation limitée en N. Aerts et coll. (2006), également, ont relevé qu’il n’est pas certain que c’est l’N qui influence directement les taux de décomposition, puisque l’accroissement des plantes vasculaires pourrait avoir un effet indirect sur ceux-ci. En effet, à la suite de la croissance des plantes vasculaires enrichies en N, on diminue le couvert de mousses, ce qui réchauffe le sol (Turesky, 2003). Également, on favorise l’évapotranspiration, ce qui assèche le sol. Ces nouvelles conditions sont alors

favorables à la décomposition de la matière organique (Holland et Detling, 1990). Enfin, Bryant et coll. (1998) n'ont quant à eux trouvé aucun effet de l'N sur la décomposition en toundra alpine. L'humidité du sol était là-bas le seul facteur qui pouvait expliquer des différences dans les taux de décomposition de la litière en surface du sol. Enfin, notre étude montre également que les taux de décomposition se sont accrus avec la fertilisation en phosphore. À ce sujet, rappelons que le P n'a pas influencé significativement la croissance des graminoides et des bryophytes mais qu'il a pu accroître la biomasses des microbes décomposeurs.

4.1.6 Effets fertilisants de la glycine

Pour ce qui est du traitement de fertilisation avec la glycine, on cherchait à mesurer si dans les milieux humides du Haut-Arctique, les plantes graminoides pouvaient absorber des acides aminés de faibles poids moléculaires, à la même vitesse qu'elles absorbent l'azote inorganique. Contrairement à ce qu'on attendait, après quatre ans de fertilisation, les teneurs en N dans les tissus des plantes graminoides ont été plutôt favorisées par l'azote inorganique que par le traitement équivalent en glycine. De plus, les deux traitements ont eu le même effet sur leur croissance. Le traitement inorganique a été appliqué pendant cinq années consécutives (2003 à 2007) contrairement au traitement de glycine (2004-2007), ce qui pourrait expliquer les résultats. Par contre, selon Schimel et Chapin (1996), on s'attendait à ce que les plantes graminoides absorbent la glycine à des taux similaires et même supérieurs à ceux de l'ammonium. On s'attendait également à ce que leur biomasse soit favorisée (Chapin et coll. 1993). Kielland (1994) a par contre trouvé, en conditions naturelles, que les espèces arbustives ainsi que les espèces de *Carex*, avaient des capacités d'absorption des acides aminés supérieures aux espèces d'*Eriophorum*. Hors, pour Bylot, les espèces de *Carex* n'ont pas été incluses dans l'analyse des teneurs en N puisqu'elles n'étaient pas présentes en quantités suffisantes. De plus, Henry et Jefferies (2003b) ont évoqué que l'herbacé *Puccinellia phryganodes*, en milieu sub-arctique, pouvait faire compétition avec les microorganismes pour les acides aminés et l'ammonium, bien que l'on retrouvait une plus grande proportion d'ammonium dans les tissus des plantes et une plus grande proportion de glycine dans la biomasse microbienne. À ce sujet, Chapin et coll.

(1993) ont montré que dans des substrats de culture enrichis en acides aminés, la concentration en bactéries était significativement plus importante dans celui d'une céréale, *Hordeum sp.*, qui n'avait pas d'affinité pour les acides aminés, que dans celui de *E.vaginatum*, qui pouvait les absorber. En effet, les décomposeurs utiliseraient l'azote organique de façon préférentielle à l'azote inorganique (Hobbie, 2005). Par déduction, on peut donc présumer que les plantes graminoides de l'île Bylot, même si elles peuvent avoir une affinité pour les acides aminés, ont favorisé l'absorption de l'N sous la forme d'ammonium. Ainsi, les taux de décomposition de la matière organique par les microorganismes ont été favorisés avec le traitement de glycine (figure 3.11) comparativement au traitement équivalent de 1 g N/m²/an, parce que les bactéries ont alors utilisé l'acide aminé disponible pour leurs activités métaboliques.

4.1.7 L'effet fertilisant de la Grande Oie des neiges

Après cinq ans, contrairement à l'hypothèse initiale, la fertilisation avec une densité de 40 fèces/m², qui représente deux fois l'apport saisonnier par les oies à Bylot (Pineau, 1999), ne montre pas encore un effet significatif pour stimuler la productivité des plantes graminoides. On dénote quand même une forte tendance pour leur croissance avec ce traitement ($p=0,066$). La quantité d'azote inorganique assimilable par les plantes dans les fèces d'oies était légèrement inférieure ou équivalente au traitement inorganique de 1 g N/m²/an avec lequel on a vu une augmentation de pas la croissance des graminoides. On remarque ainsi, qu'à long terme, il pourrait y avoir un enrichissement en nutriments dans les polygones de tourbe avec la présence de la Grande Oie des neiges. Le seul effet significatif retenu de la fertilisation avec les fèces porte sur l'augmentation de la teneur en phosphore des bryophytes par rapport au traitement témoin. Quarante fèces correspondent plus ou moins à un apport annuel de 0,09 g P/m² (Pouliot, 2004 données non publiées). Pineau (1999) avait trouvé, dans le même milieu, un effet favorable sur la teneur en phosphore des mousses, après une saison de croissance, avec une fertilisation inorganique de 0,6 g P/m². Dans la présente étude, la teneur en phosphore des bryophytes a doublée à la suite d'apports répétés pendant cinq ans de phosphore inorganique équivalents à 1 g P/m². Il est donc plausible, qu'après cinq ans d'apports répétés en fèces, la teneur en P des

bryophytes soit favorisée alors qu'elle ne l'était pas après deux ans de fertilisation (Pouliot, 2006).

4.1.8 La productivité primaire des bryophytes pour l'année d'échantillonnage

La productivité primaire des bryophytes a été beaucoup plus élevée lors de l'échantillonnage de la présente étude (2007) que lors de l'échantillonnage de l'étude à court terme (2004). En effet, pour le traitement témoin, la productivité primaire a été autour de 96,7 g/m² en 2004 contre 320,4 g/m² en 2007. La productivité des bryophytes a donc été 3,5 fois plus importante en 2007 qu'en 2004. De plus, les résultats de Pineau (1999) et d'autres dans les milieux humides de l'île Bylot (données non publiées) ont montré des valeurs de productivité primaire plus similaires à celles de Pouliot en 2004. La plus forte productivité enregistrée parmi ces dernières études était en 1997, avec près de 150 g/m² (Gauthier, données non publiées). Comment peut-on expliquer que les valeurs de productivité primaire des bryophytes soient deux fois plus élevées en 2007? Ailleurs dans la littérature, des valeurs de productivité entre 342 g/m² et 507 g/m² pour *Polytrichum alpestre* ont déjà été enregistrées sur des îles de l'océan Antarctique qui avaient une saison de croissance plus longue qu'à Bylot (Longton, 1970). Dans un milieu similaire aux polygones de tourbe de l'île Bylot, Vitt et Pakarinen (1977) ont également mesuré que la productivité primaire des bryophytes (*Drepanocladus revolvens*, *Calliergon giganteum* et *Meesia triquetra*) s'étalait de 60 g/m² à 350 g/m², en s'approchant d'un cours d'eau. Enfin, Clarke et coll. (1971) ont soulevé qu'il y avait une grande variabilité en terme de productivité primaire annuelle des bryophytes qui était associée avec les conditions climatiques de la saison de croissance ainsi qu'avec les microhabitats étudiés. Ces derniers ont trouvé des valeurs de productivité primaire allant jusqu'à 1000 g/m² pour une espèce de *Pohlia* sp. À Bylot, les conditions climatiques à l'été 2004 ont été beaucoup plus pluvieuses et fraîches (141,5 mm de pluie et moyenne de 3,7 °C) que pendant les années 2006 (94,5 mm de pluie et moyenne de 5,2 °C) et 2007 (62,7 mm de pluie et moyenne de 4,4 °C). On peut donc présumer que les conditions climatiques favorables des deux saisons de croissance, avant l'échantillonnage de la cinquième année, ont favorisé la forte productivité

primaire des bryophytes qui a été enregistrée dans cette étude. Malgré tout, il sera intéressant d'effectuer d'autres échantillonnages de bryophytes dans les polygones de tourbe de l'île Bylot pour venir confirmer nos données, puisqu'une productivité primaire comparable n'y avait encore jamais été mesurée. De plus, les méthodes ont varié pour mesurer la productivité des bryophytes entre les échantillonnages de 2004 et de 2007 (marqueurs naturels vs. marqueurs externes) ce qui pourrait expliquer les différences.

