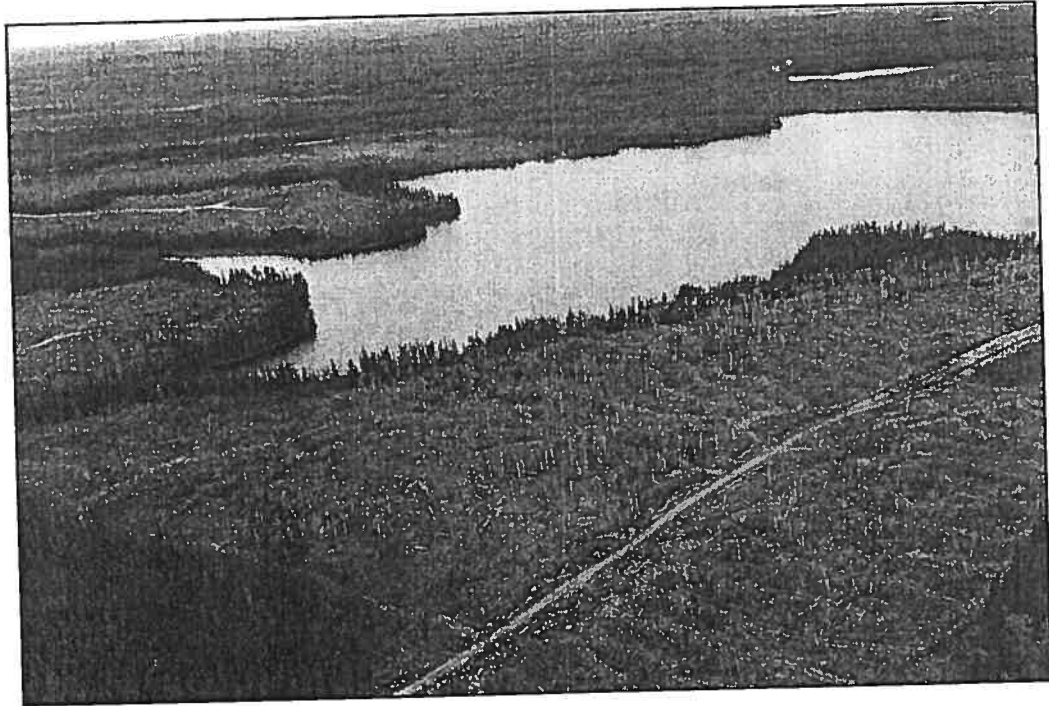


Université de Montréal

Étude Before-After Control-Impact (BACI) sur les effets des coupes forestières sur la biomasse et la structure en taille du zooplancton des lacs de l'écozone boréale au Québec



Par Lyne Duhaime
Département des Sciences Biologiques
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des Études Supérieures
En vue de l'obtention du grade de
Maître ès Sciences (M. Sc.)
En Sciences Biologiques

Décembre 2004

© Lyne Duhaime, 2004



QH

302

U54

2005

V. 008

Direction des bibliothèques

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

**Université de Montréal
Faculté des études supérieures**

Mémoire de maîtrise intitulé

Étude Before-After Control-Impact (BACI) sur les effets des coupes forestières sur la biomasse et la structure en taille du zooplancton des lacs de l'écozone boréale au Québec

Présenté par

Lyne Duhaime

Département des Sciences Biologiques
Faculté des Arts et Sciences

Décembre 2004

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Bernadette Pinel-Alloul

Directrice de recherche

Marc Amyot

Membre du jury

Andréa Bertolo

Membre du jury

RÉSUMÉ

L'industrie forestière canadienne coupe environ un million d'hectares de forêt boréale par année. La perte du couvert forestier augmente le lessivage du phosphore total (PT) et du carbone organique dissous (COD) du sol organique vers les lacs, résultant en un effet ascendant qui est susceptible de modifier la biomasse et la structure en taille du zooplancton. Cette étude a comme objectif général d'évaluer, d'après une approche BACI (Before-After Control-Impact), l'effet des coupes forestières sur la biomasse et la structure en taille du zooplancton dans l'écozone boréale. L'approche BACI est utilisée pour la première fois dans le but d'évaluer l'effet des coupes forestières sur le zooplancton. L'originalité de cette étude réside également dans le grand nombre de sites échantillonnés et dans la confrontation des résultats des approches BACI et comparative. Vingt-deux lacs situés dans la région du réservoir Gouin ont été échantillonnés dans la zone euphotique, la zone aphotique et la colonne d'eau en juin et en août 2000, 2001 et 2002. Les bassins versants de tous les lacs étaient à l'état naturel à l'été 2000. Les coupes à blanc ont commencé à l'automne 2000 sur le bassin versant de certains lacs (lacs de coupe) et se sont poursuivies jusqu'au printemps 2002. En première partie, nous présentons une méthode de sélection des six lacs de référence les plus semblables aux six lacs de coupe afin de répondre à une prémisse de l'approche BACI qui stipule que les sites de référence doivent être similaires aux sites perturbés. D'après des analyses de redondances, nos deux groupes de lacs sélectionnés ne sont pas différents quant à leurs variables morphométriques, de la qualité de l'eau et du zooplancton. En deuxième partie, nous avons évalué les variations naturelles (entre les mois, entre les années et entre les lacs) et l'impact des coupes forestières sur la biomasse et la structure en taille du zooplancton (approches comparative et BACI). Nous avons également examiné les relations entre les variations de la communauté zooplanctonique avant et après la coupe avec celles de la qualité des eaux et l'intensité de la perturbation. Les variables du zooplancton sont évaluées par la biomasse totale de limnoplankton et ses quatre classes de taille. L'étude des variations naturelles révèle que les biomasses de zooplancton sont plus élevées en juin comparativement au mois d'août, qu'elles ont tendance à diminuer au fil des ans

dans les lacs de référence au mois de juin alors qu'elles semblent augmenter avec les années pour ces mêmes lacs au mois d'août et qu'elles ne diffèrent pas entre les lacs de référence et les lacs de coupe avant la perturbation. D'après l'approche comparative, il n'est pas possible de détecter un effet de la perturbation la première année après les coupes forestières alors que la deuxième année, les fractions médianes et le zooplancton total ont des biomasses plus élevées dans les lacs de coupe comparativement aux lacs de référence mais seulement dans la zone euphotique du mois de juin. Les analyses de l'approche BACI démontrent que, suite à des coupes forestières, la biomasse de zooplancton en juin augmente pour les classes de taille médianes de la colonne d'eau de même que pour les trois petites classes de taille et le zooplancton total de la zone euphotique, alors que la biomasse d'une classe de taille médiane diminue dans la zone aphotique. Cette tendance est la même au mois d'août dans la zone euphotique. En général, les différences significatives trouvées avec l'approche BACI concernent des variations de biomasse de zooplancton entre l'année 2002 et une année précédente. Les deux approches révèlent davantage de différences significatives pour les fractions médianes, pour le mois de juin et pour la zone euphotique. Aussi, l'approche BACI semble plus susceptible de détecter les effets de la coupe forestière sur la communauté zooplanctonique que l'approche comparative. Finalement, les variables de la qualité de l'eau qui expliquent le mieux la variation des fractions du zooplancton sont les sulfates et le phosphore total. Les diagrammes d'ordination de cette dernière analyse suggèrent qu'après les coupes forestières, l'augmentation du phosphore total accroît la biomasse du zooplancton des petites fractions.

Mots-clés : *approche BACI, coupe forestière, zooplancton, limnoplankton, forêt boréale, sélection de lacs, variabilité naturelle*

SUMMARY

Each year the Canadian forest industry cuts around one million hectares in the boreal ecozone. Loss of forest cover increases total phosphorus (TP) and dissolved organic carbon (DOC) runoff from the organic soil towards lakes, resulting in a bottom-up effect that may modify the biomass and size structure of zooplankton. The general objective of this study is to evaluate, with a BACI (Before-After Control-Impact) approach, the impact of forest harvesting on the zooplankton community in the boreal ecozone. For the first time, a BACI design is used to study the effects of forest harvesting on zooplankton community. This large-scale study will also permit a comparison between results from a BACI design and a comparative approach. Twenty two lakes located in the Gouin reservoir region have been sampled in the euphotic zone, aphotic zone and water column in June and August 2000, 2001 and 2002. Watersheds of all lakes were in a natural state in the summer of 2000. Clear-cut harvesting took place between autumn 2000 and spring 2002 on the watershed of certain lakes (cut lakes). In the first part, we present a method for selecting the six reference lakes the most similar to the six cut lakes in order to fit a BACI design premise saying that reference sites have to be similar to impact sites. Redundancy analyses show that the two groups of lakes selected are not different in regard to morphometric, water quality and zooplanktonic variables. The second part evaluates natural variations (between months, between years and between lakes) and effects of forest harvesting on zooplankton biomass and size structure (comparative and BACI designs). We also analyse the relationships between changes in zooplankton variables before and after harvesting and changes in water quality variables, as well as the intensity of the perturbation. Zooplankton variables are evaluated by total limnoplankton biomass and its four size fractions. The study of the natural variations reveals that zooplankton biomasses are higher in June compared to August, they diminish with years in June and increase with years in August when comparing reference lakes between years and is not significantly different between reference lakes and cut lakes before perturbation. The first year after forest harvesting, it was impossible to detect any perturbation effect with the comparative design while the second year, median fractions and total zooplankton

have higher biomasses in cut lakes compared to reference lakes. Analysis from the BACI design showed that, after forest harvesting, zooplankton biomass in June increases for the median fractions of the water column as well as for the three small fractions and total zooplankton of the euphotic zone, while the biomass of one median fraction decreases in the aphotic zone. This tendency is also noticed in August in the euphotic zone. In general, significant differences found with the BACI design concerned zooplankton biomass variation between 2002 and one of the previous years. For both designs, more significant differences were found mostly in the median fractions, in the euphotic zone and in June. Also, the BACI design seems to be more appropriate to detect forest harvesting effects on zooplankton community. Finally, the water quality variables that best explain the variation in zooplankton fractions are the sulfates and the total phosphorus. Biplots from this last analysis suggest that higher TP concentration after forest harvesting increase zooplankton biomass of the small fractions.

Key-words : *BACI approach, forest harvesting, zooplankton, limnoplankton, boreal forest, lakes selection, natural variability*

TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	iii
Summary.....	v
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	ix
Liste des figures.....	xi
Liste des abréviations.....	xiv
Chapitre I : Introduction générale.....	1
1. La forêt boréale et la coupe forestière.....	2
2. Méthodes d'évaluation d'impacts environnementaux.....	4
3. Impacts des coupes forestières sur les lacs de la forêt boréale.....	9
3.1. Impacts sur la qualité des eaux.....	9
3.2. Impacts sur les communautés aquatiques.....	12
4. Objectifs et hypothèses de recherche.....	16
Bibliographie.....	26
Chapitre II : Méthode de sélection de lacs de référence dans le cadre d'une étude BACI évaluant les effets des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale.....	34
Summary.....	36
Résumé.....	39
1. Introduction	41
2. Matériel et méthodes.....	47
2.1. Sites d'étude.....	47
2.2. Zooplancton.....	50
2.3. Analyses statistiques.....	51
3. Résultats et discussion.....	55
3.1. Comparaison et sélection des lacs selon leur morphométrie.....	55
3.2. Comparaison et sélection des lacs selon la qualité de l'eau.....	62
3.3. Comparaison et sélection des lacs selon le zooplancton.....	68
3.4. Sélection finale des lacs de référence.....	74
3.5. Validation de la sélection des lacs de référence.....	75
4. Conclusion générale.....	75
Remerciements.....	77
Références bibliographiques.....	78

<u>Chapitre III</u> : A BACI approach studying forest harvesting effects on zooplankton biomass and size structure in lakes in the boreal ecozone.....	83
Abstract.....	85
Résumé.....	86
1. Introduction.....	87
2. Material and methods.....	91
2.1. Study site and lake selection.....	91
2.2. Field sampling.....	95
2.3. Zooplankton analysis.....	95
2.4. Study design and statistical analyses.....	97
3. Results.....	107
3.1. Lake and watershed characteristics.....	107
3.2. Pre-harvest natural sources of variation in zooplankton biomass.....	112
3.3. Post-harvest changes in zooplankton biomass.....	122
3.4. Relationship between changes in zooplankton biomass and harvesting disturbance.....	134
3.5. Zooplankton-environment relationships before and after harvesting.....	138
4. Discussion.....	141
4.1. Pre-harvest conditions and natural sources of variation.....	141
4.2. Post-harvest conditions and effects of forest harvesting on zooplankton biomass.....	143
4.3. Effects of forest harvesting on micro- and macrozooplankton size classe.....	145
4.4. Relative influence of harvesting and environmental factors.....	147
Acknowledgements.....	149
References.....	150
<u>Conclusion générale</u>.....	155
<u>Remerciements</u>.....	162

LISTE DES TABLEAUX

- Chapitre 1 :** *Introduction générale*
- Chapitre 2 :** *Méthode de sélection de lacs de référence dans le cadre d'une étude BACI évaluant les effets des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale*
- Tableau 1 :** Analyses de redondance (RDA) avec la matrice X (perturbation : variable binaire) et les matrices Y (descripteurs : morphométrie, physico-chimie, zooplancton : variables quantitatives) pour tester si les caractéristiques des lacs de référence sélectionnés sont similaires à celles des lacs de coupe53
- Tableau 2 :** Valeurs des variables morphométriques dans chacun des lacs et moyenne, écart-type, minimum et maximum pour les dix lacs de référence et les six lacs de coupe. Pente : pente du bassin versant, AL : aire du lac, AD : aire de drainage, AD/AL : ratio de drainage, Volume : volume du lac, Zmax : profondeur maximale, %MHBV : % de milieux humides sur le bassin versant. Les données de morphométrie proviennent du laboratoire de M. Carignan de l'université de Montréal.....58
- Tableau 3 :** Valeurs des variables physico-chimiques dans chacun des lacs et moyenne, écart-type, minimum et maximum pour les dix lacs de référence et les six lacs de coupe : Secchi : transparence de l'eau, Ext : coefficient d'extinction de la lumière, COD : carbone organique dissous, PT : phosphore total, NT : azote total, pH : pH, ALK : alcalinité, SO₄⁻ : sulfates, Cl⁻ : chlorures, Na⁺ : sodium, Mg⁺⁺ : magnésium, Ca⁺⁺ : calcium, K⁺ : potassium, Chl *a* : chlorophylle *a*. Les données de physico-chimie proviennent du laboratoire de M. Carignan de l'université de Montréal.....64
- Tableau 4 :** Valeurs des biomasses du zooplancton (mg.m⁻³), estimées par la biomasse du limnoplacton, dans chacun des lacs et moyenne, écart-type, minimum et maximum pour les dix lacs de référence et les six lacs de coupe. Classes de taille du limnoplacton : 53-100 µm, 100-200 µm ; 200-500 µm, >500 µm. La biomasse du zooplancton total est la somme des biomasses de chacune des classes de taille70

- Chapitre 3 :** *A BACI approach studying forest harvesting effects on zooplankton biomass and size structure in lakes in the boreal ecozone*
- Table 1 :** Composition of matrices included in redundancy analyses (RDA) when testing natural variations (among months, among lakes and among years), perturbation effects (comparative and BACI designs) and relationships between zooplankton variables and perturbation intensity or water quality (C: cut lakes; R: reference lakes; 00: 2000; 01: 2001; 02: 2002).....**101**
- Table 2 :** Morphometric characteristics of each reference and cut lake (mean, standard error, minimum and maximum). Slope : Slope of the watershed, LA : Lake area, DA : Drainage area, DA/LA : Drainage ratio, Volume : Lake volume, Zmax : Maximal depth, %WW : % of wetlands in the watershed. Morphometric data were obtained from the laboratory of Dr. Carignan at the universit  de Montr al.....**108**
- Table 3 :** Water quality variables in each reference and cut lake before forest harvesting in summer 2000 (mean, standard error, minimum and maximum). Secchi : water transparency, Ext : Light extinction coefficient, DOC : Dissolved organic carbon, TP : Total phosphorus, TN : Total nitrogen, pH : pH, ALK : Alkalinity, SO₄⁻ : Sulfates, Cl⁻ : Chlorures, Na⁺ : Sodium, Mg⁺⁺ : Magnesium, Ca⁺⁺ : Calcium, K⁺ : Potassium, Chl *a* : Chlorophyll *a*. Physico-chemical data were obtained from the laboratory of Dr. Carignan at the universit  de Montr al.....**110**
- Table 4 :** Zooplankton biomass (mgAFDWm⁻³) in each size class and in total zooplankton biomass in reference and cut lake before forest harvesting in the water column, the euphotic zone and the aphotic zone in June 2000 (mean, standard error, minimum, maximum and percentage of each size class to total zooplankton biomass). Zooplankton size classes : 53-100 µm, 100-200 µm ; 200-500 µm and > 500 µm. Total zooplankton biomass is the sum of all size classes biomass.....**114**
- Table 5:** Intensity of forest harvesting in 2001, 2002 and total of both years, four intensity index and delta values from the euphotic zone in June 2002 in cut lakes. %Cut 2001 : percentage of forest harvesting on the watershed in 2001; %Cut 2002 : percentage of forest harvesting on the watershed in 2002; %Cut Total : percentage of forest harvesting on the watershed in 2001 and 2002; %C/Vol : ratio of percentage of forest harvesting on watershed over lake volume; km²C/Vol : ratio of forest harvesting area of watershed over lake volume; %C/DA : ratio of percentage of forest harvesting on watershed over drainage area; km²C/DA : ratio of forest harvesting area of watershed over drainage area.....**136**