4.2 Effets du broutement par la Grande Oie des neiges

La présente étude révèle une diminution de la productivité primaire aérienne des plantes graminoides qui ont été broutées par la Grande Oie des neiges. Toutefois, les plantes compensent en partie la perte de tissus par le broutement, en puisant dans leurs réserves souterraines (sous-compensation) (Gauthier et coll., 1995; Beaulieu et coll., 1996). On remarque aussi qu'il n'y a pas eu d'interaction significative entre le broutement et la fertilisation en N ou en P sur la productivité primaire aérienne des plantes graminoides. Par contre, on se serait attendu à ce que l'intensité du broutement soit plus importante dans les traitements qui recevaient les plus fortes doses d'N. En effet, selon Gauthier et coll. (1995), les oies ont une préférence pour les plantes avec les teneurs en N les plus élevées. Cependant, dans notre étude, l'effet cumulatif du broutement de toutes les graminoides (*Eriophorum*, *Dupontia*, *Carex*), pour deux saisons de croissance, s'est avéré similaire avec tous les traitements de fertilisation. Toutefois, on pourrait quand même présumer que le broutement a été plus intense dans les parcelles fortement fertilisées. En effet, puisque ces plantes étaient fertilisées, elles devaient avoir un meilleur potentiel de croissance. De ce fait, elles devaient aussi avoir une meilleure capacité à compenser la perte de tissus à la suite du broutement. Donc, même si le broutement a été plus intense sur ces plantes en comparaison à celles du témoin, nous n'avons pas pu le détecter.

D'un autre côté, on a trouvé une interaction significative entre le broutement et la fertilisation en N par rapport à la biomasse de la litière. Dans tous les traitements en présence de broutement, la biomasse de la litière a été similaire. Cependant, avec la fertilisation en N et en absence de broutement on a eu des augmentations linéaires et quadratiques significatives de cette biomasse. Lorsqu'il y a du broutement, la sénescence de

la végétation se trouve réduite (McNaughton, 1979; Bazely et Jefferies, 1984), puisqu'on élimine les vieilles feuilles et on favorise la repousse. Il y a donc plus de nouvelles feuilles en fin de saison en présence de broutement et moins de litière. On a d'ailleurs trouvé dans cette étude que les plantes graminoides soumises au broutement avaient de meilleures teneurs en N et en P dans leurs tissus. Ce phénomène s'explique probablement par le fait qu'il y avait moins de feuilles sénescents sur ces plantes broutées. À l'inverse, puisque la productivité primaire des plantes graminoides a augmenté avec l'augmentation des applications en N, la litière a également augmenté en absence de broutement puisque cette dernière est restée dans la parcelle non broutée. Enfin, en absence de broutement, l'ombrage supplémentaire créé par l'augmentation de la biomasse en litière ou en plantes graminoides semble également avoir provoqué une diminution du couvert de bryophytes, des phénomènes qui sont cités dans la littérature (van der Wal et coll. 2005; Startsev et coll., 2008; Nilsson et coll., 2008). L'exclusion des oies a donc un effet négatif sur le couvert de bryophytes.

5. Conclusion

5.1. Apports de la recherche

Cette étude à long terme (5 ans) a permis de mieux comprendre le cycle des nutriments N et P dans un milieu humide arctique dominé par les bryophytes. Par une expérience de fertilisation de cinq ans dont les résultats ont été comparés avec ceux obtenus après deux ans de fertilisation, la contrainte du tapis de bryophytes dans le cycle des nutriments a été confirmée pour le seuil de $1 \text{ g N/m}^2/\text{an}$. Avec des apports supplémentaires en N, le tapis de bryophytes commence à être à saturation en N et les nutriments peuvent atteindre la zone racinaire des plantes graminoides et ainsi favoriser leur croissance. L'expérience a également permis de confirmer que les plantes graminoides et les mousses des polygones de tourbe ne sont pas limitées en P puisque leur croissance n'est pas favorisée par des apports en ce nutriment après cinq ans, même si on observe que les teneurs en P augmentent dans leurs tissus avec la fertilisation.

L'expérience de fertilisation nous a aussi permis de comparer l'effet de la fréquence d'application de traitements en N et P équivalents, soit en une seule dose la première année ou soit en fractionnant la dose sur une période de cinq ans, pour simuler l'effet des oies qui reviennent à chaque année dans le système. Après cinq ans, en limitant le lessivage et la saturation du tapis de bryophytes, les doses fractionnées (annuelles) ont favorisée la croissance des mousses contrairement aux doses appliquées totalement la première année de l'expérience. Pour les plantes graminoides, il n'y a pas eu de différence pour leur productivité primaire aérienne entre les deux fréquences d'application, après cinq ans, puisqu'elles peuvent réutiliser efficacement les nutriments assimilés les années précédentes. Par contre, leurs teneurs en nutriments étaient plus élevées avec les doses annuelles. À long terme, il y aurait donc un enrichissement en nutriments dans le système avec des applications de petites doses annuelles de fertilisants alors qu'à l'inverse, les effets d'une seule application d'une forte dose de fertilisant vont finir par s'effacer.

Contrairement à ce qui est généralement observé dans la littérature (Reed et coll., 2007), des applications en N seul se sont avérées plus efficaces sur la croissance des plantes graminoides que la même dose d'N, mais combinée au P. À l'inverse, il y a eu une

tendance pour une meilleure croissance des bryophytes avec les doses d’N combinées au P, tel qu’observé dans d’autres expériences (Gordon et coll., 2001). La fixation de l’N dans le sol serait accrue avec la fertilisation combinée ce qui réduirait la quantité de N disponible pour les graminoides (Reed et coll., 2007).

Les taux de décomposition de la matière organique ont augmenté avec des additions en N et en P après cinq ans, alors que l’on n’avait pas trouvé d’effet de la fertilisation sur ceux-ci après deux ans. Des conditions plus sèches et moins humides du sol, associées à l’accroissement de la végétation en plantes vasculaires (Holland et Detling, 1990) ainsi que la disponibilité de plus de nutriments pour la biomasse microbienne (Hobbie, 2005) peuvent expliquer cette différence.

La glycine a favorisé les taux de décomposition de la matière organique du mollisol, donc la biomasse microbienne, comparativement à son traitement inorganique équivalent. Contrairement à ce qui était attendu avec la glycine, les teneurs en N des plantes graminoides ont été plutôt favorisées par le traitement d’azote inorganique. Ces résultats sont contraires à ceux de Schimel et Chapin (1996) qui avaient trouvé des taux d’absorption de la glycine par les plantes graminoides plus efficaces que ceux de l’azote inorganique. Par contre, selon Kielland (1994), les espèces arbustives puis les *Carex* auraient des affinités pour les acides aminés, supérieures aux espèces graminoides telles qu’*Eriophorum* et *Dupontia*.

Après cinq ans de fertilisation avec des fèces d’oies à une densité deux fois plus importante que celle de la population actuelle de l’île, l’on commence à voir un début de réponse de la part des graminoides. De surcroît, l’action du broutement par les oies a favorisé positivement le maintien du couvert de bryophytes; en assurant une présence modérée des plantes vasculaires, on obtient une meilleure luminosité pour le développement des bryophytes.

Enfin, il semble qu’au niveau de la population d’oies actuelle utilisant les polygones de tourbe de l’île Bylot, la densité de fèces est insuffisante pour promouvoir significativement la productivité des plantes graminoides sur une période de cinq ans. Malgré tout, l’expérience montre un enrichissement du système à long terme associé avec la fertilisation annuelle et une compensation partielle de la végétation suite au broutement. La présence

des oies favorise aussi le maintien d'un couvert de bryophytes dominé par la famille des Amblystegiaceae, qui sont des espèces clés formant les milieux humides polygonaux de l'Arctique.

5.2. L'avenir des polygones de tourbe de l'île Bylot

Les mousses sont fondamentales au développement d'habitats de tourbières (Britannica, 2008). Les herbivores quant à eux ont des effets sur la production, la structure et la composition des communautés végétales (Gauthier et coll., 1995). À long terme (5 ans), l'étude a démontré qu'un effet des oies dans les fens polygonaux de l'île Bylot était de maintenir un couvert de bryophytes constant malgré l'augmentation de la productivité primaire aérienne des plantes graminoides associée avec la fertilisation en N. L'on sait également qu'après cinq ans, l'exclusion des oies du système favorise plutôt la croissance des plantes vasculaires au détriment de celle des bryophytes.

Dans le contexte actuel, on estime que les changements climatiques vont provoquer une hausse des températures de 1 à 3 °C et l'on envisage des effets sur les communautés végétales de la toundra. Une métaanalyse de différentes études visant à manipuler les conditions environnementales dans la toundra arctique a soulevé qu'après deux saisons de croissance seulement, l'effet général de la hausse des températures provoquait un accroissement de la taille et de la biomasse d'arbustes à feuilles caduques et de graminoides, avec l'effet inverse sur l'occurrence des lichens et des bryophytes (Walker et coll., 2005). C'est en favorisant entre autres les taux de décomposition et donc une plus grande disponibilité de nutriments, que l'on pouvait expliquer ce phénomène (Jonasson, 1983; Nadelhoffer et coll., 1991). Également, à plus long terme, un changement des communautés végétales dominées par les graminoides s'effectuait vers des communautés plutôt dominées par des arbustes. Par contre, on soulignait que les milieux humides du Haut-Arctique étaient les moins affectés par ces changements climatiques et qu'à ces latitudes, les terres mésiques montraient les plus grandes variations dans les communautés végétales, associées avec les hausses des températures. Il est donc envisageable que les oies dans les polygones de tourbe de l'île Bylot vont venir encore retarder l'effet des changements climatiques dans cet écosystème. En effet, en réduisant la taille des plantes

graminoïdes et en favorisant un meilleur couvert en bryophytes, les conditions d'humidité et des températures plus froides du sol seront davantage conservées (Longton, 1997).

Des manipulations de températures et de nutriments aux latitudes arctiques tentant entre autres de simuler les changements climatiques et qui se sont étalées sur une période supérieure à cinq ans ont également souligné qu'il était difficile de prévoir efficacement les changements dans les communautés végétales après 5 ans seulement. Ils ont montré qu'il était difficile de prévoir les changements des communautés végétales à la suite de ces manipulations, à cause de la lenteur de la réponse de la végétation et des effets des nouvelles interactions qui sont créées au sein des communautés végétales. Dans des milieux humides, après 9 ans (Chapin et coll., 1995; Chapin et Shaver, 1996), 15 ans (Shaver et coll., 2001) et 20 ans (Mack et coll., 2004) de fertilisation, on a observé une transition des communautés végétales dominées par les graminoïdes à croissance rapide, qui répondaient initialement à la fertilisation, vers des communautés dominées par des espèces ligneuses avec une croissance plus lente. Ces résultats soulignent l'importance de pousser les recherches à plus long terme encore dans les polygones de tourbe l'île Bylot. Actuellement, la fertilisation stimule toujours les espèces dominantes initialement, les graminoïdes. Poursuivre la fertilisation à plus long terme pourra donc permettre de confirmer cette transition des communautés végétales vers des espèces qui ne sont pas consommées par les oies et de tester si la présence des oies maintient effectivement l'occurrence des plantes qu'elles consomment préférentiellement, dans un couvert de bryophytes bien présent.

Bibliographie

- Abraham, K.F. et Jefferies, R.L. 1997. High goose populations: causes, impacts and implication. In: B. D. J. Batt, editor. Arctic ecosystems in peril: report of the arctic goose habitat working group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario. p.7-72.
- Aerts, R., van Logtestijn, R.S.P. et Karlsson, P.S. 2006. Nitrogen supply differentially affects litter decomposition rates and nitrogen dynamics of sub-arctic bog species. *Oecologia*. 146: 652-658.
- Aiken, S.G., Dallwitz, M.J., Consaul, L.L., McJannet, C.L., Gillespie, L.J., Boles, R.L., Argus, G.W., Gillett, J.M., Scott, P.J., Elven, R., LeBlanc, M.V., Brysting, A.K. et Solstad, H. 1999. In: Flora of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval, Version: 29 avril 2003. [en ligne]. Disponible sur: <<http://www.mun.ca/biology/delta/arcticf/>> (consulté le 18.04.2008)
- Anderson, L.E., Crum, H.A. et Buck, W.R. 1990. List of mosses of North America: north of Mexico. *The Bryologist*. 93: 448-499.
- Anderson, L.E. 1990. A checklist of *Sphagnum* in North America: north of Mexico. *The Bryologist*. 93: 500-501.
- Atkin, O.K. 1996. Reassessing the nitrogen relations of arctic plants: a mini-review. *Plant, Cell and Environment*. 19: 695-704.
- Ayres, E., van der Wal, R., Sommerkorn, M. et Bardgett, R.D. 2006. Direct uptake of soil nitrogen by mosses. *Biology Letters*. 2: 286-288.
- BassiRad, H. 2000. Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. *New Phytologist*. 147: 155-169.
- Bazely, D.R. et Jefferies, R.L. 1985. Goose faeces: a source of nitrogen for plant growth in a grazed salt marsh. *Journal of Applied Ecology*. 22: 693-703.
- Bazely, D.R. et Jefferies, R.L. 1986. Changes in the composition and standing crop of salt-marsh communities in response to the removal of a grazer. *Journal of Ecology*. 74: 693-706.
- Bazely D.R. et Jefferies, R.L. 1989. Lesser Snow geese and the nitrogen economy of a grazed salt marsh. *Journal of Ecology*. 77: 24-34.
- Beaulieu, J., Gauthier, G. et Rochefort, L. 1996. The growth response of graminoid plants to goose grazing in a high arctic environment. *Journal of Ecology*. 84: 905-914.