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1 : *Introduction générale*

- Figure 1 :** Évaluation des effets des coupes forestières selon l'approche BACI et l'approche comparative et sources de variations naturelles entre les lacs et entre les années. Modifiée de Bondallaz (2003)7
- Figure 2 :** Localisation géographique des 10 lacs de référence (gris), des six lacs de petites coupes (blanc) et des six lacs de coupe (noir) échantillonnés en 2000, 2001 et 2002 dans la région du réservoir Gouin22
- Figure 3 :** Schématisation des hypothèses proposées sur l'effet des coupes forestières sur le zooplancton24
-
- ### **Chapitre 2 :** *Méthode de sélection de lacs de référence dans le cadre d'une étude BACI évaluant les effets des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale*
- Figure 1 :** Évaluation des effets des coupes forestières selon l'approche BACI et l'approche comparative et sources de variations naturelles entre les lacs et entre les années. Modifiée de Bondallaz (2003)45
- Figure 2 :** Localisation géographique des 10 lacs de référence (gris) et des six lacs de coupe (noir) échantillonnés en 2000, 2001 et 2002 dans la région du réservoir Gouin48
- Figure 3 :** a : Diagramme d'ordination des dix lacs de référence et des six lacs de coupe d'après une analyse en composantes principales basée sur les descripteurs de la morphométrie; b : projection des vecteurs propres des descripteurs et du cercle de contribution équilibrée (rayon = 0.5345)60
- Figure 4 :** a : Diagramme d'ordination des dix lacs de référence et des six lacs de coupe d'après une analyse en composantes principales basée sur les descripteurs de la physico-chimie des eaux; b : projection des vecteurs propres des descripteurs et du cercle de contribution équilibrée (rayon = 0.3780)66
- Figure 5 :** a : Diagramme d'ordination des dix lacs de référence et des six lacs de coupe d'après une analyse en composantes principales basée sur les descripteurs du zooplancton; b : projection des vecteurs propres des descripteurs et du cercle de contribution équilibrée (rayon = 0.7071)72

- Chapitre 3 :** *A BACI approach studying forest harvesting effects on zooplankton biomass and size structure in lakes in the boreal ecozone*
- Figure 1 :** Geographical location of the ten reference lakes (grey) and the six cut lakes (black) in the study area. Numbers referring to the six selected reference lakes and the six cut lakes are in bold. Modified from Marc Bélanger.....**93**
- Figure 2 :** Assessment of the impacts of forest harvesting following a BACI design and a comparative design and natural sources of among lakes and among years variations. Modified from Bondallaz, 2003.....**103**
- Figure 3 :** Schema representing the three matrices, explanatory (X), dependent (Y) and covariable (W), included in the RDA testing for among months variation.....**105**
- Figure 4 :** Among lakes variation – Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for six reference lakes and six cut lakes before harvesting in June (a, b and c) and in August (d, e and f) 2000.....**116**
- Figure 5 :** Among months variation – Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a), the euphotic zone (b) and the aphotic zone (c) for all 12 lakes in June and August 2000.....**118**
- Figure 6 :** Among years variation – Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for six reference lakes in June (a, b and c) and in August (d, e and f) 2000, 2001 and 2002.....**120**
- Figure 7 :** Comparative design 2001 – Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for six cut lakes and six reference lakes in June (a, b and c) and in August (d, e and f) 2001.....**125**
- Figure 8 :** Comparative design 2002. Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for six cut lakes and six reference lakes in June (a, b and c) and in August (d, e and f) 2002.....**127**

- Figure 9 : BACI design – Mean and standard error of delta zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for six cut lakes in June (a, b and c) and in August (d, e and f) 2000, 2001 and 2002.....129
- Figure 10 : Biomass (mgAFDW·m⁻³) of total zooplankton and the four size classes (>500, 200-500, 100-200 and 53-100 µm) in cut lakes (circle and complete line) compared to the mean values in reference lakes (triangle and dash line) in June and August 2000, 2001 and 2002.....131
- Figure 11 : Ordination biplots from a redundancy analysis testing the relationships between the four size classes of zooplankton biomass with water quality variables in the euphotic zone of the 6 reference lakes (circles) and the 6 cut lakes (triangles) in June 2000 (white), 2001 (white and black) and 2002 (black). Total phosphorus (TP) and sulphates (SO₄) were the only variables retained in the RDA model.....139

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ACP :	Analyse en composante principale
AD :	Aire de drainage
AD/AL :	Ratio de drainage relatif à la surface du lac
AD/Vol :	Ratio de drainage relatif au volume du lac
AL :	Aire du lac
ALK :	Alcalinité; Alkalinity
BACI :	Approche Before-After Control-Impact
Ca ⁺⁺ :	Calcium
Chl <i>a</i> :	Chlorophylle <i>a</i> ; Chlorophyll <i>a</i>
CILEF :	Conférence International des Limnologues d'Expression Française
Cl ⁻ :	Chlorures
COD :	Carbone organique dissous
CPUE :	Captures Par Unité d'Effort; Catch Per Unit Effort
CRSNG :	Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie
DA :	Drainage area
DA/LA :	Drainage ratio
Delta (Δ) :	Biomasse de zooplancton estimée par la biomasse de limnoplankton d'un lac de coupe moins la moyenne des lacs de référence; Zooplankton biomass estimated by the limnoplankton biomass of a cut lake minus the mean of all reference lakes
DOC :	Dissolved Organic Carbon
Ext :	Coefficient d'extinction de la lumière; Light extinction coefficient
FCAR :	Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche du Québec
GRIL :	Groupe de recherche inter-universitaire en limnologie et en environnement aquatique
K ⁺ :	Potassium
LA :	Lake area
Mg ⁺⁺ :	Magnésium; Magnesium
mgAFDWm ⁻³ :	milligramme de Poids-Sec-Sans-Cendre par mètre cube; milligram of Ash-Free-Dry-Weight per cubic meter
Na ⁺ :	Sodium
NT :	Azote totale
PCA :	Principal component analysis
Pente :	Pente du bassin versant
pH :	pH
PT :	Phosphore total
Ratio micro/macro :	Ratio du microzooplancton sur le macrozooplancton; Ratio of microzooplankton on macrozooplankton
RCE-GDF :	Réseau du Centre d'Excellence sur la Gestion Durable des Forêts
RDA :	Analyse de redondance; Redundancy analysis
Secchi :	Transparence de l'eau mesurée avec un disque de Secchi; Water transparency measured with a Secchi disc
Slope :	Slope of the watershed

SO ₄ :	Sulfates
TN :	Total nitrogen
TP :	Total phosphorus
Volume :	Volume du lac; Lake volume
Zmax :	Profondeur maximale du lac; Maximum lake depth
% BV :	Pourcentage du bassin versant
%MHBV :	Pourcentage de milieux humides sur le bassin versant
%WW :	Percentage of wetlands in the watershed
53-100 :	Classe de taille de la biomasse du zooplancton estimée par la biomasse de limnoplankton comprise entre 53 et 100 µm; Size classe of zooplankton biomass estimated by the limnoplankton biomass between 53 and 100 µm
100-200 :	Classe de taille de la biomasse du zooplancton estimée par la biomasse de limnoplankton comprise entre 100 et 200 µm; Size classe of zooplankton biomass estimated by the limnoplankton biomass between 100 and 200 µm
200-500 :	Classe de taille de la biomasse du zooplancton estimée par la biomasse de limnoplankton comprise entre 200 et 500 µm; Size classe of zooplankton biomass estimated by the limnoplankton biomass between 200 and 500 µm
>500 :	Classe de taille de la biomasse du zooplancton estimée par la biomasse de limnoplankton plus élevée que 500 µm; Size classe of zooplankton biomass estimated by the limnoplankton biomass larger than 500 µm

Chapitre 1

Introduction

1. La forêt boréale et la coupe forestière
2. Méthodes d'évaluation d'impacts environnementaux
3. Impacts des coupes forestières sur les lacs de la forêt boréale
 - 3.1. Impacts sur la qualité des eaux
 - 3.2. Impacts sur les communautés aquatiques
4. Objectifs et hypothèses de recherche

1. La forêt boréale et les coupes forestières

La forêt boréale canadienne représente 35 % de la surface du Canada et 40 % de la forêt boréale mondiale (Atlas national du Canada, 2003). Depuis 5 000 ans, plusieurs perturbations naturelles affectent la forêt boréale et elles sont maintenant reconnues comme faisant partie de la dynamique interne de cet écosystème. Les plus importantes sont les épidémies d'insectes (18,6 millions ha en 2001), les feux naturels (2,8 millions ha en 2002) et les chablis (L'État des forêts 2002-2003). Toutefois, depuis plus d'un siècle, une perturbation de nature anthropique, la coupe forestière, a modifié la dynamique naturelle de la forêt boréale. Depuis les années 1950, l'intensité des coupes forestières sur le territoire de la forêt boréale s'est fortement accrue, d'une part à cause de la hausse de la demande en papier et d'autre part à cause de nouvelles technologies augmentant l'efficacité de l'équipement et permettant l'accessibilité à des régions plus éloignées. L'écozone boréale est d'un grand intérêt pour l'industrie forestière canadienne qui y coupe environ 1 million d'hectares de forêt par année (L'État des forêts 2002-2003).

Les effets des coupes forestières peuvent sembler évidents pour le milieu forestier et ses habitants mais ils sont également d'une grande importance pour les écosystèmes aquatiques. D'après Plamondon (1993), la perte du couvert forestier en zone boréale au Québec peut augmenter de 40 % le ruissellement annuel, pour une durée de un à 15 ans, avec un retour à la normale après 60 à 80 ans. Suite à la coupe forestière sur le bouclier boréal, Lamontagne et al. (2000) ont mesuré de plus grandes exportations en nutriments (phosphore total (PT) et azote total (NT)) et en carbone organique dissous (COD) dans des bassins versants coupés comparativement à ceux restés à l'état naturel. Ces effets mesurés au niveau du bassin versant peuvent se répercuter jusqu'aux écosystèmes aquatiques. Depuis une trentaine d'années, plusieurs études ont évalué l'effet des coupes forestières sur la physico-chimie des cours d'eau (Krause, 1982) et remarqué une hausse de la concentration en PT et/ou en COD (Likens et al. 1970; Hobbie and Likens, 1973; Nicolson, 1975; Schindler et al. 1980; Nicolson et al. 1982; Plamondon et al. 1982). Par contre, avant la dernière décennie, très peu d'études ont traité de l'impact des coupes forestières sur les lacs, bien qu'il y ait plus d'un million de

lacs qui parsèment la forêt boréale au Québec (Plamondon, 1993) et que l'exploitation forestière soit en pleine croissance dans cette écozone. Comme plusieurs études révèlent que de nombreuses variables chimiques et biologiques des lacs dépendent des caractéristiques de leur bassin versant (Schindler, 1971; Dillon et Kirschner, 1975; Engstrom, 1987; Rasmussen et al. 1989; D'Arcy et Carignan, 1997), il devient dès lors primordial d'évaluer les effets d'une telle perturbation sur les écosystèmes lacustres.

Le couvert forestier tient un rôle majeur dans l'absorption et la rétention des nutriments et sa perte augmente le lessivage des nutriments et du COD, du sol organique en surface vers les lacs, créant un effet ascendant qui modifie les composantes physico-chimiques et biologiques des lacs (Carignan et Steedman, 2000). Les coupes forestières peuvent donc entraîner une cascade d'événements susceptibles de modifier les communautés planctoniques à la base du réseau trophique pélagique. Le zooplancton ayant un rôle clé dans le transfert d'énergie et de matière au sein du réseau trophique, l'étude des changements de la communauté zooplanctonique en réponse aux perturbations des bassins versants pourrait refléter non seulement un changement des variables l'influençant, telles que la qualité de l'eau et les ressources en algues, mais également expliquer et prédire certains changements dans les communautés de poissons pouvant résulter d'une modification de la biomasse ou de la structure en taille du zooplancton. En effet, le zooplancton influence le transfert d'énergie et de carbone dans la chaîne alimentaire (Stockner et Shortreed, 1988), le broutage de la biomasse algale (Christoffersen et al. 1993; Mazumder, 1994), le recyclage (Lehman, 1980) et la sédimentation des nutriments (Mazumder et al. 1989) et la diète des poissons (Wong et Ward, 1972; Boisclair et Legget, 1989). Par son broutage, il augmente la transparence de l'eau (Lampert et al. 1986) et la stratification thermique (Mazumder et al. 1990). Finalement, le zooplancton contrôle la longueur de la chaîne alimentaire et la bioaccumulation des contaminants (Vander Zander et Rasmussen, 1996; Garcia et Carignan, 1999). La place importante que tient le zooplancton dans le réseau trophique et l'écosystème lacustre au complet nous montre l'intérêt d'évaluer l'effet des coupes forestières sur cette communauté.

2. Méthodes d'évaluation d'impacts environnementaux

Au cours des dernières décennies, différentes approches ont été mises de l'avant afin de mesurer l'impact des perturbations anthropiques sur les écosystèmes (Green, 1979; Stewart-Oaten et al. 1986; Osenberg et Schmitt, 1996). Dans le cadre d'études évaluant l'effet des coupes forestières sur les écosystèmes lacustres, trois approches principales ont été utilisées : l'approche comparative, l'approche Before-After Impact et l'approche Before-After Control-Impact (BACI).

L'approche comparative (Control-Impact Design) permet de comparer des écosystèmes perturbés à des écosystèmes de référence, ces derniers étant situés dans la même région mais assez éloignés pour ne pas subir les effets de la perturbation (Osenberg et Schmitt, 1996). La plupart des récentes études sur l'effet des coupes forestières sur les lacs au Québec ont adopté une approche comparative (Carignan et al. 2000; Planas et al. 2000; Patoine et al. 2000). De telles études assument que les lacs perturbés (lacs de coupe) et les lacs de référence sont similaires avant la perturbation, au moins au niveau de leur morphométrie, bien qu'il puisse exister une forte variabilité naturelle dans la qualité de l'eau et les communautés aquatiques entre ces groupes de lacs (variabilité naturelle entre les lacs) (figure 1). Dans de tels cas, il est impossible d'isoler l'effet de cette source de variation naturelle de l'impact des coupes forestières puisque les différences observées après la perturbation, dans la qualité de l'eau (Lehmann, 1994) ou le plancton (Patoine et al. 2000, 2002a et 2002b) des lacs de référence et des lacs de coupe, peuvent dépendre de leur état initial avant la perturbation.

Pour éliminer cette variabilité naturelle entre les lacs, certains auteurs ont proposé l'approche Before-After Impact ou « Intervention Analysis » (Box et Tiao, 1975), qui consiste à échantillonner un ou plusieurs sites avant et après une perturbation (Osenberg et Schmitt, 1996). Quelques études en Ontario et en Alberta ont adopté ce design (Steedman, 2000; Steedman et Kushneriuk, 2000; Prepas et al. 2001) en suivant plusieurs lacs avant et après des coupes sur leur bassin versant mais sans

estimer la variation naturelle entre les années par le suivi de lacs de référence tout au long de l'étude. Avec ce design, il est impossible de séparer la variation causée par les coupes forestières de la variabilité naturelle causée par les changements du climat d'une année à l'autre (variabilité entre les années) (figure 1). Les variations climatiques entre les années peuvent, entre autre, modifier les apports en nutriments et en COD dans les lacs (Schindler et al. 1996; Carignan et al. 2000; Prepas et al. 2001), deux éléments susceptibles d'apporter des changements dans la communauté zooplanctonique. Il est alors difficile de statuer si une augmentation de la concentration en PT ou en COD est due à la perturbation ou à une forte pluviosité. En conséquence, si les coupes sont faites lors d'une année de sécheresse, on pourrait observer peu ou pas d'effet sur l'exportation de PT et de COD, tandis que cet effet serait très important si les coupes avaient lieu une année de fortes précipitations.

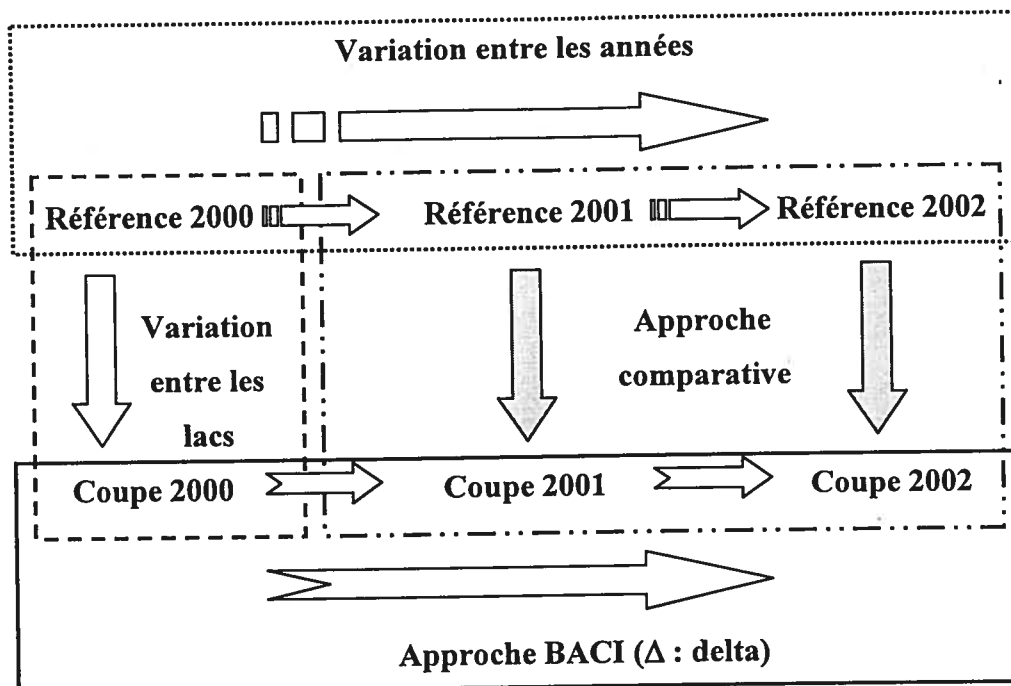
L'approche BACI, quant à elle, tente de combiner les avantages des deux méthodes précédentes (figure 1). Différentes variantes à cette approche ont été proposées. L'approche BACI originale, décrite par Green (1979), consiste à échantillonner un site de contrôle et un site d'impact une fois avant et une fois après la perturbation. Ceci permet d'éliminer la variabilité naturelle entre les lacs en suivant le même site avant et après impact, tout en évaluant la variabilité naturelle entre les années dans le site de contrôle. Toutefois, avec seulement un site d'impact et un site de contrôle, il est difficile de départager l'effet de la perturbation de celui pouvant être attribuable à une variable naturelle modifiant un site et pas l'autre, comme des conditions climatiques particulières à un des deux sites.

L'approche BACI plus récente, décrite par Stewart-Oaten et al. (1986), permet de tenir compte des sources de variations naturelles et de minimiser leur influence. Elle détermine les différences observées dans les variables à l'étude, en soustrayant les valeurs mesurées dans plusieurs sites de contrôle de celles mesurées dans des sites d'impact, avant et après une perturbation. L'échantillonnage peut avoir lieu une ou plusieurs fois par année, mais en même temps pour les sites de contrôle et d'impact, avant et après la perturbation. À

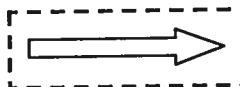
chaque date d'échantillonnage, on calcule la différence des variables écologiques entre la moyenne de tous les sites de contrôle et chacun des sites d'impact (Δ : delta) (figure 1). On teste ensuite s'il y a un changement significatif entre ces différences (Δ) avant et après la perturbation. Pour les variables à l'étude, nous pouvons donc mesurer leur variation avant et après la perturbation dans les sites d'impacts (variation naturelle entre les années et variation due à la perturbation) comparativement aux sites de contrôle (variation naturelle entre les années seulement). Pour de telles études, le suivi des mêmes sites d'impact avant et après la perturbation élimine l'effet de la variation naturelle entre les lacs. De plus, le suivi de plusieurs sites réduit l'effet d'une variation naturelle isolée à un site précis tandis que le suivi de plusieurs sites de contrôle permet de minimiser la variabilité naturelle entre les années avant et après la perturbation. Cette approche est donc celle permettant le mieux d'isoler la variation attribuable à la perturbation de la variation naturelle entre les sites d'impact et les sites de contrôle et de la variation naturelle entre les années au cours du suivi avant et après la perturbation (Stewart-Oaten et Bence, 2001). L'approche BACI a été appliquée par Rask et al. (1998) pour étudier les effets des coupes forestières en Finlande sur quatre lacs de coupe et un seul lac de référence. Le fait de n'utiliser qu'un seul lac de référence peut s'avérer problématique si ce lac subit, par exemple, une forte précipitation et que les lacs de coupe ne sont pas affectés par cet événement climatique. Pour cette raison, il est préférable d'utiliser l'approche BACI décrite par Stewart-Oaten et al. (1986) qui implique le suivi de plusieurs lacs de référence. Rappelons aussi qu'en plus des approches utilisées pour suivre l'effet de perturbations d'origine humaine sur les écosystèmes lacustres, l'habilité à détecter des impacts dépend aussi de l'importance de la perturbation et d'autres facteurs environnementaux liés à la physiographie du bassin versant (Carignan et al. 2000) qui seront détaillés à la section 3.1..

Figure 1

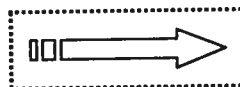
Évaluation des effets des coupes forestières selon l'approche BACI et l'approche comparative et sources de variations naturelles entre les lacs et entre les années.
Modifiée de Bondallaz (2003)



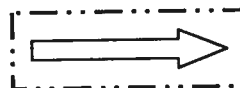
Variation entre les lacs :



Variation entre les années :



Approche comparative :



Approche BACI :



3. Impacts des coupes forestières sur les lacs de la forêt boréale

D'après les études antérieures, l'impact des coupes à blanc sur les lacs de la forêt boréale se manifestent en cascade à partir du bassin versant jusqu'au lac. Après la coupe, la couche supérieure de matière organique du sol est plus susceptible à l'érosion et son transport vers les lacs peut être augmenté (Hobbie et Likens, 1973). Il s'ensuit une forte augmentation du taux d'exportation des nutriments et du carbone organique dissous du bassin de drainage (Lamontagne et al. 2000) vers les lacs, qui entraîne des changements dans la qualité des eaux lacustres et les communautés aquatiques.

3.1. Impacts sur la qualité des eaux

Au Canada, les impacts les plus manifestes sur la qualité de l'eau sont la hausse des nutriments et du COD, les effets étant plus prononcés dans les lacs oligo-mésotrophes du Bouclier Canadien (Pinel-Alloul et al. 2002). Dans les lacs de la forêt boréale au Québec, Carignan et al. (2000) ont observé que les concentrations en PT et en COD étaient de deux à trois fois plus élevées dans 9 lacs ayant subi des coupes forestières sur 42 % du bassin versant (% BV) en moyenne (9 à 78 % BV) que dans 20 lacs non perturbés (lacs de référence). La hausse de COD s'est reflétée par une augmentation du coefficient d'atténuation de la lumière et de la couleur de l'eau, impacts qui ont persisté deux à trois ans après la coupe. Contrairement à cette étude, Lehmann (1994) ne rapporte aucune différence des concentrations en PT et en COD après des coupes forestières (58 % BV en moyenne) dans 25 lacs du bouclier canadien au Québec. L'absence de changement significatif entre les lacs de coupe et les lacs de référence après la perturbation est due à une trop grande variabilité naturelle entre les lacs. Dans trois petits lacs, situés au nord-ouest de l'Ontario sur le bouclier boréal et ayant subi des coupes forestières sur 65 % de leur bassin versant en moyenne (45 à 77 % BV), on a aussi noté une augmentation de la concentration en COD après la perturbation, associée à une légère augmentation de la couleur de l'eau, une baisse de transparence et une remontée de 1 m de l'épilimnion (Steedman et Kushneriuk, 2000; Steedman, 2000). Prepas et al. (2001) n'ont pas mesuré de changement dans

les concentrations en COD suivant des coupes forestières (0 à 35 %) sur le bassin versant de lacs eutrophes et peu profonds situés sur la plaine boréale en Alberta. Par contre, ces auteurs ont noté une hausse de 40 % de la concentration en PT, mais seulement l'année suivant la perturbation. Il est intéressant de noter que cette année (1997) était la plus pluvieuse des deux années échantillonnées après les coupes, laissant suggérer un effet amplificateur des précipitations sur l'impact des coupes forestières. En Finlande, d'autres études de faible envergure rapportent des impacts analogues. Rask et al. (1998) ont remarqué une augmentation (25 à 50 %) des concentrations en PT et en COD et de la couleur de l'eau dans deux des trois lacs après des coupes forestières en 1992 (15 à 33 % BV) mais pas dans le lac de référence. Quelques années plus tôt, Rask et al. (1993) avaient noté de petites augmentations des concentrations en phosphore et en azote pour un lac finlandais ayant subi des coupes forestières.

En plus de l'intensité de la coupe sur le bassin versant, plusieurs facteurs peuvent amplifier l'impact des coupes forestières, en particulier un temps de résidence des eaux plus court, un plus grand ratio de drainage et de fortes précipitations.

Les lacs ayant un temps de résidence des eaux plus court (1-2 ans) sont plus susceptibles aux effets des coupes forestières (Carignan et Steedman, 2000; Prepas et al. 2001) que ceux ayant des temps de résidence des eaux plus longs (8-13 ans). De plus, Del Giorgio et Peters (1994) ont trouvé une relation négative entre le temps de résidence des eaux et la couleur de l'eau, cette dernière étant corrélée au COD (Cuthbert et Del Giorgio, 1992). Ces relations s'expliquent par le fait qu'un temps de résidence des eaux plus long augmente l'exposition de la matière organique et des nutriments à l'activité biologique et favorise une plus forte sédimentation, ce qui peut réduire les concentrations en COD et en PT dans les eaux de surface (Schindler, 1998).

Les plus fortes augmentations des concentrations en PT et/ ou en COD après des coupes forestières se manifestent dans les lacs ayant un grand bassin de drainage relativement à leur surface ou leur volume (Carignan et al. 2000; Prepas et al. 2001). En effet, les changements les plus importants de la qualité de l'eau ont été

mesuré dans des lacs ayant un ratio de drainage plus grand que 4. Des effets atténués ont été mesurés en Ontario (Steedman 2000) dans des lacs ayant de faibles ratios de drainage (2-3) comparativement aux effets plus marqués notés par Carignan et al. (2000) dans les lacs du Québec avec des ratios de drainage plus élevés (2-15). Finalement, les lacs de la forêt boréale semblent davantage affectés par les coupes forestières lorsqu'ils sont peu profonds et qu'ils ont une faible stratification thermique (Prepas et al. 2001) et que leur bassin versant a une faible pente et un grand pourcentage de milieux humides (Pinel-Alloul et al. 2002).

Les variations climatiques entre les années peuvent aussi modifier les apports en nutriments et en COD dans les lacs. Carignan et al. (2000) mentionnent que le coefficient d'extinction de la lumière a augmenté de façon significative en 1997, l'année la plus pluvieuse de l'étude comparativement à 1996 et 1998. Aussi, Prepas et al. (2001) ont observé de plus grandes concentrations en PT dans les lacs de coupe les années de fortes pluies à cause d'un ruissellement plus important. En effet, un fort ruissellement dans les couches organiques superficielles peut augmenter l'apport en PT après les coupes forestières (Evans et al. 2000; Prepas et al. 2001). De plus, Schindler et al. (1996) rapportent que l'exportation de COD dans les bassins versants, de même que sa concentration dans le lac, diminuent lorsque la température et les précipitations sont sous la normale.

Finalement, plusieurs effets sur la qualité des eaux seraient proportionnels à l'intensité de la coupe, exprimée par la surface du bassin versant coupée divisée par l'aire ou le volume du lac. Carignan et al. (2000) rapportent que les concentrations en COD et en PT, de même que le coefficient d'atténuation de la lumière, étaient plus importants dans les lacs dont le bassin versant avait subi des coupes sur plus de 30 % de sa surface et que, dépassé ce pourcentage, les effets sur ces variables étaient proportionnels au ratio du pourcentage de coupe sur le bassin versant relativement au volume du lac. D'autres auteurs notent des effets accentués lors de coupes forestières sur plus de 40 % (Planas et al. 2000) ou 35 % (Rask et al. 1998) du bassin versant. Aussi, Lehmann (1994) a trouvé des corrélations positives entre les concentrations en PT et en COD et le pourcentage de coupe sur le bassin versant seulement lorsque les coupes forestières affectaient

plus de 50 % du bassin versant alors que Plamondon (1993) mentionne que l'augmentation de l'écoulement de l'eau après des coupes forestières serait moins importante lorsque les coupes affectent moins de 40 % de la surface du bassin versant.

3.2. Impacts sur les communautés aquatiques

L'érosion suivant des coupes forestières provoque une forte exportation de nutriments et de COD vers les lacs (Rask et al. 1993, 1998; Carignan et al. 2000; Steedman et Kushneriuk, 2000; Prepas et al. 2001). Les concentrations plus élevées en nutriments et en COD dans les lacs dont le bassin versant a subi des coupes à blanc pourraient affecter les communautés aquatiques, des algues jusqu'aux poissons.

L'augmentation du phosphore total peut provoquer un processus d'enrichissement et d'eutrophisation dans les lacs sujets à des coupes forestières. En effet, plusieurs auteurs ont démontré une forte relation positive entre le PT et la biomasse de chlorophylle *a* (Chl *a*) ou de phytoplancton (Sakamoto, 1966; Dillon et Rigler, 1974; Schindler, 1978; Hanson et Peters, 1984; Pace, 1984; McQueen et al. 1986) mais aussi entre la concentration en PT ou en Chl *a* et la biomasse du zooplancton (Pace, 1986; Yan, 1986; McCauley et Kalff, 1981; Hanson et Peters, 1984; McQueen et al. 1986). De plus, tout changement apporté à la communauté zooplanctonique pourrait avoir des effets descendants sur le phytoplancton (Shapiro et Wright, 1984; McCauley et Kalff, 1981) ou des effets ascendants sur les communautés de poissons (Boisclair et Legget 1989; McQueen et al. 1986).

L'augmentation de COD peut aussi modifier certaines composantes des lacs. En effet, le COD est reconnu pour absorber efficacement la lumière, réduisant ainsi celle disponible pour la photosynthèse du phytoplancton (Jones, 1992). La faible pénétration de la lumière dans les eaux colorées fait remonter la thermocline (Rasmussen et al. 1989; Fee et al. 1996; Pérez-Fuentetaja et al. 1999), accentue l'anoxie de l'hypolimnion (Nürnberg et Shaw, 1998) et l'hétérotrophie du système (Tranvik, 1992) et diminue l'épaisseur de la zone euphotique (Houle et al. 1995),

phénomène qui résulte en une production photosynthétique moindre (Jones, 1992). Le COD peut également limiter la disponibilité en nutriments, ce qui peut diminuer la production primaire du phytoplancton (Jackson et Hecky, 1980). Finalement, certains auteurs suggèrent que l'augmentation de COD et la diminution de la pénétration de la lumière après des coupes forestières pourraient faire diminuer la productivité primaire (Planas et al. 2000) et indirectement le zooplancton (Patoine et al. 2000).

Au niveau du phytoplancton, les études récentes démontrent effectivement un effet d'enrichissement qui est cependant limité par l'augmentation de la couleur de l'eau et la baisse de la transparence (Pinel-Alloul et al. 2002). Pour trois lacs de la forêt boréale dans le nord-ouest de l'Ontario, Nicholls et al. (2003) rapportent une augmentation du nombre de taxons du phytoplancton après des coupes forestières sur 45 à 74 % du bassin versant. Dans des lacs de la forêt boréale au Québec, Planas et al. (2000) ont observé une légère hausse de la biomasse de Chl *a* et une augmentation de l'abondance du pico- et nanophytoplancton (chrysophytes et cryptophytes) la première année suivant des coupes à blanc (9 à 73 % BV). En Finlande, Rask et al. (1993) font état d'une augmentation du double de la concentration de Chl *a* et de trois à six fois des producteurs primaires pour un lac dont la moitié du bassin versant a été dénudé par des coupes forestières. Par contre, pour les lacs échantillonnés dans le cadre de notre étude, aucune différence significative n'a été mesurée après les coupes forestières pour la biomasse de Chl *a* du phytoplancton (communication personnelle de Mélanie Desrosiers de l'université du Québec à Montréal).

L'effet combiné des changements dans la qualité des eaux (augmentation de PT et COD) et les ressources algales peut se répercuter au niveau du zooplancton. Après des coupes forestières, les apports accrus en PT peuvent favoriser le développement du zooplancton. En effet, plusieurs études rapportent des augmentations dans la biomasse du zooplancton total suite à des hausses en PT (Pace, 1986; Yan, 1986). Toutefois, les effets pourraient varier selon les groupes et classes de taille du zooplancton. Suite à des apports en PT, certains auteurs ont observé des changements plus importants dans le microzooplancton

comparativement au macrozooplancton (McQueen et al. 1986; Quiros, 1991; Currie et al. 1999). Le zooplancton de petite taille, principalement les rotifères, est reconnu pour être relié aux concentrations de nutriments et de Chl *a*, alors que le zooplancton de grande taille est davantage sujet à la prédation des poissons planctivores. Ainsi, l'ajout de nutriments dans un lac oligotrophe, analogue à l'augmentation de nutriments après des coupes forestières, a entraîné une augmentation de la biomasse du microzooplancton au détriment du macrozooplancton (Hobbie et al. 1999). Ceci peut s'expliquer par le fait que les rotifères ont un temps de génération plus court que les crustacés (Allen et Goulden, 1980). Suite à l'enrichissement provoqué par les coupes forestières, le microzooplancton pourrait donc exploiter les ressources disponibles avant le macrozooplancton qui a un temps de réponse plus long face à l'augmentation en nutriments (Smith et Fernando, 1978). Une hausse du ratio microzooplancton/macrozooplancton (ratio micro/macro) aurait comme effet d'allonger la chaîne alimentaire et, par conséquent, de diminuer l'efficacité de transfert du carbone (Stockner et Shortreed, 1988) et d'augmenter la bioaccumulation des contaminants dans les poissons (Vander Zander et Rasmussen, 1996; Garcia et Carignan, 1999).