- Bélangier, L. et Bédard, J. 1994. Role of ice scouring and goose grubbing in marsh plant dynamics. *Journal of Ecology*. 82: 437-445.
- Bergamani, A., Pauli, D., Peintinger, M. et Schmid, B. 2001. Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology*. 89: 920-929.
- Bigger, C.M. et Oechel, W.C. 1982. Nutrient effect on maximum photosynthesis in arctic plants. *Holarctic Ecology*. 5: 158-163.
- Billings, W.D. et Mooney, H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review*. 43: 481-529.
- Binkley, D. et Hart, S. 1989. The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Advances in Soil Science*. 10: 57-116.
- Bliss, L.C., Courtin, G.M., Pattie, D.L., Riewe, R.R., Whitfield, D.W.A. et Widen, P. 1973. Arctic tundra ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 359-399.
- Bliss, L.C. 2000. Arctic tundra and desert polar biome. In: M.G. & Billings, W.D. editors. *North american terrestrial vegetation, second edition*. Cambridge University Press, Cambridge, England, United-Kingdom. p. 1-40.
- Bonan, G.B. et Shugart, H.H. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 20: 1-28.
- Britannica Encyclopedia, [en ligne]. Disponible sur : <<http://www.britannica.com>>. (consulté le 15.04.2008)
- Brooker, R. et van der Wal, R. 2003. Can soil temperature direct the composition of high arctic plant communities? *Journal of Vegetation Science*. 14: 535-542.
- Brown, D. H. et Bates, J. W. 1990. Bryophytes and nutrient cycling. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 104: 129-147.
- Bryant, D.M., Holland, E.A., Seastedt, T.R. et Walker, M.D. 1998. Analysis of litter decomposition in an alpine tundra. *Canadian Journal of Botany*. 76: 1295-1303.
- Buchsbaum, R., Wilson, J. et Valiela, I. 1986. Digestibility of plant constituents by Canada geese and Atlantic brant. *Ecology*. 67: 386-393.
- Cadieux, M.-C, Gauthier, G., Gagnon, C., Lévesque, E., Bêty, J. et Berteaux, D. 2008. Monitoring the environmental and ecological impacts of climate change on Bylot Island, Sirmilik National Park – 2004-2008 final report. Unpublished report, Centre d'études nordiques, Université Laval, 113 p.
- Cargill, S.M. et Jefferies, R.L. 1984a. Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic salt marsh. *Journal of Applied Ecology*. 21: 657-668.

- Cargill, S.M. et Jefferies, R.L. 1984b. The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt marsh. *Journal of Applied Ecology*. 21: 669-686.
- Chapin III, F.S. et Bloom, A. 1976. Phosphate absorption: adaptation of tundra graminoids to a low temperature, low phosphorus environment. *Oikos*. 27: 111-121.
- Chapin III, F.S., Barsdate, R.J. et Barèl, D. 1978. Phosphorus cycling in alaskan coastal tundra: a hypothesis for the regulation of nutrient cycling. *Oikos*. 31: 189-199.
- Chapin III, F.S., Johnson, D.A. et Mckendrick, J.D. 1980. Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *Journal of Ecology*. 68: 189-209.
- Chapin III, F.S., Vitousek, P.M. et van Cleve, K. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist*. 127: 48-58.
- Chapin III, F.S., Oechel, W.C., van Cleve K. et Lawrence, W. 1987. The role of mosses in the phosphorus cycling of an alaskan black spruce forest. *Oecologia*. 74: 310-315.
- Chapin III, F.S., Moilanen, L. et Kielland, K. 1993. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature*. 361: 150-153.
- Chapin III, F.S., Shaver, G.R., Giblin, A.E., Nadelhoffer, K.J. et Laundre, J.A. 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*. 76: 694-711.
- Chapin III, F.S. et Shaver, G.R. 1996. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change. *Ecology*. 77: 822-840.
- Clarke, G.C.S., Greene, S.W. et Greene, D.M. 1971. Productivity of bryophytes in polar regions. *Annals of Botany*. 35: 99-108.
- Clymo, R.S. 1963. Ion exchange in *Sphagnum* and its relation to bog ecology. *Annals of Botany*. 27: 309-324.
- Drent, R.H. et van der Wal, R. 1999. Cyclic grazing in vertebrates and the manipulation of the food resource. In: Olf, H., Brown, V. K. and Drent, R. H., editors. *Herbivores: between plants and predators*. Oxford, Malden, MA. : Blackwell Science. p.639.
- Ellis, C.J. et Rochefort, L. 2004. Century-scale development of polygon-patterned tundra wetland, Bylot island (73°N, 80°W). *Ecology*. 85: 963-978.
- Enriquez, S., Duarte, C.M. et Sand-Jensen, K. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia*. 94: 457-471.

- Fretwell, S.D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos* 50: 291–301.
- Gauthier, G. 1993. Feeding ecology of nesting Greater Snow geese. *Journal of Wildlife Management*. 57: 216-223.
- Gauthier, G., Hughes, R. J., Reed, A., Beaulieu, J. et Rochefort, L. 1995. Effect of grazing by Greater snow geese on the production of graminoids at an arctic site (Bylot island, NWT, Canada). *Journal of Ecology*. 83: 653-664.
- Gauthier, G., Rochefort, L. et Reed, A. 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot island. *Geoscience Canada*. 23: 253-259.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F. et Rochefort, L. 2004. Trophic interactions in a High Arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*. 44: 119-129.
- Gauthier, G., Giroux, J.-F. Reed, A. Béchet A. et Bélanger L. 2005. Interactions between land use, habitat use and population increase in Greater Snow geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology*. 11: 856-868.
- Gauthier, G., Giroux, J-F. et Rochefort, L. 2006. The impact of goose grazing on arctic and temperate wetlands. *Acta Zoologica Sinica*. 52: 108-111.
- Gauthier, G., Cadieux, M-C., Lefebvre, J., Bêty, J., Berteaux, D. et Reed, A. 2007. Population study of Greater Snow geese on Bylot island (Nunavut) in 2007 : a progress report. Laval University, Québec, QC, Canada.
- Gordon, C., Wynn, J. M. et Woodin, S. J. 2001. Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic health: the importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytologist*. 149: 461-471.
- Güsewell, S., Bollens, U., Ryser, P. et Klötzli, F. 2003. Contrasting effects of nitrogen, phosphorus and water regime on first- and second-year growth of 16 wetland plant species. *Functional Ecology*. 17: 754-765.
- Güsewell, S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*. 164: 243-266.
- Haag, R.W. 1974. Nutrient limitations to plant production in two tundra communities. *Canadian Journal of Botany*. 52: 103-116.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. et Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*. 94: 421–425.
- Handa, I.T., Harmsen, R. et Jefferies, R.L. 2002. Patterns of vegetation change and the recovery potential of degraded areas in a coastal marsh system of the Hudson Bay lowlands. *Journal of Ecology*. 90: 86-99.