Une augmentation en COD peut aussi modifier la structure de la communauté zooplanctonique en favorisant le développement de la boucle microbienne (Tranvik, 1992) et des prédateurs invertébrés (*Chaoborus* et *Leptodora*) (Wissel et al. 2003). Les études portant sur les lacs colorés donnent cependant des réponses contradictoires. D'après Lampert et Sommer (1997), la baisse de la production autotrophe au profit de la production hétérotrophe, dans les lacs ayant un grand apport allochtone en carbone organique dissous, serait favorable au développement du microzooplancton (protozoaires, rotifères) dans la boucle microbienne et nuirait au développement du nanophytoplancton et du macrozooplancton. Dans un tels cas, on peut s'attendre à avoir un ratio micro/macro plus grand après des coupes forestières. Un niveau trophique de plus diminuera l'énergie transférée aux niveaux trophiques supérieurs comparativement aux lacs qui ont des autotrophes à la base de leur réseau trophique (Jansson et al. 1999). Par contre, d'après Wissel et al. (2003),

l'augmentation de la couleur de l'eau, en diminuant l'efficacité de prédation des poissons planctivores, favorisera le développement des prédateurs invertébrés et du macrozooplancton. Le microzooplancton serait désavantagé puisque mangé par les prédateurs invertébrés utilisant des senseurs mécaniques (Pastorok, 1980), tandis que le macrozooplancton échapperait plus facilement aux poissons prédateurs visuels dans les eaux moins transparentes (Gliwicz et Pijanowska, 1989; Pinel-Alloul, 1995). Dans ce cas, on peut supposer qu'une hausse de la concentration en COD pourrait faire diminuer le ratio micro/macro en favorisant le macrozooplancton au détriment du microzooplancton.

Les études récentes de Patoine et al. (2000) ont montré que la biomasse des crustacés calanoïdes dans 9 lacs de la forêt boréale a diminué de 43 % un an après des coupes forestières (9 à 78 % BV). La diminution de la biomasse de ce groupe zooplanctonique, caractéristique des lacs clairs et oligotrophes (Patalas, 1972 ; Pace, 1986 ; Steedman et Kushneriuk, 2000), était reliée à l'augmentation des concentrations en COD dans les lacs de coupes comparativement aux lacs de référence. Toutefois, ces auteurs n'ont pas observé de changement dans la biomasse des cladocères, des cyclopoïdes, des rotifères et du zooplancton total dans les lacs de coupe comparativement aux lacs de référence même si les concentrations en PT et en COD étaient plus élevées dans les lacs de coupe. En fait, les biomasses de zooplancton total, de rotifères et de cyclopoïdes semblent diminuer (mais non significativement) à cause d'une diminution de la pénétration de la lumière de 40 %, ce qui limiterait la biomasse des producteurs primaires (Planas et al. 2000) et du zooplancton (Patoine et al. 2000). Aussi, un an après des coupes forestières, Patoine et al. (2002a) ont rapporté une hausse de 240 % des grands crustacés (>1100 µm) mais cette différence ne peut être considérée comme significative ($p=0,06$). Pour ces mêmes lacs, la diversité, la richesse et l'assemblage d'espèces de zooplancton ne présentaient pas de différence entre les lacs de coupe et les lacs de référence (Patoine et al. 2002b). Il en est de même pour la biomasse de zooplancton total ou de ses quatre classes de taille, estimée par la biomasse de limnoplankton, lorsque l'on teste avec les moyennes annuelles. Par contre, la classe de taille des rotifères (100-200 µm) révèle une biomasse plus

élevée dans les lacs de coupe comparativement aux lacs de référence pour le mois de juillet 1997 (Patoine et al. 2000). Dans des lacs de la Plaine boréale, l'abondance de zooplancton a diminué après des coupes forestières dans les lacs profonds en partie à cause d'une diminution du phytoplancton comestible et dans les lacs peu profonds à cause d'une hausse des cyanobactéries non comestibles (Prepas et al. 2001). En Finlande, Rask et al. (1998) ont quant à eux mesuré une légère augmentation de cladocères et de copépodes dans deux des trois lacs mais aucun changement dans la biomasse de rotifères. Finalement, en considérant les deux premières années de la présente étude, Bondallaz (2003) a noté des augmentations significatives de la biomasse du zooplancton total (hausse de 73 %), également estimée par la biomasse de limnoplankton, et des fractions >500 (75 %), 100-200 (48 %) et 53-100 μm (120 %) dans les lacs de coupe en 2001 comparativement aux valeurs mesurées dans ces lacs avant la perturbation en 2000.

Les réponses des communautés de poissons aux coupes forestières sont encore peu évaluées. Pour les lacs de la forêt boréale sur le bouclier canadien, St-Onge et Magnan (2000) n'ont pas observé d'effet sur la biomasse et les assemblages d'espèces mais ont noté une diminution de la proportion de la perchaude jaune 1+ (*Perca flavescens*) suite à des coupes forestières (9 à 73 % BV). Pour nos lacs, Magnan et Bertolo (2003) rapportent au contraire une augmentation des perchaudes jaunes 0+ après les coupes forestières. Finalement, Tonn et al. (2003) ne rapportent aucun changement de l'abondance relative (CPUE), des principales espèces de poissons et de leur assemblage pour des lacs de la plaine boréale en Alberta avec des coupes sur 15 à 27 % du bassin versant.

4. Objectifs et hypothèses de recherche

Cette étude s'inscrit dans un projet du Réseau du Centre d'Excellence sur la Gestion Durable des Forêts (RCE-GDF). La première phase de ce projet (1996-1999) a étudié l'effet des coupes forestières sur les changements dans l'exportation des nutriments et de la matière organique du bassin versant (Lamontagne et al. 2000), la qualité chimique des eaux (Carignan et al. 2000), les

algues pélagiques et benthiques (Planas et al. 2000), le zooplancton (Patoine et al. 2000, 2000a, 2000b) et les poissons (St-Onge et Magnan, 2000) selon une approche comparative. Notre étude concerne la deuxième phase de ce projet (2000-2002) et vise à évaluer, d'après une approche Before-After Control-Impact (BACI) (Stewart-Oaten et al. 1986), l'effet des coupes forestières sur la communauté zooplanctonique. Cette approche permet de contrôler la variabilité naturelle entre les sites d'impacts et les sites de référence présente dans les études comparatives et de minimiser la variabilité naturelle entre les années qui cause problème dans l'approche Before-After Impact (Stewart-Oaten et Bence, 2001).

Les 22 lacs à l'étude sont situés dans la région du réservoir Gouin dans la forêt boréale sur le bouclier canadien au Québec (47°52'-48°60'N, 73°19'-76°43'O; figure 2). Il s'agit de lacs de tête qui sont stratifiés thermiquement. Leurs cuvettes lacustres sont de morphométrie similaire, les propriétés du bassin de drainage sont semblables et le couvert forestier est en majorité composé d'épinettes noires (*Picea mariana*), de sapin baumier (*Abies balsamea*), de pins gris (*Pinus divaricata*), de bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) (Carignan et al. 2000). À l'été 2000, les bassins versants de tous les lacs avaient un couvert forestier intact depuis au moins 70 ans. Les coupes forestières ont commencé à l'automne 2000 et se sont poursuivies jusqu'au printemps 2002 sur le bassin versant de 12 lacs. Une bande tampon de 20 m de végétation était laissée intacte sur le pourtour des lacs de même que des bandes de 60 mètres à tous les 200 mètres (Cut with Protection of Regeneration and Soils cut's type). Les échantillons ont été prélevés en juin et août 2000, 2001 et 2002 dans la zone euphotique (>1% de la lumière incidente), la zone aphotique (<1% de la lumière incidente) et la colonne d'eau. Parmi les 12 lacs perturbés, six lacs ont été coupés sur 44 à 77 % de leur surface (DA2, DF2, DF7, DF9, K4 et K8 : nommés les lacs de coupe) alors que les 6 autres lacs ont des coupes sur moins de 30 % de la surface de leur bassin versant (AB220, CSL2, DA9, DF5, K1 et K3 : nommés lacs de petite coupe et exclus de la présente étude). Finalement, les 10 lacs naturels ont un bassin versant non perturbé ou ont subi des coupes forestières sur moins de 2 % de sa surface (AB34, AB35, AB40, CSL5, DA4, DF4, K2, N35, N43 et N89 : nommés lacs de référence) (figure 2).

Dans une première partie (chapitre 2), nous présentons une méthode de sélection permettant de choisir, dans un ensemble de lacs naturels et de lacs sujets à la perturbation, des sous-ensembles de lacs ayant des caractéristiques morphologiques, physico-chimiques et zooplanctoniques similaires. Cette étude préliminaire sert de base pour identifier, parmi les 10 lacs de référence, les six lacs les plus similaires aux six lacs de coupe à l'étude afin de déterminer par la suite les impacts des coupes forestières. L'objectif final est de minimiser les sources de variations naturelles de façon à mieux discerner l'effet de la perturbation. Cette méthode de sélection et de validation de sites de référence, réalisée dans le cadre de notre étude, permet de satisfaire à une prémisse nécessaire à l'approche BACI stipulant que les caractéristiques des lacs de référence doivent être similaires à celles des lacs perturbés afin que la variabilité naturelle entre les années des lacs de référence représente bien celle des lacs de coupe. Les six lacs de référence sélectionnés (AB34, CSL5, DA4, DF4, N35 et N43) ont donc été choisis de façon à maximiser leur similarité avec les six lacs de coupe en se basant sur les variables morphométriques, physico-chimiques et zooplanctoniques (Duhaime et Pinel-Alloul, 2005 sous presse). L'approche BACI permet de soustraire la variabilité naturelle entre les années du zooplancton des lacs de référence (moyenne) à la variance totale (naturelle entre les années et causée par la perturbation) du zooplancton dans chacun des lacs de coupe. Les différences significatives de valeurs deltas (Δ) entre les années avant et après la perturbation, observées dans le zooplancton de chaque lac de coupe, pourront donc être attribuées essentiellement aux effets des coupes forestières. De plus, la comparaison de deux groupes de lacs semblables avant la perturbation permettra d'amoindrir la variabilité naturelle entre les lacs perturbés et de référence, ce qui donnera plus de validité à l'étude dans l'approche comparative (figure 1).

Dans une deuxième partie (chapitre 3), nous déterminons les effets des coupes forestières sur plusieurs attributs du zooplancton, en tenant compte des sources de variations naturelles (Duhaime et al. 2005 en préparation). Nous assumons que la méthode de sélection de lacs de référence (chapitre 2) nous permet de comparer des groupes de lacs (référence vs coupe) ayant des réponses similaires aux

variations naturelles de leur environnement. Après des coupes forestières, l'augmentation des concentrations en PT et en COD, tout comme celles de la couleur de l'eau et de l'atténuation de la lumière, nous amènent vers trois hypothèses concernant l'effet de ces modifications sur la communauté zooplanctonique (figure 3). Nous nous attendons à ce que 1) la biomasse du zooplancton augmente suite à la hausse de la concentration en PT, puisque la biomasse du zooplancton est positivement reliée à la concentration en PT (Pace, 1986; Yan, 1986), 2) cette augmentation de la biomasse du zooplancton soit plus importante pour le microzooplancton que pour le macrozooplancton (McQueen et al. 1986 ; Quiros, 1991 ; Currie et al. 1999 ; Hobbie et al 1999), phénomène probablement causé par un temps de génération plus court chez les rotifères comparativement à celui des crustacés (Allan et Goulden, 1980), ce qui leur permet d'exploiter les ressources disponibles plus rapidement (Smith et Fernando, 1978) et 3) le microzooplancton augmente au détriment du macrozooplancton suite à un apport accru en COD puisqu'une telle augmentation est favorable au développement du microzooplancton dans la boucle microbienne (Tranvik, 1992) et nuit au développement du nanophytoplancton et du macrozooplancton (Lampert et Sommer, 1997).

Dans ce chapitre, nous évaluons les sources de variations naturelles dans la biomasse et la structure en taille du zooplancton entre les mois, entre les années et entre les lacs avant la perturbation. Nous postulons que les attributs du zooplancton changent de façon significative entre les mois d'échantillonnage (variation naturelle entre les mois) et entre les années dans les lacs de référence (variation naturelle entre les années) mais que les attributs du zooplancton ne montrent pas de variation significative entre les lacs de référence et les lacs de coupe avant la perturbation (variation naturelle entre les lacs). Pour tester l'effet des coupes forestières sur la communauté zooplanctonique, nous utilisons les approches comparative et BACI. Nous prévoyons mesurer des différences dans les variables du zooplancton entre les lacs de coupe et les lacs de référence après la perturbation (approche comparative) et entre les lacs de coupe avant et après la perturbation en tenant compte de la variation naturelle entre les années dans les lacs de référence (approche BACI) (figure 1). Finalement, nous pensons être en

mesure d'identifier les relations qui existent entre les biomasses du zooplancton et la qualité de l'eau, en particulier avec les concentrations de phosphore total et de carbone organique dissous, et également avec l'intensité des coupes forestières.

Dans cette étude, la biomasse du zooplancton est évaluée par la biomasse de limnoplankton mesurée en poids sec sans cendre par mètre cube (mg Ash-Free-Dry-Weight·m⁻³ (mg AFDW·m⁻³)). Le limnoplankton correspond au seston récolté par halage vertical et comprend des détritiques, des algues et du zooplancton. Les variables du zooplancton correspondent à la biomasse de quatre classes de taille du limnoplankton (53-100, 100-200, 200-500 et > 500 µm) et à la biomasse total de limnoplankton (somme des quatre classes de taille). Patoine et al. (2000) a utilisé la même méthode et a aussi analysé la composition taxonomique de chaque classe de taille pour 38 lacs situés dans la même région. Ces auteurs ont démontré que la classe de taille 100-200 µm est surtout composée de rotifères, d'algues et de nauplii alors que la classe de taille 53-100 µm est constituée de rotifères et d'algues. Ces deux petites classes de taille représentent le microzooplancton (<200 µm) et seront nommées classe de rotifères et classe d'algues. La classe de taille 200-500 µm (classe des copépodites) est généralement composée de copépodites calanoïdes et cyclopoïdes, de nauplii et de bosminidés. La plus grande classe de taille (classe des crustacés) est, quant à elle, composée de grands cladocères comme *Holopedium gibberum* et *Daphnia* spp. et des adultes calanoïdes et cyclopoïdes. Ces deux grandes fractions correspondent au macrozooplancton (>200µm).

Il semble que l'utilisation d'une approche en classes de taille soit mieux adaptée que l'approche taxonomique pour évaluer les changements de la structure en taille de la communauté zooplanctonique associés à différentes perturbations environnementales (Patoine et al. 2002b). Ce type d'approche a déjà été adoptée pour tester les effets de l'eutrophisation (Sprules et Munawar, 1986), la récréation nautique (Harig et Bain, 1998), l'acidification (Schindler, 1990) et la contamination chimique (Havens et Hanazato, 1993). En fait, la structure en taille des communautés de zooplancton serait autant, sinon davantage corrélée avec la morphométrie et la qualité de l'eau que la taxonomie (Sprules et Holtby, 1979). En

ce qui concerne l'impact des coupes forestières sur les communautés zooplanctoniques, de précédentes études ont noté davantage d'effets en utilisant une approche en classes de taille comme la biomasse de zooplancton estimée par la biomasse de limnoplanton (Patoine et al. 2000; Bondallaz, 2002) ou les classes de taille de diamètre sphérique équivalent (ESD) (Patoine et al. 2002b) comparativement aux approches taxonomiques. Aussi, l'intensité des coupes forestières était liée à trois des quatre fractions du limnoplanton ainsi qu'à leur total mais pas aux groupes taxonomiques (Patoine et al. 2000). Toutes ces raisons suggèrent que l'approche en classes de taille convient davantage pour mesurer l'effet des coupes forestières comparativement à une approche taxonomique. Finalement, la biomasse de limnoplanton est un bon estimateur de la biomasse de zooplancton puisque Patoine et al. (2000) ont trouvé une concordance entre les résultats des différences entre les lacs de la classe de rotifères de limnoplanton (100-200 μm) et le groupe taxonomique de rotifères un an après la perturbation même si le limnoplanton comprend autre chose que du zooplancton.

Cette étude permettra d'évaluer l'effet des coupes forestières sur la biomasse et la structure en taille du zooplancton pour la première fois d'après une approche BACI telle que décrite par Stewart-Oaten et al. (1986). L'originalité de cette étude BACI réside également dans son envergure avec un suivi de 12 lacs et dans la possibilité de confronter les résultats de l'approche BACI à ceux de l'approche comparative.