- Helm, D.J., McKendrick J.D. et Collins, W.B. 1987. Fertilizer effects on annual grass in wet sedge-grass vegetation site, Susitna Basin, Alaska, USA. *Arctic and Alpine Research*. 19: 29-34.
- Henry, G.H.R., Freedman, B. et Svoboda, J. 1986. Effects of fertilization on three tundra plant communities of polar desert oasis. *Canadian Journal of Botany*. 64: 2502-2507.
- Henry, H.A.L. et Jefferies, R.L. 2002. Free amino acid, ammonium and nitrate concentrations in soil solutions of grazed coastal marsh in relation to plant growth. *Plant, Cell and Environment*. 25: 665-675.
- Henry, H.A.L. et Jefferies, R.L. 2003a. Plant amino acid uptake, soluble N turnover and microbial N capture in soils of grazed arctic salt marsh. *Journal of Ecology*. 91: 627-636.
- Henry, H. A. L. et Jefferies, R. L. 2003b. Interactions in the uptake of amino acids, ammonium and nitrate ions in the Arctic salt-marsh grass, *Puccinellia phryganodes*. *Plant, Cell and Environment* 26: 419-428.
- Herzog, M.P. et Sedinger, J.S. 2004. Dynamics of foraging behaviors associated with variations in habitat and forage availability in captive Black brant (*Branta bernicla nigricans*) goslings in Alaska. *The Auk*. 121: 210-223.
- Hik, D.S. et Jefferies, R.L. 1990. Increases in the net above-ground primary production of a salt marsh forage grass: a test of the predictions of the herbivore-optimization model. *Journal of Ecology*. 78: 180-195.
- Hik, D.S., Sadul, H.A. et Jefferies, R.L. 1991. Effects of the timing of multiple grazings by geese on net above-ground primary production of swards of *Puccinellia phryganodes*. *Journal of Ecology*. 79: 715-730.
- Hobbie, S.E., Nadelhoffer, K.J. et Högberg, P. 2002. A synthesis : the role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions. *Plant and Soil*. 242: 163-170.
- Hobbie, S.E. 2005. Contrasting effects of substrate and fertilizer nitrogen on the early stages of litter decomposition. *Ecosystems*. 8: 644-656.
- Holland, E.A. et Detling, J.K. 1990. Plant response to herbivory and below ground nitrogen cycling. *Ecology*. 71: 1040-1049.
- Hughes, J.R., Reed, A. et Gauthier, G. 1994. Space and habitat use by Greater Snow goose broods on Bylot island, Northwest Territories. *The Journal of Wildlife Management*. 58: 536-545.

- Iacobelli, A. et Jefferies, R.L. 1991. Inverse salinity gradients in coastal marshes and the death of stands of *Salix*: the effects of grubbing by geese. *Journal of Ecology*. 79: 61-73.
- Ingerpuu, N., Liira, J. et Pärtel, M. 2005. Vascular plants facilitated bryophytes in a grassland experiment. *Plant Ecology*. 180: 69-75.
- Isaac, R.A. et Johnson, C.W. 1976. Determination of total nitrogen in plant tissues, using a block digester. *Journal of the AOAC*. 59: 98-100
- Jasmin, J.-N., Rochefort, L. et Gauthier, G. 2008. Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biology*. 31: 1043-1049.
- Jonasson, S. 1983. Nutrient content and dynamics in north swedish shrub tundra areas. *Holarctic Ecology*. 6: 295-304.
- Jonasson, S. 1992. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos*. 63:420-429.
- Jonasson, S. et Shaver, G. R. 1999. Within-stand nutrient cycling in arctic and boreal wetlands. *Ecology*. 80: 2139-2150.
- Kaiser, W.M. et Brendle-Behnisch, E. 1991. Rapid modulation of spinach leaf nitrate reductase by photosynthesis. I. Modulation in vivo by CO₂ availability. *Plant Physiology*. 96: 363-367.
- Kalela, O. et Koponen, T. 1971. Food consumption and movements of the norwegian lemmings in areas characterized by isolated fells. *Annales Zoologici Fennici*. 8: 80-4.
- 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.
- Kielland, K. 1994. Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology*. 75: 2373-2383.
- Kielland, K. et Chapin III, F.S. 1994. Phosphate uptake in arctic plants in relation to phosphate supply: the role of spatial and temporal variability. *Oikos*. 70: 443-448.
- Kielland, K. 1997. Role of free amino acids in the nitrogen economy of arctic cryptogams. *Ecoscience*. 4: 75-79.
- Klanderud, K. 2008. Species-specific responses of an alpine plant community under simulated environmental change. *Journal of Vegetation Science*. 19: 363-372.

- Kotanen, P. M. & Jefferies, R. L. 1997. Long-term destruction of sub-arctic wetland vegetation by Lesser snow geese. *Écoscience*. 4: 179-182.
- Kotanen, P.M. 2002. Fates of added nitrogen in freshwater arctic wetlands grazed by Snow geese: the role of mosses. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 34: 219-225.
- Kotowski, W.H. 2002. Fen communities: ecological mechanisms and conservation strategies. Groningen, NL: Rijksuniversiteit Groningen, 2002, 184 p.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. et Pons, T.L. 1998. *Plant physiological ecology*. New York, USA: Springer Verlag, 1998, 540 p.
- Li, Y. et Vitt, D.H. 1997. Patterns of retention and utilization of aerially deposited nitrogen in boreal peatlands. *Ecoscience*. 4: 106-116.
- Limpens, J., Berendse, F. et Klees, H. 2004. How phosphorus availability affects the impact of nitrogen deposition on *Sphagnum* and vascular plants in bogs. *Ecosystems*. 7: 793-804.
- Longton, R.E. 1970. Growth and productivity of the moss *Polytrichum alpestre* hoppe in antarctic regions. In: Holdgate, M.W., editor. *Antarctic Ecology*. London, UK and New-York, USA, Academic Press. 2: 818-37
- Longton, R.E. 1997. The Role of Bryophytes and Lichen in Polar Ecosystems. In: Woodin, S.J., Marquiss, M., editor. *Ecology of arctic environments: 13th special symposium of the British Ecological Society*. Cambridge, UK, Cambridge University Press, Blackwell Science. p.69-96.
- Mack, M.C., Schuur, E.A.G., Bret-Harte, M.S., Shaver, G.R. et Chapin III, F.S. 2004. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature*. 431: 440-443.
- Madan, N.J., Deacon, L.J. et Robinson, C.H. 2007. Greater nitrogen and/or phosphorus availability increase plant species, cover and diversity at a high arctic polar semi-desert. *Polar Biology*. 30: 559-570.
- Manseau, M. et Gauthier, G. 1993. Interactions between Greater Snow geese and their rearing habitat. *Ecology*. 74: 2045-2055.
- Manseau, M., Huot, J. et Crete, M. 1996. Effect of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: community and landscape level. *Journal of Ecology*. 84: 151-170.
- Massé, H. 1998. Estimation de la capacité de support des différents écosystèmes humides utilisés par la Grande oie des neiges nichant à l'île Bylot (Nunavut, Canada). Mémoire de maîtrise. Université Laval, Québec, PQ, Canada.

- Massé, H., Rochefort, L. et Gauthier, G. 2001. Carrying capacity of wetland habitats used by breeding Greater Snow geese. *Journal of Wildlife Management*. 65: 271-281.
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 119-161.
- McKendrick, J.D., Batzli, G.O., Everett, K.R. et Swanson, J.C. 1980. Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soils and vegetation. *Arctic and Alpine Research*. 12: 565-578.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*. 113: 691-703.
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*. 40: 329-336.
- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. et McNaughton, M.M. 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by african grazers. *Science*. 278: 1798-1800.
- Melillo J.M., Aber J.D. et Muratore J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*. 63:621-626.
- Menu, S., Gauthier G. et Reed, A. 2002. Changes in survival rates and population dynamics of Greater Snow geese over a 30-year period: implications for hunting regulations. *Journal of Applied Ecology*. 39: 91-102.
- Moorhead, D.L., Kroehler, C.J., Linkins A.E. et Reynolds, J.F. 1993. Extracellular acid phosphatase activities in *Eriophorum vaginatum* tussocks: a modeling synthesis. *Arctic and Alpine Research*. 25: 50-55.
- Muthukumar, T., Udaiyan, K. et Shanmughavel, P. 2004 Mycorrhiza in sedges- an overview, *Mycorrhiza*. 14-65-77.
- Nadelhoffer, K.J., Giblin, A.E., Shaver, G.R. et Laundre, J.L. 1991. Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils. *Ecology*. 72: 242-253.
- Nadelhoffer, K.J., Giblin, A.E., Shaver, G.R et Linkins, A.E. 1992. Microbial processes and plants nutrient availability in arctic soils. In: Chapin III, F.S., Jefferies, R.L., Reynolds, J.F., Shaver, G.R. and Svoboda, J., editors. *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. London, UK, Academic Press, 469 p.
- Nilsson, C., Engelmark, O., Cory, J., Forsslund, A. et Carlborg, E. 2008. Differences in litter cover and understorey flora between stands of introduced lodgepole pine and native scots pin in Sweden. *Forest Ecology and Management*. 255: 1900-1905.