Figure 2

Localisation géographique des 10 lacs de référence (gris), des six lacs de petites coupes (blanc) et des six lacs de coupe (noir) échantillonnés en 2000, 2001 et 2002 dans la région du réservoir Gouin. Modification d'une carte de Marc Bélanger, laboratoire de Richard Carignan, Université de Montréal

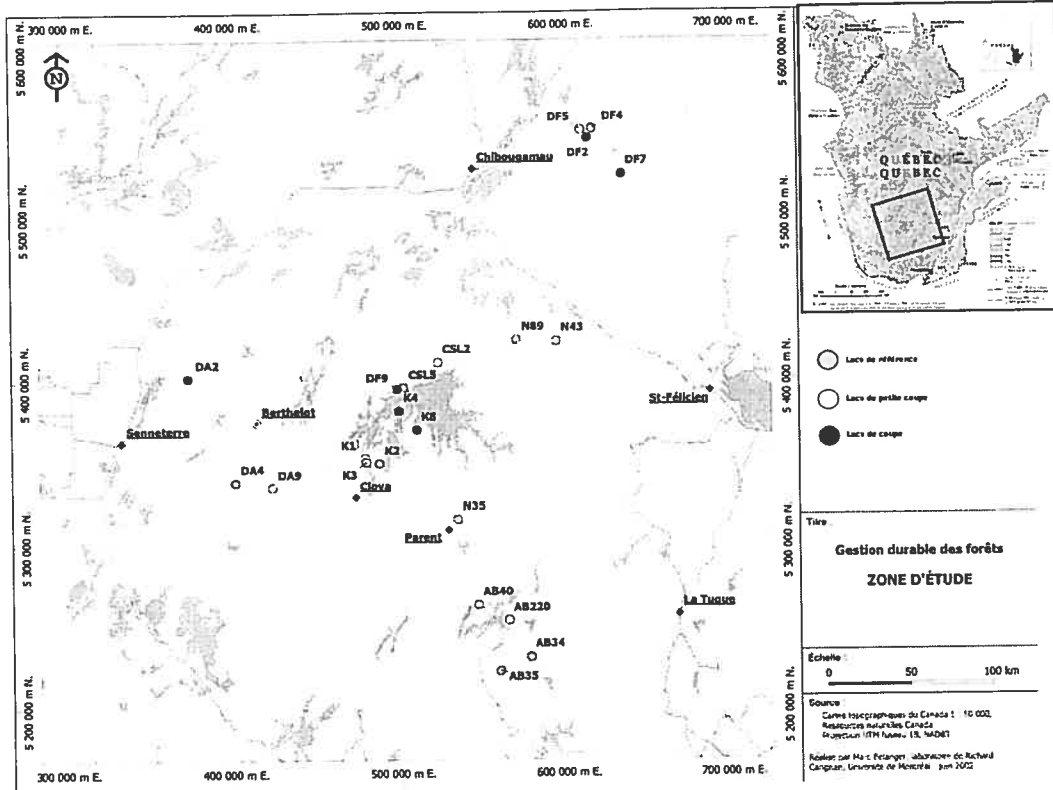
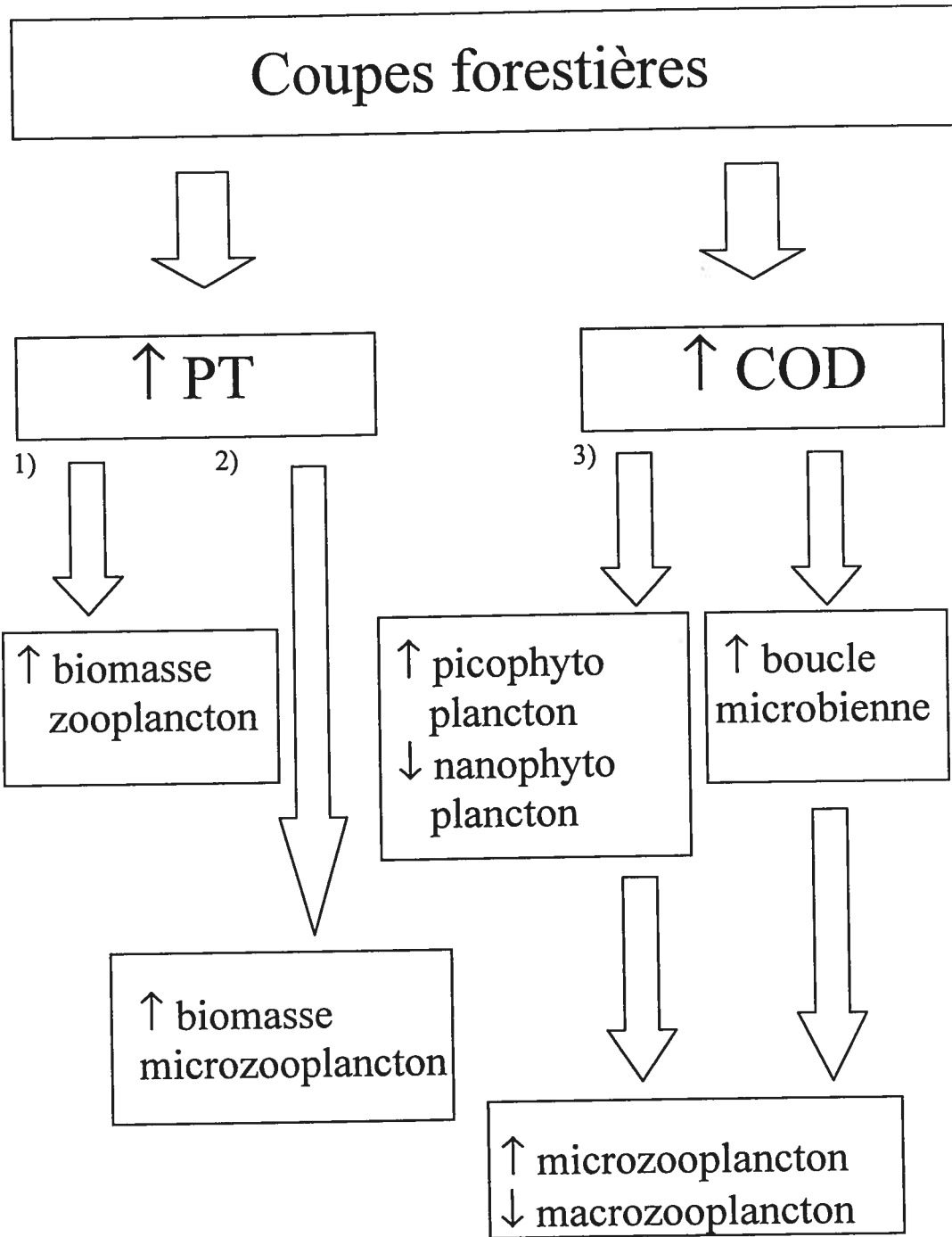


Figure 3

Schématisation des hypothèses proposées sur l'effet des coupes forestières sur le zooplancton



BIBLIOGRAPHIE

- Allen, J. D. et C. E. Goulde. 1980. Some aspects of reproductive variation among freshwater zooplankton. *Dans* Evolution and ecology of zooplankton communities. Kerfoot, W. C. (ed.). University Press of New England, Hanover, N. H.
- Atlas national du Canada. 2003. Ressources Naturelles Canada.
http://atlas.gc.ca/site/français/learning_ressources/borealforest/boreal_descrip.htm
1
- Boisclair, D. et W. C. Legget. 1989. Among-population variability of fish growth : II. Influence of prey type. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46 : 468-482.
- Bondallaz, M. 2002. Étude expérimentale de l'impact de la coupe forestière sur la biomasse et la structure du zooplancton des lacs de l'écozone boréale. Département des Sciences Biologiques. Université de Montréal. Montréal. 84 p.
- Box, G. E. P. et G. C. Tiao. 1975. Intervention analysis with application to economic and environmental problems. *J. Amer. Statist. Ass.* 70 : 70-79.
- Carignan, R. et R. J. Steedman. 2000. Impacts of major watershed perturbations on aquatic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 1-4.
- Carignan, R., D'Arcy, P. et S. Lamontagne. 2000. Comparative impacts of fire and forest harvesting on water quality in Boreal Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (suppl. 2) : 105-117.
- Christoffersen, K., Riemann, B., Klysner, A. et M. Sondergaard. 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38 (3) : 561-573.
- Currie, D. J., Dilworth-Christie, P. et F. Chapleau. 1999. Assessing the strength of top-down influences on plankton abundance in unmanipulated lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 : 427-436.
- Cuthbert, I. D. et P. A. Del Giorgio. 1992. Toward a standard method of measuring color in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* 37 : 1319-1326.
- D'Arcy, P. et R. Carignan. 1997. Influence of watersheds topography on waters quality in southeastern Québec Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54 : 2215-2227.
- Del Giorgio, P. A. et R. H. Peters. 1994. Patterns in the planktonic P:R ratios in lakes : influence of lake trophy and dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* 39 : 772-787.

Dillon, P. J. et F. H. Rigler. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 19 :767-773.

Dillon, P. J. et W. B. Kirschner. 1975 The effect of geology and land use on the export of phosphorus from watersheds. *Water Res.* 9 : 135-148.

Duhaime, L. et B. Pinel-Alloul. 2005. Méthode de sélection de lacs de référence dans le cadre d'une étude Before-After Control-Impact (BACI) évaluant les effets des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale. Soumis pour publication dans la *Rev. Sci. Eau*.

Duhaime, L., Pinel-Alloul, B. et M. Bondallaz. 2005. Effects of forest harvesting on size-fractionated zooplankton biomass in Boreal Shield lakes (Quebec) : comparing before-after-controlled-impact (BACI) and comparative design. Article en préparation pour *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*

Engstrom, D. R. 1987. Influence of Vegetation and Hydrology on the Humus Budgets of Labrador Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 : 1306-1314.

Evans, J. E., Prepas, E. E., Devito, K. J. et B. G. Kotak. 2000. Phosphorus dynamics in shallow subsurface waters in an uncut and cut subcatchment of a lake on the Boreal Plain. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (suppl. 2) : 60-72.

Fee, E. J., Hecky, R. E., Kasian, S. E. M. et D. R. Cruikshank. 1996. Effects of lake size, water clarity, and limatic variability on mixing depths in Canadian shield lakes. *Limnol. Oceanogr.* 41 (5) : 912-920.

Garcia, E. et R. Carignan. 1999. Impact of wildfire and clear-cutting in the boreal forest on methyl mercury in zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 : 339-345.

Gliwisc, Z. M. et J. Pijanowska. 1989. The role of predation in zooplankton succession. *Dans : Plankton Ecology, Succession in plankton community.* Chapter 7. Sommer, U. (ed.). Brock Springer Series in Contemporary Bioscience, Springer Verlag, Berlin. 253-296.

Green, R. H. 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologist. Wiley Interscience, New York.

Hanson, J. M. et R. H. Peters. 1984. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 439-445.

Harig, A. L. et M. B. Bain. 1998. Defining and restoring biological integrity in wilderness lakes. *Ecol. appl.* 81 : 71-87.

Havens, K. E. et T. Hanazato. 1993. Zooplankton community response to chemical stressors : a comparison of results from acidification and pesticide contamination research. *Environ. Pollut.* 82 : 277-288.

Hobbie, J. E., et G. E. Likens. 1973. Output of phosphorus, dissolved organic carbon, and fine particulate carbon from Hubbard Brook watersheds. *Limnol. Oceanogr.* 18 : 734-742.

Hobbie, J. E., Bahr, M. et P. A. Rublee. 1999. Controls on microbial food webs in oligotrophic arctic lakes. *Arch Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 54 : 61-76.

Houle, D., Carignan, R. et M. Lachance. 1995. Dissolved organic carbon and sulfur in southwestern Québec lakes : Relationships with catchment and lake properties. *Limnol. Oceanogr.* 40 (4) : 710-717.

Jackson, T. A. et R. E. Hecky. 1980. Depression of primary productivity by humic matter in lake and reservoir waters of the boreal forest zone. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 : 2300-2317.

Jansson, M., Bergström, A.-K., Blomqvist, P., Isaksson, A. et A. Jonsson. 1999. Impact of allochthonous carbon on microbial food web carbon dynamics and structure in lake Öträsket. *Arch. Hydrobiol.* 144 (4) : 409-428.

Jones, R. I. 1992. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiol.* 229 : 73-91.

Krause, H. H. 1982. Effects of forest management practices on water quality – a review of Canadian studies. *Proc. Can. Hydrol. Symp.* 82 : 15-29.

Lamontagne, S., Carignan, R., D'Arcy, P., Prairie, Y. T. et D. Paré. 2000. Element export in runoff from eastern Canadian Boreal Shield drainage basins following forest harvesting and wildfires. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 118-128.

Lampert, W., Fleckner, W., Hakumat, R. et B. E. Taylor. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton : a study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 31 : 478-490.

Lampert, W. et U. Sommer. 1997. *Limnoecology : The Ecology of Lakes and Streams.* Oxford University Press, New York. 382 p.

Lehman, J. T. 1980. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnol. Oceanogr.* 25 : 620-632.

Lehmann, R. 1994. Forest clearance and lake water quality on the canadian shield. Department of biology. McGill University. Montréal. 73 p.

L'État des forêts 2002-2003. Ressources Naturelles Canada.
http://www.nrcan.nrcan.gc.ca/cfs-scf/national/what-quoi/sof/sof03/overview_f.html

- Likens, G. E., Bormann, F. H., Johnson, N.M., Fisher, D. W. et R. S. Pierce. 1970. Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecol. Monogr.* 40 : 23-47.
- Magnan, P. et A. Bertolo. 2004. Impact of logging on yellow perch recruitment in Boreal Canadian Shield lakes. Sustainable Forest Management (SFM). Network Project Report. 13 p.
- Mazumder, A. 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification : pattern and predictions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51 : 390-400.
- Mazumder, A., Taylor, W. D., McQueen, D. J. et D. R. S. Lean. 1989. Effect of fertilization and planktivorous fish on epilimnetic phosphorus and phosphorus sedimentation in large enclosures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46 : 1735-1742.
- Mazumder, A., Taylor, W. D., McQueen, D. J. et D. R. S. Lean. 1990. Effect of fish and plankton on lake temperature and mixing depth. *Science.* 247 : 312-315.
- McCauley, E. et J. Kalff. 1981. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38 : 458-463.
- McQueen, D. J., Post, J. R. et E. L. Mills. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 : 1571-1581.
- Nicholls, K. H., Steedman, R. J. et E. C. Carney. 2003. Changes in phytoplankton communities following logging in the drainage basins of three boreal forest lakes in northwestern Ontario (Canada), 1991-2000. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60: 43-54.
- Nicolson, J. A. 1975. Water quality and clearcutting in a boreal forest ecosystem. *Dans Canadian Hydrology Symposium – 75 Proceedings August 11-14, 1975, Winnipeg, Man. National Research Council of Canada, Ottawa, Ontario.* 734-738.
- Nicolson, J. A. , Foster, N. W. et I. K. Morrison. 1982. Forest harvesting effects on water quality and nutrient status in the boreal forest. *Can. Hydrol. Symp.* 82 : 71-89.
- Nürnberg, G. K. et M. Shaw. 1998. Productivity of clear and humic lakes : nutrients, phytoplankton, bacteria. *Hydrobiol.* 382 : 97-112.
- Osenberg C. W. et R. J. Schmitt. 1996. Detecting ecological impacts caused by human activities. *Dans Detecting ecological impacts, concepts and applications in coastal habitats.* Schmitt, R. J. et C. W. Osenberg (*ed.*). 3-16.
- Pace, M. L. 1984. Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus-chlorophyll *a* relationship. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41 : 1089-1096.

- Pace, M. L. 1986. An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients. *Limnol. Oceanogr.* 31 (1) : 45-55.
- Pastorok, R. A. 1981. Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology.* 62 : 1311-1324.
- Patalas, K. 1972. Crustacean plankton and the eutrophication of St-Lawrence Great Lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 29 : 1451-1462.
- Patoine, A., Pinel-Alloul, B. et E. E. Prepas. 2002a. Influence of catchment deforestation by logging and natural forest fires on crustacean community size structure in lakes of the Eastern Boreal Canadian forest. *J. Plankton Res.* 24 (6) : 601-616.
- Patoine, A., Pinel-Alloul, B. et E. E. Prepas. 2002b. Effects of catchments perturbations by logging and wildfires on zooplankton species richness and composition in Boreal Shield lakes. *Freshwater Biol.* 47 : 1996-2014.
- Patoine, A., Pinel-Alloul, B., Prepas, E. E. et R. Carignan. 2000. Do logging and forest fires influence zooplankton biomass in Canadian boreal shield lakes ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 155-164.
- Pérez-Fuentetaja, A., Dillon, P. J., Yan, N. D. et D. J. McQueen. 1999. Significance of dissolved organic carbon in the prediction of thermocline depth in small canadian shield lakes. *Aquat. Ecol.* 33 : 127-133.
- Pinel-Alloul, B. 1995. Impact des prédateurs invertébrés sur les communautés aquatiques. Chapitre 22. *Dans Limnologie générale. Collection d'écologie* 25. Pourriot, R. et M. Meybeck (ed.). Masson, Paris. 514-540.
- Pinel-Alloul, B., Planas, D., Carignan, R. et P. Magnan. 2002. Synthèse des impacts écologiques des feux et des coupes forestières sur les lacs de l'écozone boréale au Québec. *Rev. Sci. Eau, no spécial, CILEF.* 15 : 371-395.
- Plamondon, A. P. 1993. Influence des coupes forestières sur le régime d'écoulement de l'eau et sa qualité – Revue de littérature – Ministère des Forêts, Québec. 179 p.
- Plamondon, A. P., Gonzalez, A. et Y. Thomassin. 1982. Effects of logging on water quality : comparison between two Québec sites. *Dans Proc. Can. Hydrol. Symp.* '82. National Research Council of Canada, Ottawa, Ontario. 49-70.
- Planas, D., Desrosiers, M., Groulx, S.-R., Paquet, S. et R. Carignan. 2000. Pelagic and benthic algal responses in eastern canadian boreal shield lakes following harvesting and wildfires. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 136-145.
- Prepas, E. E., Pinel-Alloul, B., Planas, D., Méthot, G., Paquet, S. et S. Reedyk. 2001. Forest harvest impacts on water quality and aquatic biota on the Boreal

Plain : introduction to the TROLS lake program. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58 : 421-436.