- Nkonge, C. et Ballance, G.M. 1982. A sensitive colorimetric procedure for nitrogen determination in micro-Kjeldahl digest. *Journal of Agricultural Food Chemical*. 30: 416-420.
- Oksanen, L., Fretwell, D.S., Arruda, J. et Niemela, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist*. 118: 240-261.
- Oksanen, L. et Oksanen, T. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist*. 155: 703-723.
- Olofsson, J., Kitti, H., Rautiainen, P., Stark, S. et Oksanen, L. 2001. Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling. *Ecography*. 24: 13-24.
- Olofsson, J., Stark, S. et Oksanen, L. 2004. Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos*. 105: 386-396.
- Perring, M.P., Hedin, L.O., Levin, S.A., McGroddy, M. et De Mazancourt, C. 2008. Increased plant growth from nitrogen addition should conserve phosphorus in terrestrial ecosystems, [en ligne]. Disponible sur: < www.pnas.org>. (consulté le 23.02.2008)
- Phuyal, M., Artz, R.R.E., Sheppard, L., Leith, I.D. et Johnson, D. 2008. Long-term nitrogen deposition increases phosphorus limitation of bryophytes in an ombrotrophic bog. *Plant Ecology*. 196: 111-121.
- Piedboeuf, N. et Gauthier, G. 1999. Nutritive quality of forage plants for Greater Snow goose goslings: when is it advantageous to feed on grazed plants. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 1908-1918.
- Pineau, C. 1999. Facteurs limitants la croissance des plantes graminoides et des mousses dans les polygones de tourbe utilisés par la Grande oie des neiges. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, PQ, Canada.
- Polis, G.A. et Strong, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*. 147: 813-846.
- Polis, G.A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos*. 86: 3-15.
- Pouliot, R. 2006. Les effets fertilisants de la Grande oie des neiges sur la dynamique des milieux humides de l'île Bylot au Nunavut: impact du tapis de bryophytes. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, PQ, Canada.
- Prescott, C.E. 1995. Does nitrogen availability control rates of litter decomposition in forests? *Plant and Soil*. 168-169: 83-88.

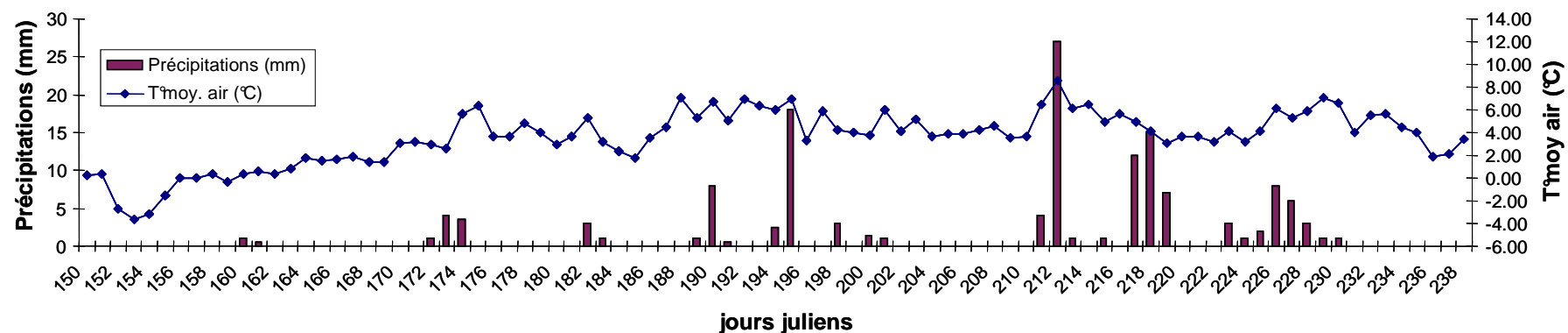
- Press, M.C., Potter, J.A., Burke, M.J.W., Callaghan, T.V. et Lee, J.A. 1998. Responses of a sub-arctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change. *Journal of Ecology*. 86: 315-327.
- Reed, A., Giroux, J.-F. et Gauthier, G. 1998. Population size, productivity, harvest and distribution. In: Batt B. D. J., editor. *The Greater Snow goose: report of the arctic goose habitat working group*. Arctic goose joint venture special publication of the U.S. fish and wildlife service and the canadian wildlife service, Washington D.C. and Ottawa, Ontario. p. 5-31.
- Reed, A., Hughes, R.J. et Boyd, H. 2002. Patterns of distribution and abundance of Greater Snow geese on Bylot island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl* 53: 53-65.
- Reed, S.C., Seastedt, T.R., Mann, C.M., Suding, K.N., Townsend, A.R. et Cherwin, K.L. 2007. Phosphorus fertilization stimulates nitrogen fixation and increases inorganic nitrogen concentrations in a restored prairie. *Applied Soil Ecology*. 36: 238-242.
- Robinson, C.H., Wookey, P.A., Parsons, A.N., Potter, J.A., Callaghan, T.V., Lee, J.A., Press, M.C. et Welker, J.M. 1995. Responses of plant litter decomposition and nitrogen mineralisation to simulated environmental change in a high arctic polar semi-desert and a sub-arctic dwarf shrub heath. *Oikos*. 74: 503-512.
- Ruess, R.W. et McNaughton, S.J. 1984. Urea as a promotive coupler of plant-herbivore interactions. *Oecologia*. 63: 331-337.
- Ruess, R.W., Hik, D.S. et Jefferies, R.L. 1989. The role of Lesser Snow geese as nitrogen processors in a sub-arctic salt marsh. *Oecologia*. 79: 23-29.
- Ruess, R.W., Uliassi, D.D., Mulder, C.P.H. et Person, B.T. 1997. Growth responses of *Carex ramenskii* to defoliation, salinity, and nitrogen availability: implications for geese-ecosystem dynamics in western Alaska. *Écoscience*. 4: 170-178.
- Schimel, J. 1995. Ecosystem consequences of microbial diversity and community structure. In: Chapin III, F.S. et Körner, C., editors. *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*. Springer-Verlag. New-York. p.239-254.
- Schimel, J.P. et Chapin III, F.S. 1996. Tundra plant uptake of amino acid and NH_4^+ nitrogen in situ: plants compete well for amino acid N. *Ecology*. 77: 2142-2147.
- Semikhatova, O.A., Gerasimenko, T.V. et Ivanova, T.I. 1992. Photosynthesis, respiration and growth of plants in the Soviet Arctic. In: Chapin III, F. S., Jefferies, R. L., Reynolds, J. F., Shaver, G. R. and Svoboda, J., editors. *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. Academic Press. London, UK. p.469.
- Service Canadien de la Faune [en ligne]. Disponible sur: <www.cws-scf.ec.gc.ca>. (consulté le 29.03.2008)