Quiros, R. 1991. Empirical relationships between nutrients, phyto- and zooplankton and relative fish biomass in lakes and reservoirs of Argentina. *Vehr. Internat. Verein. Limnol.* 24 : 1198-1206.

Rask, M., Nyberg, K., Markkanen, S.-L. et A. Ojala. 1998. Forestry in catchments : effect on water quality, plankton, zoobenthos and fish in small lakes. *Boreal Environ. Res.* 3: 75-86.

Rask, M., Arvola, L. et K. Shalonen. 1993. Effect of catchment deforestation and burning on the limnology of a small forest lake in southern Finland. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 25 : 525-528.

Rasmussen, J. B., Godbout, L. et M. Schallenberg. 1989. The humic content of lake water and its relationship to watershed and lake morphometry. *Limnol. Oceanogr.* 34 (7) : 1336-1343.

Sakamoto, M. 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependance on lake depth. *Arch. Hydrobiol.* 62: 1-28.

Schindler, D. W. 1998. A dim Future for Boreal Waters and Landscapes. *BioScience.* 48 (3): 157-164.

Schindler, D. W. 1990. Experimental perturbations of whole lakes as tests of hypothesis concerning ecosystem structure and function. *Oikos.* 57 : 25-412.

Schindler, D. W. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnol. Oceanogr.* 23 : 478-486.

Schindler, D. W. 1971. A hypothesis to explain differences and similarities among lakes in Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.* 28 : 295-301.

Schindler, D. W., Bayley, S. E., Parker, B. R., Beaty, K. G., Cruikshank, D. R., Fee, E. J., Schindler, E. U. et M. P. Stainton. 1996. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lake Area, Northwestern Ontario. *Limnol. Oceanogr.* 41 : 1004-1017.

Schindler, D. W., Newbury, R. W., Beaty, K. G., Prokopowich, J., Ruszczyński, T. et J. A. Dalton. 1980. Effects of a windstorm and forest fire on chemical losses from forested watersheds and on the quality of receiving streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 328-334.

Shapiro, J. et D. I. Wright. 1984. Lake restoration by biomanipulation. Round Lake, Minnesota - the first two years. *Freshwater Biol.* 14 : 371-383.

- Smith, K. et C. H. Fernando. 1978. A guide to the freshwater Calanoid and Cyclopoid Copepoda Crustacea of Ontario. University of Waterloo, Biology series No 18, Waterloo, Ontario.
- Sprules, W. G. et M. Munawar. 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 : 1789-1794.
- Sprules, W. G. et L. B. Holtby. 1979. Body size and feeding ecology as alternatives to taxonomy for the study of limnetic zooplankton community structure. *J. Fish. Res. Board Can.* 36 : 1354-1363.
- Steedman, R. J. 2000. Effects of experimental clearcut logging on water quality in three small boreal forest lake trout (*Salvelinus namaycush*) lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 92-96.
- Steedman, R. J. et R. S. Kushneriuk. 2000. Effects of experimental clearcut logging on thermal stratification, dissolved oxygen, and lake trout (*Salvelinus namaycush*) habitat volume in three small boreal forest lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 82-91.
- Stewart-Oaten, A. et J. R. Bence. 2001. Temporal and spatial variation in environmental impact assessment. *Ecol. Monogr.* 71 (2) : 305-339.
- Stewart-Oaten, A., W. W. Murdoch, et K. R. Parker. 1986. Environmental impact assessment : « pseudoreplication » in time ? *Ecology.* 67 : 929-940.
- Stockner, J. G. et K. S. Shortreed. 1988. Algal picoplankton and contribution to food webs in oligotrophic British Columbia lakes. *Hydrobiol.* 173 : 151-166.
- St-Onge, I. et P. Magnan. 2000. Impact of logging and natural fires on fish communities of laurentian shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 165-174.
- Tonn, W. M., Paszkowski, A. C., Scrimgeour, G. J., Aku, P. K. M., Lange, M., Prepas, E. E. et K. Westcott. 2003. Effects of forest harvesting and fire on fish assemblages in boreal plain lakes : a reference condition approach. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 132 : 514-523.
- Tranvik, L. J. 1992. Allochthonous dissolved organic carbon matter as an energy source for pelagic bacteria and the concept of the microbial loop. *Hydrobiol.* 229 : 107-114.
- Vander Zander, M. J. et J. Rasmussen. 1996. A trophic position model of pelagic food webs : impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecol. Monogr.* 66 : 451-477.

Wissel, B., Boeing, W. J. et C. W. Ramcharan. 2003. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.* 48(5) : 1965-1976.

Wong, B. et F. J. Ward. 1972. Size selection of *Daphnia pulicaria* by yellow perch (*Perca flavescens*) fry in West Blue Lake, Manitoba. *J. Fish. Res. Board Can.* 29 : 1761-1764.

Yan, N. D. 1986. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass in nutrient-poor Canadian Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 : 788-796.

Chapitre II

Article 1

Méthode de sélection de lacs de référence dans le cadre d'une étude Before-After Control-Impact (BACI) évaluant les effets des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale

1. Introduction
2. Matériel et méthodes
 - 2.1. Sites d'étude
 - 2.2. Zooplancton
 - 2.3. Analyses statistiques
3. Résultats et discussion
 - 3.1. Comparaison et sélection des lacs selon leur morphométrie
 - 3.2. Comparaison et sélection des lacs selon la qualité de l'eau
 - 3.3. Comparaison et sélection des lacs selon le zooplancton
 - 3.4. Sélection finale des lacs de référence
 - 3.4. Validation de la sélection des lacs de référence
4. Conclusion générale

Méthode de sélection de lacs de référence dans le cadre d'une étude Before-After Control- Impact (BACI) évaluant les effets des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale

Selection method for reference lakes in a BACI design study assessing the impacts of forest harvesting on zooplankton in boreal lakes

L. DUHAIME¹ , B. PINEL-ALLOUL*¹

1. GRIL, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, CP 6128, succ. Centre ville, Montréal, Qué. H3C 3J7, Canada.

* Correspondence. E-mail : [REDACTED]

Publication pour les comptes-rendus de la CILEF-7 tenue à Montréal du 27 juillet au 1^{er} août 2003

Soumis à la Revue des Sciences de l'Eau le 15 décembre 2003

Summary

Many approaches have attempted to measure the effect of human perturbations on ecosystems. Some designs do not allow to isolate natural sources of variation from the perturbation variation. In the comparative design, comparing reference sites and impact sites after perturbation, it is impossible to control natural variation between those groups of sites. This natural variation is eliminated in the Before-After design because the same sites are monitored before and after perturbation, but the natural variation between years cannot be separated from the perturbation variation. In this study, we will use a BACI design (Before-After Control-Impact) which permits us to measure the effect of a perturbation on an ecosystem by following two groups of sites (control and impact) before and after the perturbation. BACI studies allow one to control for the natural variability between sites by monitoring the same impacted sites before and after the perturbation. This approach also takes into account the natural variability between years by monitoring the control sites before and after the perturbation. Since the natural variability between years at the impacted sites is estimated from the variability measured at the control sites, it is essential to select control sites that are as similar as possible to the impacted sites with respect to their limnological characteristics. This is an essential requirement for the good use of the BACI design, in order to make sure that natural and perturbed sites have the same responses towards natural variation between years in their environment and to ensure that the differences observed in the impacted sites are caused by the perturbation.

This paper proposes a method for the selection of control sites in a BACI study on the impact of forest harvesting on zooplankton in boreal forest lakes. Zooplankton of 16 lakes was sampled before (2000) and after (2001-2002) forest harvesting in the watersheds of certain lakes. Six lakes had important harvesting on 44 to 77 % of their watershed (cut lakes) and ten lakes were considered as natural lakes with forest harvesting on less than 2 % of their watershed (reference lakes). We selected the six reference lakes that most closely resembled the cut lakes, using

principal component ordination analyses (PCA), based on their similarities regarding morphometric, water quality and zooplanktonic variables before forest harvesting (2000). Three PCA were done for each of the three groups of variables. Volume, maximum depth, lake area and slope of watershed are the variables having the most important contributions on total variation of morphometric variables. Positive correlations are found between the slope of watershed and the maximum depth of the lake and between the lake area and the lake volume. This PCA permits us to eliminate two reference lakes that had higher values of lake volume and lake area or of lake volume and lake maximal depth compared to cut lakes. When looking at water quality variables, TP, TN, DOC, Secchi, Ca^{++} , Mg^{++} , ALK and pH contribute more to total variation than other variables. Among those variables, DOC, TP and TN are positively correlated together while all three are negatively correlated with transparency (Secchi). Two reference lakes had higher transparency and lower values in DOC, TP and TN and one lake had smaller values in pH, ALK, Ca^{++} and Mg^{++} compared to cut lakes. Since one of those three lakes was eliminated in regard to morphometric variables, we have a total of four reference lakes excluded from the study. The PCA on zooplanktonic variables reveals that only the largest class of zooplankton ($>500 \mu\text{m}$) contributes significantly to total variation. In general, reference lakes and cut lakes have a similar distribution on the ordination biplot so no lake is eliminated in regard to zooplanktonic variables. Since four reference lakes are excluded, we have six reference lakes selected.

Validation for the selection of the reference lakes has been made by redundancy analyses with a binary variable separating the six cut lakes and the six reference lakes. Multivariate methods like redundancy analyses have the advantage of verifying if two groups are different in regard to many variables and not just one like in univariate methods. Redundancy analyses showed that morphometric, water quality and zooplanktonic variables in the selected reference lakes were not significantly different from those in the cut lakes before the perturbation. Those results support the selection of those six reference lakes based on the ordination biplot from the three PCA made on three groups of variables. We can then presume that any difference observed after the perturbation in the cut lakes,

relative to the natural variation between years in the six reference lakes, can be attributed to forest harvesting. Finally, this method may be used for any impact study.

Key words: *method, selection, reference lakes, BACI design, harvesting, zooplankton, boreal forest.*

RÉSUMÉ

Plusieurs approches tentent de mesurer l'impact des perturbations anthropiques sur les écosystèmes. L'approche BACI (Before-After Control-Impact) consiste à suivre deux groupes de sites (contrôle et impact), avant et après une perturbation, afin de mesurer l'effet de cette dernière sur les écosystèmes. Les études BACI permettent de contrôler la variabilité naturelle entre les groupes de sites, par le suivi des mêmes sites d'impact avant et après la perturbation, tout en minimisant la variabilité naturelle entre les années grâce au suivi de sites de contrôle échantillonnés également avant et après la perturbation. Puisque la variation naturelle entre les années dans les sites d'impact est estimée à partir de celle des sites de contrôle, il est nécessaire de sélectionner des sites de contrôle dont les caractéristiques limnologiques sont semblables à celles des sites d'impact. Ceci est essentiel pour une bonne application de l'approche BACI, afin de s'assurer que les sites naturels et perturbés répondent de la même façon aux variations naturelles dans l'environnement et que les différences observées dans les sites d'impact soient attribuables à la perturbation.

Cet article propose une méthode de sélection des sites de contrôle dans le cadre d'une étude BACI portant sur l'impact des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale. Le zooplancton de 16 lacs de la forêt boréale a été échantillonné avant (2000) et après (2001-2002) des coupes forestières sur le bassin versant de certains lacs. Six lacs ont subi des coupes importantes sur 44 à 77 % du bassin versant (lacs de coupe) et 10 lacs sont restés à l'état naturel ou n'ont subi que des coupes négligeables sur moins de 2 % du bassin versant (lacs de référence). Parmi ces lacs de référence, nous avons sélectionné les six lacs les plus semblables aux lacs de coupe, à l'aide d'analyses en composantes principales basées sur la similarité des variables morphométriques, de la qualité de l'eau et du zooplancton avant la coupe (2000). De plus, les variables ayant la plus grande contribution à la variation totale au niveau de la morphométrie des lacs, de la qualité de l'eau et de la biomasse zooplanctonique ont été déterminées. Finalement, la validité du choix des six lacs de référence a été testée par des analyses de redondance avec une variable binaire qui permettait de distinguer les

lacs de coupe des lacs de référence sélectionnés. Les analyses de redondance ont montré que les variables morphométriques, de la qualité de l'eau et du zooplancton des lacs de référence sélectionnés ne différaient pas significativement de celles des lacs de coupe avant la perturbation. En conséquence, les différences observées après la perturbation dans les six lacs de coupe, relativement aux variations naturelles dans les six lacs de référence sélectionnés, pourront être attribuables à l'effet de la coupe forestière.

Mots clés : *méthode, sélection, lacs de référence, approche BACI, coupe forestière, zooplancton, forêt boréale*

1. Introduction

Au cours des dernières décennies, différentes approches ont été mises de l'avant afin de mesurer l'impact des perturbations anthropiques sur les écosystèmes (GREEN, 1979; STEWART-OATEN *et al.*, 1986; OSENBURG et SCHMITT, 1996). Dans le cadre d'études évaluant l'effet des coupes forestières sur les écosystèmes lacustres, trois approches principales ont été utilisées : l'approche comparative, l'approche « Before-After Design » et l'approche BACI.

L'approche comparative (Control-Impact Design) permet de comparer des écosystèmes perturbés à des écosystèmes de référence situés dans la même région, mais assez loin pour ne pas subir les effets de la perturbation (OSENBURG et SCHMITT, 1996). Cette approche suppose que les deux groupes de sites sont identiques en absence de perturbation, prémisse pour le moins irréaliste puisque les écosystèmes présentent une variation naturelle entre les sites. Avec une telle approche, il est impossible d'isoler la variabilité naturelle entre les groupes de lacs de celle causée par la perturbation (*figure 1*).

Pour éliminer cette variabilité naturelle entre les sites, on a proposé l'approche Before-After Impact, ou « intervention analysis » (BOX et TIAO, 1975), qui consiste à échantillonner un ou plusieurs sites avant et après une perturbation (OSENBURG et SCHMITT, 1996). On élimine ainsi la variabilité naturelle entre les sites en suivant les mêmes sites avant et après la perturbation mais cette approche ne permet pas de distinguer l'effet de la perturbation de la variabilité naturelle entre les années pouvant être causée, par exemple, par des changements dans les conditions climatiques avant et après la perturbation.

L'approche BACI (Before-After Control-Impact), quant à elle, tente de combiner les avantages des deux méthodes précédentes (*figure 1*). Différentes variantes à cette approche ont été proposées. L'approche BACI originale, décrite par GREEN (1979), consiste à échantillonner un site de contrôle et un site d'impact une fois avant et une fois après la perturbation. Ceci permet d'éliminer la variabilité

naturelle entre les sites en suivant le même site avant et après impact, tout en évaluant la variabilité naturelle entre les années dans un site de contrôle. Toutefois, avec seulement un site d'impact et un site de contrôle, il est difficile de départager l'effet de la perturbation de celui pouvant être attribuable à une variable naturelle modifiant un site et pas l'autre, comme des conditions climatiques particulières à un des deux sites. L'approche BACI (Before-After Control-Impact) plus récente décrite par BERNSTEIN et ZALINSKI (1983) et STEWART-OATEN *et al.*, (1986) permet de tenir compte des sources de variation naturelles et de minimiser leur influence. Elle détermine les différences observées dans les variables à l'étude en soustrayant les valeurs mesurées dans plusieurs sites de contrôle de celles mesurées dans des sites d'impact, avant et après une perturbation. L'échantillonnage peut avoir lieu une ou plusieurs fois par année, mais en même temps pour les sites de contrôle et d'impact, avant et après la perturbation. À chaque date d'échantillonnage, on calcule la différence des variables écologiques entre la moyenne de tous les sites de contrôle et chacun des sites d'impact (Δ : delta) (*figure 1*). On teste ensuite s'il y a un changement significatif entre ces différences (Δ) avant et après la perturbation. Pour les variables à l'étude, nous pouvons donc mesurer leur variation avant et après la perturbation dans les sites d'impacts (variation naturelle entre les années et variation due à la perturbation) comparativement aux sites de contrôle (variation naturelle entre les années seulement). Le suivi des mêmes sites d'impact avant et après la perturbation élimine l'effet de la variation naturelle entre les sites. De plus, le suivi de plusieurs sites perturbés réduit l'effet d'une variation naturelle isolée à un site précis tandis que le suivi de plusieurs sites de contrôle permet de minimiser la variabilité naturelle entre les années avant et après la perturbation. Cette approche est donc celle permettant le mieux d'isoler la variation attribuable à la perturbation de la variation naturelle entre les sites d'impact et de contrôle, et de la variation naturelle entre les années au cours du suivi avant et après la perturbation (STEWART-OATEN et BENCE, 2001).

La plupart des récentes études sur l'effet des coupes forestières sur les écosystèmes lacustres ont adopté une approche comparative (CARIGNAN *et al.*, 2000). De telles études ne considèrent pas la variabilité naturelle entre les groupes

de lacs (lacs de coupe vs lacs de référence) et assument que les sites perturbés et les sites de contrôle sont similaires avant la perturbation. Par ailleurs, il a été démontré que la variabilité naturelle entre les lacs de coupe et les lacs de référence peut être importante et qu'il est alors difficile d'isoler l'effet des coupes forestières sur la qualité de l'eau (LEHMANN, 1994) ou sur la biomasse et la structure en taille des communautés de zooplancton (PATOINE *et al.*, 2000, 2002a, 2002b) des sources de variations naturelles.

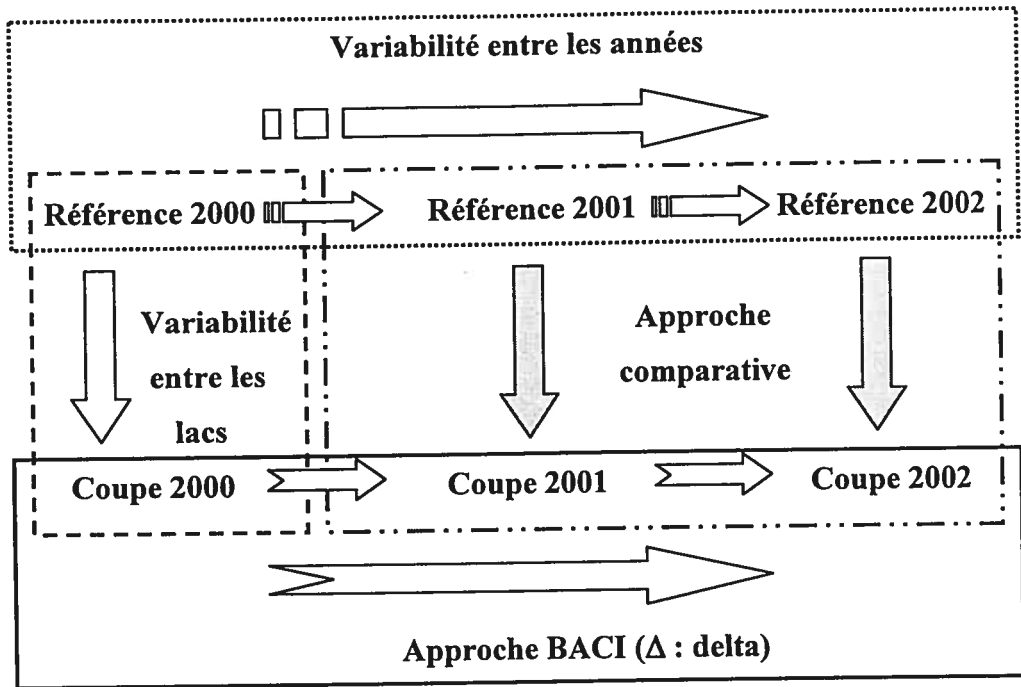
Quelques études ont utilisé le design Before-After Impact (STEEDMAN, 2000; STEEDMAN et KUSHNERIUK, 2000; PREPAS *et al.*, 2001) en suivant plusieurs lacs avant et après des coupes sur leur bassin versant, mais sans estimer la variation naturelle par le suivi de lacs de référence. Avec ce design, il est difficile de séparer la variation causée par les coupes forestières de la variabilité naturelle entre les années causée par les changements du climat d'une année à l'autre. Les variations climatiques entre les années peuvent, entre autre, modifier les apports en nutriments et en carbone organique dissous (COD) dans les lacs, éléments susceptibles d'apporter des changements dans la communauté zooplanctonique. Ainsi, PREPAS *et al.*, (2001) ont noté, dans les lacs de la plaine boréale, de plus grandes concentrations en phosphore total (PT) après des coupes forestières seulement les années de fortes pluies à cause du ruissellement plus important sur le bassin versant. Il est alors difficile de statuer si cette augmentation de PT est due à la perturbation ou à une forte pluviosité. SCHINDLER *et al.*, (1996) rapportent que l'exportation de COD dans les bassins versants, de même que sa concentration dans les lacs du Nord-Ouest de l'Ontario, diminuent lorsque la température et les précipitations sont sous la normale. CARIGNAN *et al.*, (2000) mentionne aussi que les apports en COD dans les lacs de la forêt boréale de l'Est du Canada ayant subi une coupe importante sur leur bassin versant, augmentent lors des années de plus grande pluviosité. En conséquence, si les coupes sont faites lors d'une année de sécheresse, on pourrait observer peu ou pas d'effet sur l'exportation de PT et de COD, tandis que cet effet serait très important si les coupes avaient lieu une année de forte pluviosité.

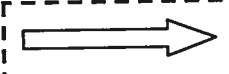

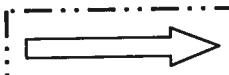

Finalement, l'approche BACI a été appliquée une fois en Finlande par RASK *et al.*, (1998) pour étudier les effets des coupes forestières sur quatre lacs de coupe et un seul lac de référence. Le fait de n'utiliser qu'un seul lac de référence dans cette étude peut s'avérer problématique si ce lac subit, par exemple, une forte précipitation et que les lacs de coupe ne sont pas affectés par cet événement climatique. Pour cette raison, il est préférable d'utiliser l'approche BACI décrite par BERNSTEIN et ZALINSKI (1983) et STEWART-OATEN *et al.*, (1986) qui tient compte de la variation naturelle dans les sites de référence.

L'objectif final de notre recherche est d'évaluer l'effet des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale du Québec, en appliquant pour la première fois l'approche BACI telle que décrite par BERNSTEIN et ZALINSKI (1983) et STEWART-OATEN *et al.*, (1986). Cette étude BACI, d'une grande envergure avec un suivi de six lacs de coupe et six lacs de référence (*figure 1*), permettra également de confronter les résultats de l'approche BACI à ceux obtenus avec une approche comparative. Toutefois, afin de satisfaire à la prémisse que les caractéristiques des lacs de référence sont similaires à celles des lacs perturbés, pour que la variabilité naturelle entre les années des lacs de référence représente bien celle des lacs de coupe, il est essentiel de faire une sélection parmi les lacs naturels. Dans ce but, nous avons développé une méthode de sélection permettant de choisir, dans une population de lacs, les lacs de référence les plus semblables aux lacs perturbés et de valider ce choix. La similarité recherchée concerne à la fois les variables morphométriques, de la qualité de l'eau et du zooplancton. Comme l'approche BACI permet de soustraire la variabilité naturelle moyenne du zooplancton des lacs de référence à la variance totale du zooplancton dans chacun des lacs de coupe, les différences significatives de valeurs deltas (Δ) entre les années avant et après la perturbation, observées dans le zooplancton de chaque lac de coupe, pourront être attribuées essentiellement aux coupes forestières. De plus, la comparaison de deux groupes de lacs semblables avant la perturbation, permettra d'amoinrir la variabilité naturelle entre les sites perturbés et de référence, ce qui donnera plus de validité à l'approche comparative.

Figure 1

**Évaluation des effets des coupes forestières selon l'approche BACI et l'approche comparative et sources de variations naturelles entre les lacs et entre les années.
Modifiée de Bondallaz (2003)**



- Variation entre les lacs : 
- Variation entre les années : 
- Approche comparative : 
- Approche BACI : 

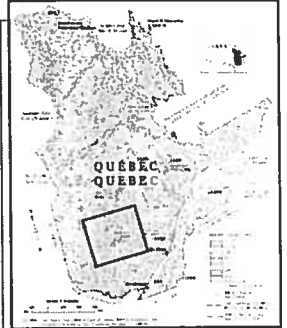
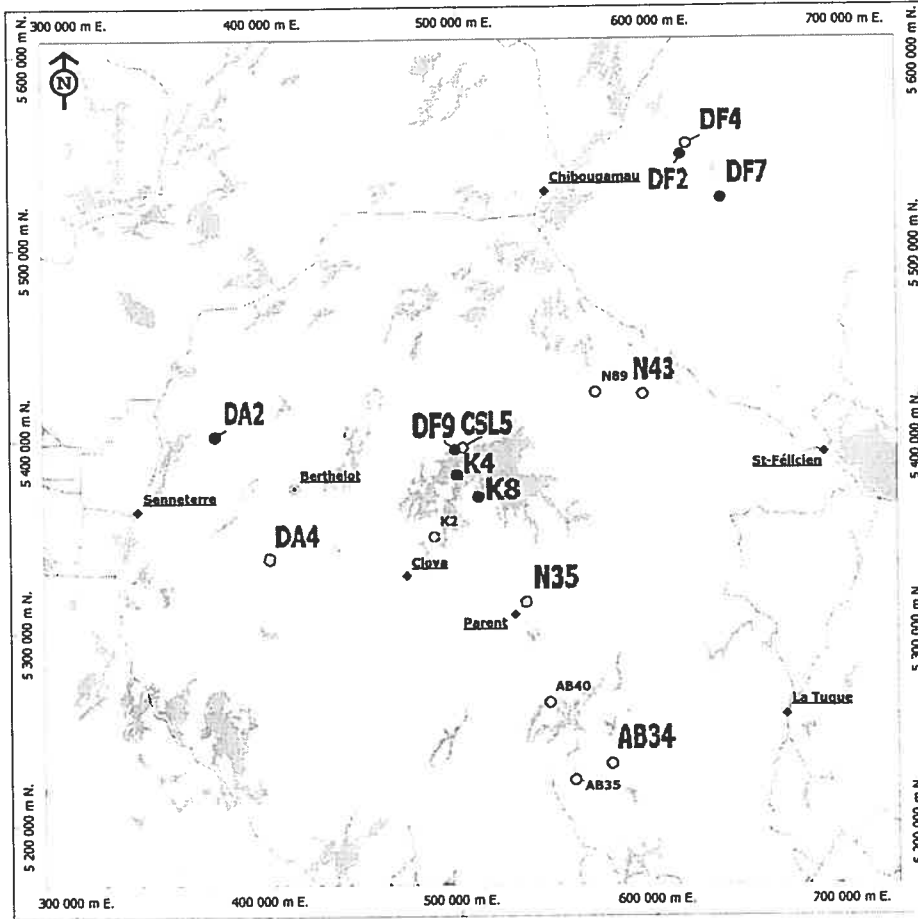
2. Matériel et méthodes

2.1 Sites d'étude

Les 16 lacs à l'étude sont situés dans la forêt boréale du bouclier canadien au Québec ($47^{\circ}52'-48^{\circ}60'N$, $73^{\circ}19'-76^{\circ}43'O$) (*figure 2*). À l'été 2000, les bassins versants de tous les lacs étaient à l'état naturel. Les coupes forestières ont débuté à l'automne 2000 et se sont poursuivies jusqu'au printemps 2002. Un total de 6 lacs ont été perturbés par des coupes sur 44 à 77% de leur bassin versant (DA2, DF2, DF7, DF9, K4, K8 : désignés comme lacs de coupe). Les dix autres lacs (AB34, AB35, AB40, CSL5, DA4, DF4, K2, N35, N89 et N43 : désignés comme lacs de référence) avaient leur bassin versant à l'état naturel ou avec moins de 2% de surface coupée. Parmi ces lacs, nous avons sélectionné les six lacs ayant une morphométrie, une qualité d'eau et une communauté zooplanctonique ressemblant le plus à celles des six lacs de coupe à l'étude. Les méthodes utilisées pour déterminer la morphométrie des lacs et de leur bassin versant et pour analyser la qualité de l'eau ont été décrites par CARIGNAN *et al.*, (2000).

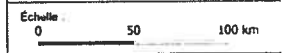
Figure 2

Localisation géographique des 10 lacs de référence (gris) et des six lacs de coupe (noir) échantillonnés en 2000, 2001 et 2002 dans la région du réservoir Gouin. Modification d'une carte de Marc Bélanger, laboratoire de Richard Carignan, Université de Montréal



- Lac de référence
- Lac de coupe

Titre
Gestion durable des forêts
ZONE D'ÉTUDE



Source
 Cartes topographiques du Canada 1:50 000,
 Ressources naturelles Canada
 Projection UTM fuseau 18, NAD83

Révisé par Marc Bélanger, laboratoire de Richard
 Gagnon, Université de Montréal, juin 2002

2.2 Zooplancton

Les lacs ont été visités deux fois par année (juin et août) en 2000, 2001 et 2002. À chaque visite, un échantillon de zooplancton a été récolté au point le plus profond du lac avec un filet à contre-levier de 53 μm d'ouverture de mailles (FILION *et al.*, 1993) dans toute la colonne d'eau (moins d'un mètre au-dessus des sédiments jusqu'à la surface), dans la zone euphotique ($> 1\%$ de lumière transmise) et dans la zone aphotique ($< 1\%$ de lumière transmise). Le zooplancton a été anesthésié avec du club soda puis conservé dans du formol (4 %). Au laboratoire, chaque échantillon de zooplancton a été ramené à un volume standard de 200 ml après avoir enlevé les prédateurs invertébrés tels que *Chaoborus*, *Leptodora* et autres organismes (larves d'insectes) exclus de l'analyse. À l'aide d'un séparateur « Folsom Splitter », les échantillons ont été divisés en trois parties dont une partie (100 ml) a servi à l'analyse de la biomasse du zooplancton. La biomasse du zooplancton a été estimée par le poids organique des particules retenues par filtration séquentielle sur une série de tamis en filet NITEXTM de maille décroissante (500, 200, 100 et 53 μm). Les particules récoltées sur chacun des tamis ont été recueillies sur un filtre Whatmann GF/C (27 mm diamètre et 1,2 μm de porosité moyenne) dans des colonnes à filtration Millipore. Les filtres et leurs résidus ont été séchés à 60°C pendant 18 heures et pesés sur une microbalance Cahn ($\pm 0,1 \mu\text{g}$) afin d'obtenir la masse sèche de matière. Ces mêmes filtres ont ensuite été brûlés à 500°C durant 18 heures et les filtres avec les résidus cendrés ont été pesés pour estimer la masse des résidus minéraux. Finalement, le poids des cendres (résidus minéraux) a été soustrait du poids sec (masse sèche de matière) afin d'obtenir la masse de matière organique, soit le poids en masse sèche sans cendres (Ash-free dry weight, AFDW) par volume d'eau filtré ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) pour chacune des classes de taille (53-100, 100-200, 200-500 et $>500 \mu\text{m}$). Le terme de limnoplankton a été utilisé pour dénommer ces particules comprenant des détritiques et des algues en plus du zooplancton, en particulier dans les deux dernières classes de taille. La biomasse du limnoplankton total correspond à la somme des masses de matière organique dans chaque classe de taille.

2.3 Analyses statistiques

Trois analyses en composantes principales (ACP) ont permis de décrire la variance des 16 lacs à l'étude selon leur morphométrie, la qualité de l'eau, et la biomasse des quatre classes de taille du zooplancton dans la colonne d'eau avant la coupe (juin 2000; voir *figures 3a, 4a et 5a*), d'identifier quelles variables (descripteurs) expliquent la plus grande partie de cette variance et de visualiser quels descripteurs sont corrélés ensemble (voir *figures 3b, 4b et 5b*). Les ordinations ont aussi permis de visualiser la distribution des lacs selon les vecteurs des descripteurs et de sélectionner les six lacs de référence les plus semblables aux six lacs de coupe (ayant des positions rapprochées dans le plan d'ordination).

Pour ces trois ACPs, les vecteurs propres ont été normés à 1 afin de préserver la distance euclidienne entre les objets et de déterminer le cercle de contribution équilibrée. Les descripteurs sortant du cercle de contribution équilibrée sont ceux ayant une grande contribution à la formation des deux premiers axes de l'ordination et à la distribution des lacs dans cet espace (LEGENDRE et LEGENDRE, 1998 p.401) (*figures 3b, 4b, 5b*). Les trois ACPs ont été calculées avec le Progiciel R selon LEGENDRE et LEGENDRE (1998). Les coordonnées des objets et des vecteurs propres ont été exportées vers SigmaPlot 2000 afin de tracer les graphiques d'ordination.

Les analyses de redondance (RDA) ont servi à tester si les deux groupes de lacs (lacs de coupe et lacs de référence sélectionnés) étaient semblables quant à leurs variables morphométriques, de la qualité de l'eau et du zooplancton. Cette méthode multivariée a certains avantages sur les méthodes d'analyses statistiques univariées. Elle permet de vérifier si les deux groupes de lacs sont différents quant à plusieurs variables et non par rapport à une seule variable comme c'est le cas pour les ANOVA ou le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis (LEGENDRE et LEGENDRE, 1998). Pour chacune des analyses de redondance, la matrice X (perturbation) est composée d'une variable binaire permettant de départager les lacs de coupe des lacs de référence. La matrice Y (descripteurs) comprend un des groupes de variables quantitatives : morphométriques, qualité de l'eau ou classes de taille du zooplancton (*tableau 1*).