- Shaver, G.R. et Chapin III, F.S. 1980. Response to fertilization by various plant growth forms in an alaskan tundra: nutrient accumulation and growth. *Ecology*. 61: 662-675.
- Shaver, G.R. et Chapin III, F.S. 1986. Effect of fertilizer on production and biomass of tussock tundra, Alaska, USA. *Arctic and Alpine Research*. 18: 261-268.
- Shaver, G.R., Chapin III F.S. et Gartner, B.L. 1986b. Factors limiting growth and biomass accumulation in *Enophorum vaginatum* L. in alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*. 74: 257-278.
- Shaver, G.R. et Chapin III, F.S. 1995. Long-term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by alaskan wet and moist tundra sedge species. *Ecography*. 18: 259-275.
- Shaver, G.R., Bret-Harte, M.S., Jones, M.H., Johnston, J.J., Gough, L., Laundre, J. et Chapin III, F.S. 2001. Species composition interact with fertilizer to control long-term changes in tundra productivity. *Ecology*. 82: 3163-3181.
- Shrivastava, D.S. et Jefferies, R.L. 1996. A positive feedback: herbivory, plant growth, salinity, and the desertification of an arctic salt-marsh. *Journal of Ecology*. 84: 31-42.
- Startsev, N., Lieffers, V.J. et Landhäusser, S.M. 2008. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: implication for forest floor development. *Journal of Vegetation Science*. 19: 253-260.
- Strengbom, J., Nordin, A., Näshlom, T. et Ericson, L. 2001. Slow recovery of boreal forest ecosystem following decreased nitrogen input. *Functional Ecology*. 15: 451-457.
- Tandon, H.L.S., Cescas, M.P. et Tyner, E.H. An acid-free vanadate-molybdate reagent for the determination of total phosphorus in soils. *Soil Science Society of America. Proceedings*. 32: 48-51.
- Therkildsen, O.R. et Madsen, J. 1999. Goose grazing selectivity along a depletion gradient. *Ecography*. 22: 516-520.
- Turetsky, M.R. 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist*. 106: 395-409.
- Tye, A.M., Young, S.D., Crout, N.M.J., West, H.M., Stapleton, L.M., Proulton, P.R. et Laybourn-Parry, J. 2005. The fate of ¹⁵N added to high arctic tundra to mimic increased inputs of atmospheric nitrogen released from melting snowpack. *Global Change Biology*. 11: 1640-1654.
- van der Wal, R., van Lieshout, S.M.J. et Loonen, M.J.J.E. 2001. Herbivore impact on moss depth, soil temperature and arctic plant growth. *Polar Biology*. 24: 29-32.

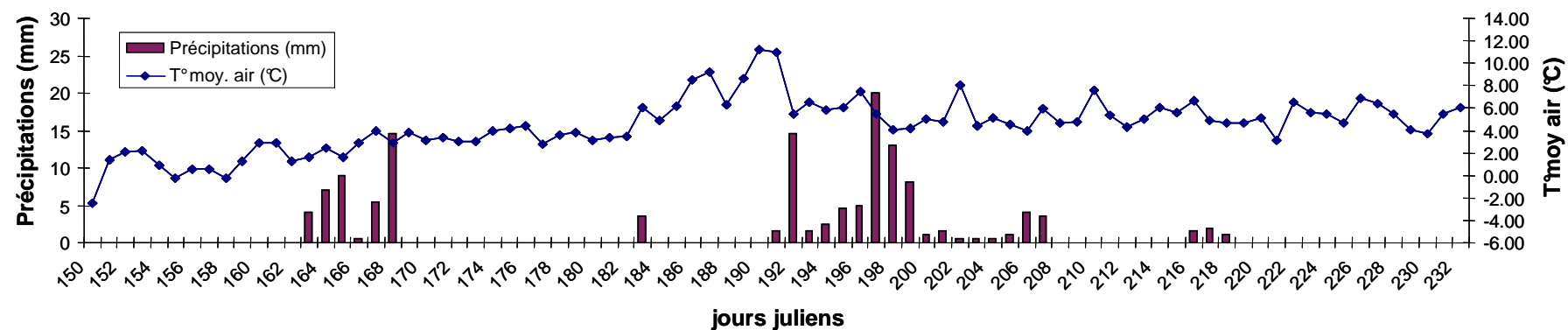
- van der Wal, R., Bardgett, R.D., Harrison, K.A. et Stien, A. 2004. Vertebrate herbivores and ecosystem control: cascading effects of faeces on tundra ecosystems. *Ecography*. 27: 242-252.
- van der Wal, R., Pearce, I.S.K. et Brooker, R.W. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia*. 142: 159-168.
- van Wijk, M.T., Williams, M., Gough, L., Hobbie, S.E. et Shaver, G.R. 2003. Luxury consumption of soil nutrients: a possible competitive strategy in above-ground and below-ground biomass allocation and root morphology for slow-growing arctic vegetation? *Journal of Ecology*. 91: 664-676.
- Vitt, D.H. et Pakarinen, P. 1977. The bryophyte vegetation, production, and organic components of Truelove Lowland. In Bliss, L. C., editor. *Truelove Lowland, Devon island, Canada: a high arctic ecosystem*. The University of Alberta Press. Edmonton, Canada. p.225-244
- Walker, M.D., Wahren, H., Hollister, R.D., Henry, G.H.R., Ahlquist, L.E., Alatalo, J.M., Bret-Harte, M.S., Calef, M.P., Callaghan, T.V., Carroll, A.B., Epstein, H.E., Jonsdottir, I., Klein, J.A., Magnusson, B., Molau, U., Oberbauer, S.F., Rewa, S.P., Robinson, C.H., Shaver, G.R., Suding, K.N., Thompson, C.C., Tolvanen, A., Totland, O., Turner, P.L., Tweedie, C.E., Webber, P.J. et Wookey, P.A. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome, [en ligne]. Disponible sur: <www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0503198103>. (consulté le 19.04.2008)
- Williams, T.D., Cooch, E.G., Jefferies, R.L. et Cooke, F. 1993. Environmental degradation, food limitation, reproductive output, and juvenile survival in Lesser Snow geese. *Journal of Animal Ecology*. 62: 766-777.
- Zacheis, A., Hupp, J.W. et Ruess, R.W. 2001. Effects of migratory geese on plant communities of an alaskan salt-marsh. *Journal of Ecology*. 89: 57-71.

Annexe 1 – Données météorologiques de 2004 à 2007 pour l'île Bylot

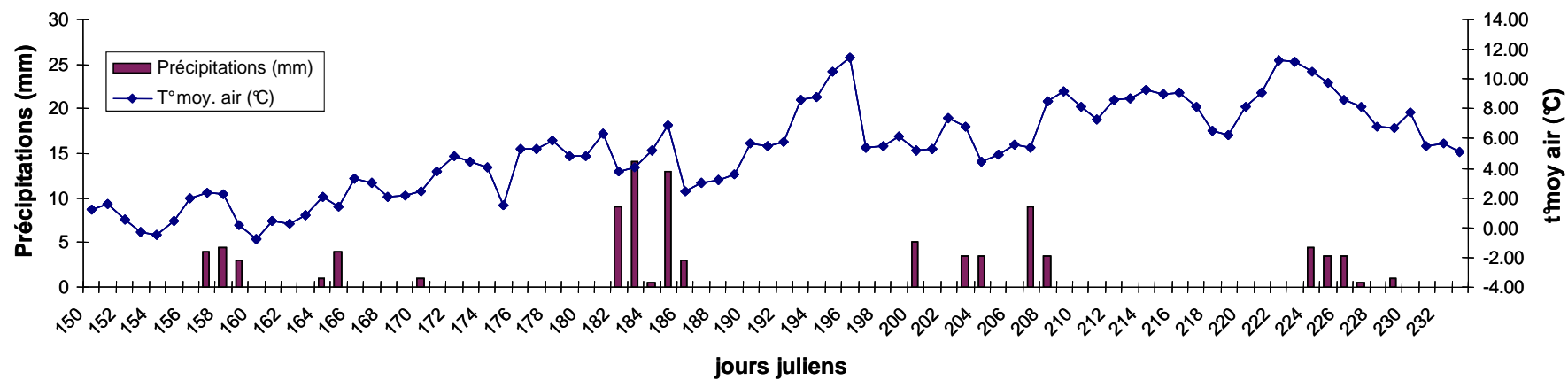
Précipitations (mm) et T° journalières moyennes de l' air (°C) à l'île Bylot pour l'été 2004



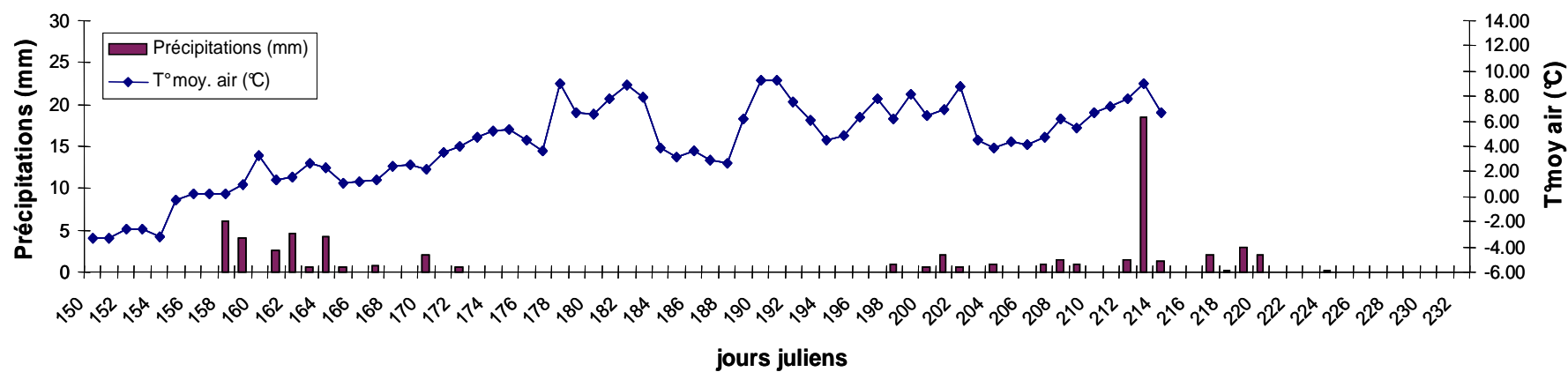
Précipitations (mm) et T° journalières moyennes de l'air (°C) à l'île Bylot pour l'été 2005



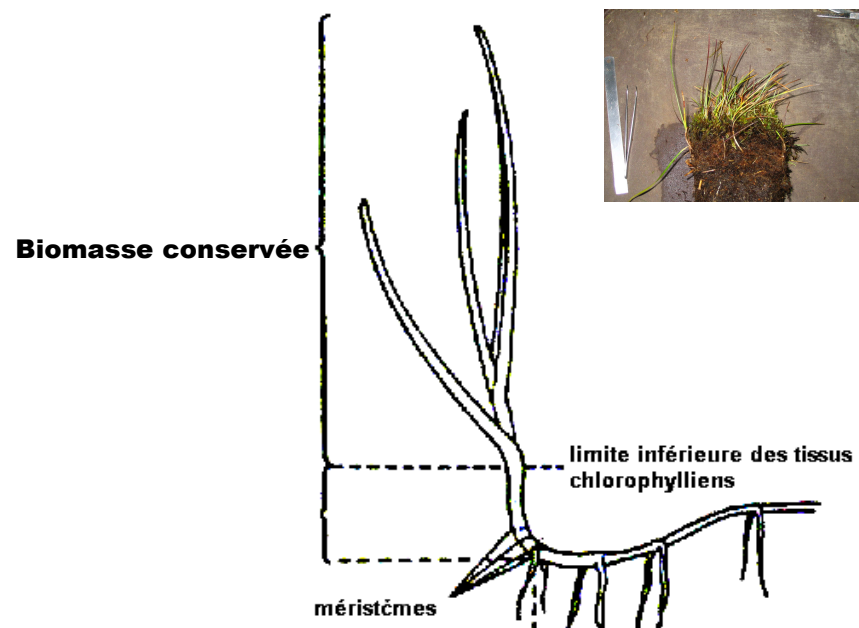
Précipitations (mm) et T° journalières moyennes de l'air (°C) à l'île Bylot pour l'été 2006



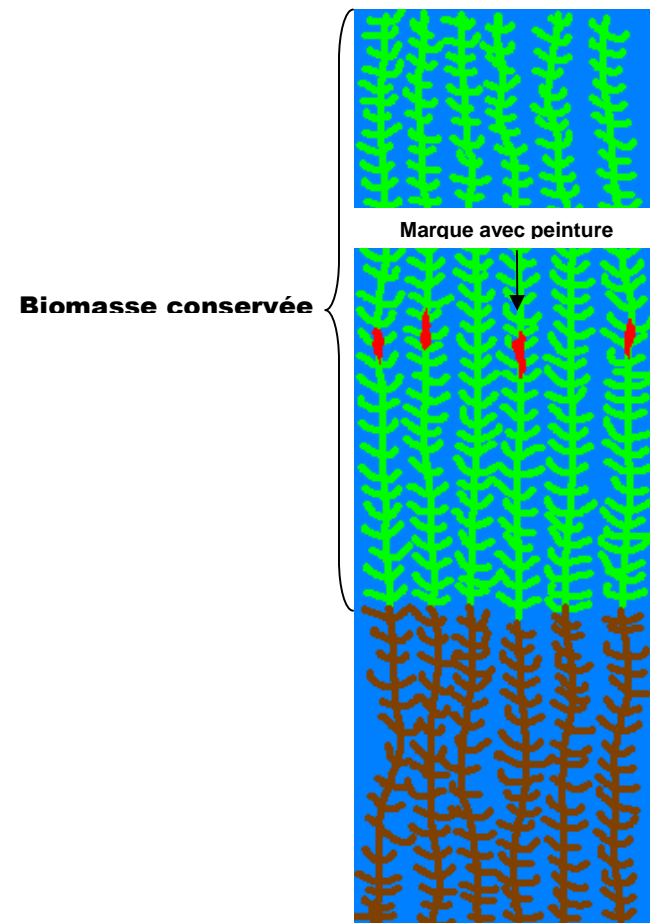
Précipitations (mm) et T° journalières moyennes de l'air (°C) à l'île Bylot pour l'été 2007



Annexe 2 – Schémas des biomasses prélevées pour les graminoides et les bryophytes



1- Schéma d'une plante graminoides de l'île Bylot



2- Schéma d'une carotte de bryophytes récoltée à l'île Bylot et exemples de mousses marquées pour mesurer la croissance annuelle des bryophytes