Les valeurs des trois groupes de variables ont été transformées en leur logarithme à base dix pour avoir des distributions symétriques et des relations linéaires entre les variables (LEGENDRE et LEGENDRE, 1998 p. 580). Les tests statistiques ont été faits par 9999 permutations sans restriction sur la permutation des lignes. Les analyses ont été faites sur la matrice de covariance avec les vecteurs propres normalisés à 1 comme suggéré par LEGENDRE et LEGENDRE (1998 p. 587). Toutes les RDAs ont été faites avec CANOCO 4.0. (TER BRAAK et SMILAUER, 1998). Pour ces analyses, l'hypothèse nulle prévoit l'indépendance des matrices Y et X. Lorsque le test par permutation se révèle significatif pour l'ensemble des axes canoniques ($P < 0.05$), la matrice X explique la matrice Y. Dans un tel cas, les variables de la matrice Y sont séparées en deux groupes distincts comme dans la matrice des variables explicatives binaires (X). Ceci signifie que les descripteurs (morphométrie, qualité de l'eau, zooplancton) sont significativement différents entre les lacs de coupe et les lacs de référence sélectionnés. Si le test par permutation n'est pas significatif ($P > 0.05$), ceci signifie que les lacs de coupe et les lacs de référence sont similaires au niveau de leurs descripteurs et qu'ils peuvent être utilisés dans le cadre d'une étude d'impact basée sur l'approche BACI.

Tableau 1

Analyses de redondance (RDA) avec la matrice X (perturbation : variable binaire) et les matrices Y (descripteurs : morphométrie, qualité de l'eau, zooplancton : variables quantitatives) pour tester si les caractéristiques des lacs de référence sélectionnés sont similaires à celles des lacs de coupe

Matrice de Perturbation		Matrices des descripteurs									
Variable binaire		Variables morphométriques			Variables qualité de l'eau			Variables zooplanctoniques			
Lacs Groupe		Lacs	Pente	AL	Lacs	PT	COD	Lacs	500 µm	200 µm	
				
Référence	AB34	1	AB34			AB34			AB34		
	CSL5	1	CSL5			CSL5			CSL5		
	DA4	1	DA4			DA4			DA4		
	DF4	1	DF4			DF4			DF4		
	N35	1	N35			N35			N35		
	N43	1	N43			N43			N43		
Coupe	DA2	0	DA2			DA2			DA2		
	DF2	0	DF2			DF2			DF2		
	DF7	0	DF7			DF7			DF7		
	DF9	0	DF9			DF9			DF9		
	K4	0	K4			K4			K4		
	K8	0	K8			K8			K8		

3. Résultats et discussion

3.1 Comparaison et sélection des lacs selon leur morphométrie

Les 16 lacs à l'étude présentent une variabilité naturelle entre les groupes de lacs au niveau de leur morphométrie (*tableau 2*). En moyenne, les lacs de référence ont une surface de $0,46 \text{ km}^2$ pour une aire de drainage de $2,9 \text{ km}^2$, ce qui correspond à un ratio de drainage de 7,9. Leur volume est de $2 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ et leur profondeur maximale de 11,6 m. La pente moyenne du bassin versant des lacs de référence est de 10% et le pourcentage de milieux humides est faible (0,03 %). En moyenne, la surface des lacs de coupe ($0,41 \text{ km}^2$) et de leur bassin versant ($2,2 \text{ km}^2$) est similaire à celles des lacs de référence mais le ratio de drainage est plus faible (5,2). La pente du bassin versant (6,9 %), le volume ($1 \cdot 10^6 \text{ m}^3$) et la profondeur maximale (9,2 m) des lacs de coupe sont aussi en moyenne plus faibles que pour les lacs de référence pour lesquels les maximums sont plus élevés.

Les variables ayant une forte contribution à la variance totale dans la morphométrie des lacs et de leurs bassins versants (celles sortant du cercle de contribution équilibrée de rayon = 0,5345) sont le volume, la profondeur maximale et l'aire du lac, ainsi que la pente du bassin versant (*figure 3b*). Le premier axe de l'ordination explique 38,36 % de la variance totale alors que le deuxième axe en explique 25,62 % et les deux axes peuvent être interprétés (méthode du bâton brisé : 1^{er} axe = 37,04 % ; 2^e axe = 22,76 %). Le premier axe semble expliqué davantage par l'aire et le volume du lac alors que le deuxième axe l'est plutôt par la pente du bassin versant et la profondeur maximale du lac (*figure 3b*). Le diagramme des vecteurs propres (descripteurs) montre qu'il y a une corrélation positive (angle faible entre les descripteurs) entre la pente du bassin versant et la profondeur maximale du lac d'une part, et entre l'aire et le volume du lac, d'autre part.

Les six lacs de coupe (DA2, DF2, DF7, DF9, K4, K8) se trouvent au centre de la distribution des lacs dans le graphique d'ordination. Seul le lac de coupe K8 est un peu excentrique avec une pente du bassin versant plus faible et une aire et un volume plus grands comparés aux autres lacs de coupe (*figure 3a*). Parmi les lacs

de référence, ceux qui diffèrent le plus des lacs de coupe au niveau de leur morphométrie sont les lacs K2 et AB35. Le lac K2 est extrême avec des valeurs très élevées quant à l'aire et au volume du lac alors que le lac AB35 a un volume et une profondeur maximale plus élevés comparativement aux lacs de coupe et aux autres lacs de référence (AB34, AB40, CSL5, DA4, DF4, N35, N89 et N43). Il serait alors préférable de ne pas les sélectionner comme lacs de référence. Les autres lacs de référence semblent distribués de façon similaire sur le premier axe. Pour le deuxième axe, certains lacs de référence semblent avoir des valeurs un peu plus élevées pour la pente du bassin versant (AB34, AB40, N35) ou la profondeur maximale du lac (N89) comparativement aux lacs de coupe. Si la distribution de ces lacs est également différente de celle des lacs de coupe pour les autres descripteurs (qualité de l'eau et zooplancton), il serait justifié de ne pas les sélectionner comme lacs de référence.

Il est crucial de tenir compte de la variation des variables morphométriques car des différences importantes de morphométrie entre les lacs de coupe et les lacs de référence pourraient confondre les résultats de l'analyse BACI. En effet, l'effet des coupes forestières pourrait être amplifié ou amoindri selon le type de morphométrie des lacs et des bassins versants. Ainsi, les lacs de la forêt boréale ayant un grand ratio de drainage (AD/AL ou AD/Vol), c'est à dire un grand bassin de drainage relativement à la surface ou au volume du lac, ont un taux d'exportation en nutriments et en carbone organique plus élevé (LAMONTAGNE *et al.*, 2000) et présentent des concentrations plus fortes en PT et en COD (variables susceptibles de modifier la communauté zooplanctonique) après des coupes à blanc sur leur bassin versant (GARCIA et CARIGNAN, 1999; CARIGNAN *et al.*, 2000; PREPAS *et al.*, 2001) que les lacs ayant un faible ratio de drainage (<4). De plus, D'ARCY et CARIGNAN (1997) ont montré que, même dans les lacs naturels du bouclier canadien, la pente du bassin versant et la morphométrie du lac expliquent de 50 à 70 % de la variabilité en PT, COD et Chl *a*, variables qui ont toutes une relation négative avec la pente. En fait, la pente, la superficie drainée et le pourcentage de milieu humide dans le bassin versant prédisent aussi bien la Chl *a* que le PT. De plus, les concentrations en COD et en PT diminuent dans les lacs dont le bassin versant a une forte pente alors qu'un

bassin versant de faible topographie et riche en milieux humides favorise un écoulement des eaux en surface et le transport direct du COD et du PT dans les eaux du lac (HOULE *et al.*, 1995).

Tableau 2

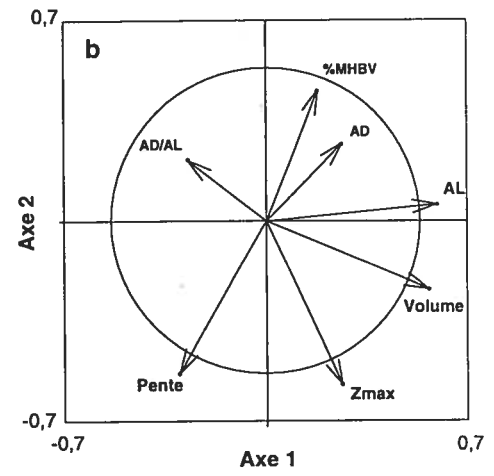
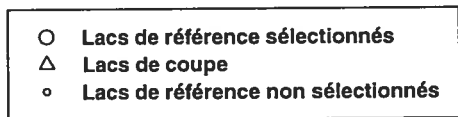
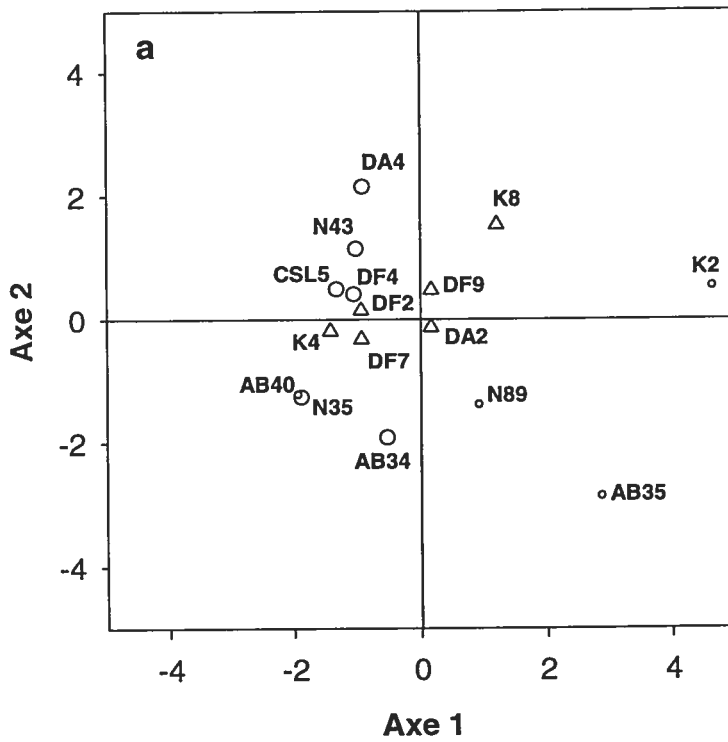
Valeurs des variables morphométriques dans chacun des lacs et moyenne, écart-type, minimum et maximum pour les dix lacs de référence et les six lacs de coupe. Pente : pente du bassin versant, AL : aire du lac, AD : aire de drainage, AD/AL : ratio de drainage, Volume : volume du lac, Zmax : profondeur maximale, %MHBV : % de milieux humides sur le bassin versant. Les données de morphométrie proviennent du laboratoire de M. Carignan de l'université de Montréal

Lacs de Référence	Pente (%)	AL (km ²)	AD (km ²)	AD/AL	Volume (m ³)	Zmax (m)	%MHBV (%)
AB34	14,5	0,27	3,2	11,0	2178386	17,8	0,004
AB35	9,5	0,87	1,8	2,0	5585714	21,7	0,007
AB40	15,5	0,18	1,0	5,6	566382	9,1	0,000
CSL5	8,7	0,15	2,2	10,4	813748	9,2	0,055
DA4	6,3	0,26	3,6	13,8	773820	6,7	0,129
DF4	7,8	0,30	1,7	5,5	778091	6,4	0,013
K2	4,6	1,42	7,7	5,3	6144649	12,2	0,044
N35	18,1	0,21	1,1	5,4	648179	9,1	0,043
N43	7,6	0,30	5,1	17,2	921314	9,5	0,019
N89	10,7	0,67	2,0	3,0	2910787	14,0	0,017
Moyenne	10,3	0,46	2,9	7,9	2132107	11,6	0,033
Écart-type	4,4	0,41	2,1	4,9	2112721	5,0	0,039
Minimum	4,6	0,15	1,0	2,0	566382	6,4	0,000
Maximum	18,1	1,42	7,7	17,2	6144649	21,7	0,129

Lacs de Coupe	Pente (%)	AL (km ²)	AD (km ²)	AD/AL	Volume (m ³)	Zmax (m)	%MHBV (%)
DA2	8,4	0,51	2,2	4,4	1754202	10,7	0,045
DF2	6,8	0,29	0,9	2,9	844038	6,7	0,000
DF7	10,5	0,32	2,7	8,6	966594	10,8	0,008
DF9	3,3	0,42	1,8	4,3	1398745	10,5	0,032
K4	9,6	0,19	0,9	4,5	558582	8,0	0,017
K8	3,0	0,76	4,9	6,4	1749715	8,6	0,052
Moyenne	6,9	0,41	2,2	5,2	1211979	9,2	0,026
Écart-type	3,2	0,12	1,5	2,0	498110	1,7	0,021
Minimum	3,0	0,19	0,9	2,9	558582	6,7	0,000
Maximum	10,5	0,76	4,9	8,6	1754202	10,8	0,052

Figure 3

a : Diagramme d'ordination des dix lacs de référence et des six lacs de coupe d'après une analyse en composantes principales basée sur les descripteurs de la morphométrie; b : projection des vecteurs propres des descripteurs et du cercle de contribution équilibrée (rayon = 0.5345)



3.2 Comparaison et sélection des lacs selon la qualité de l'eau

Le *tableau 3* présente les valeurs des variables de la qualité de l'eau dans chaque lac et en moyenne pour les lacs de coupe et les lacs de référence. Dans l'ensemble, les lacs à l'étude sont des lacs mésotrophes avec des concentrations respectives en phosphore total et en chlorophylle *a* d'environ 10 et 2 $\mu\text{g.L}^{-1}$. Les eaux sont légèrement acides avec un pH moyen de 6,4 et assez colorées avec une transparence au Secchi de 2 à 3 m et des concentrations de COD de 6 à 9 mg.L^{-1} . Il existe une assez forte variation spatiale de la qualité de l'eau entre les lacs, avec un écart entre les valeurs minimum et maximum d'un facteur 2 à 10.

Les variables ayant une forte contribution à la variance totale dans la physico-chimie et la biologie de l'eau sont celles qui sortent du cercle de contribution équilibrée (rayon = 0,3780), soit PT, NT, COD, Secchi, Ca^{++} , Mg^{++} , ALK et le pH. (*figure 4b*). Le premier axe, associé à ALK, Ca^{++} , Mg^{++} et au pH, explique 36,41 % de la variance totale et le deuxième axe, associé au COD, PT et à NT en explique 22,43 %. Ces deux axes sont interprétables (méthode du bâton brisé : 23,23 % et 16,08 %) (*figure 4b*).

Dans le diagramme des vecteurs propres des descripteurs de la qualité de l'eau (*figure 4b*), on remarque que le COD est positivement corrélé avec NT et PT, tel que démontré dans plusieurs autres études (BAYLEY *et al.*, 1992; SCHINDLER *et al.*, 1992). Tel qu'attendu, la transparence au Secchi est négativement corrélée au COD (JONES, 1992) et aux nutriments (PT, NT; angle près de 180°), qui diminuent tous les deux la pénétration de la lumière. Finalement, la Chl *a* ne semble pas avoir de corrélation avec les nutriments (PT, NT et COD) dans les deux premiers axes de l'ordination, bien que ces variables soient reconnues comme étant corrélées dans de nombreuses autres études (SAKAMOTO, 1966; DILLON et RIGLER, 1974; SCHINDLER, 1978; PACE, 1984; McQUEEN *et al.*, 1986; CURRIE *et al.*, 1999; DEL GIORGIO *et al.*, 1994; 1997). Les projections des troisième et quatrième axes avec les deux premiers ne démontrent pas davantage de corrélation entre ces variables (Chl *a* vs PT, NT et COD.)

Parmi les lacs de coupe, les lacs DF2 et DF7 sont caractérisés par des valeurs de pH, ALK, Ca^{++} et Mg^{++} plus élevées comparées à celles des autres lacs (*figure 4a*) alors que les lacs DA2 et K4 ont des valeurs plus faibles pour ces quatre variables. Deux autres lacs de coupe, les lacs K8 et DF9, semblent également en marge de la distribution avec de grandes concentrations en COD, PT et NT et une faible transparence au Secchi. Les lacs de référence qui se distinguent le plus des lacs de coupe et des autres lacs de référence au niveau de la qualité des eaux sont les lacs AB35, N89 et AB40 (*figure 4a*). Les lacs de référence AB35 et N89 ont une position contraire aux lacs de coupe K8 et DF9, avec une grande transparence au Secchi et de faibles concentrations de COD, PT et NT. Le lac de référence AB40 diffère des lacs de coupe par des valeurs plus faibles de pH, d'ALK, de Ca^{++} et de Mg^{++} . En définitive, il ressort du diagramme d'ordination que les lacs AB35, N89 et AB40 ne devraient pas être sélectionnés comme lacs de référence car trop différents des lacs de coupe au niveau de la qualité physico-chimique et biologique des eaux. Parmi ces trois lacs, le lac AB35 avait déjà été éliminé sur la base des différences dans la morphométrie.

Tableau 3

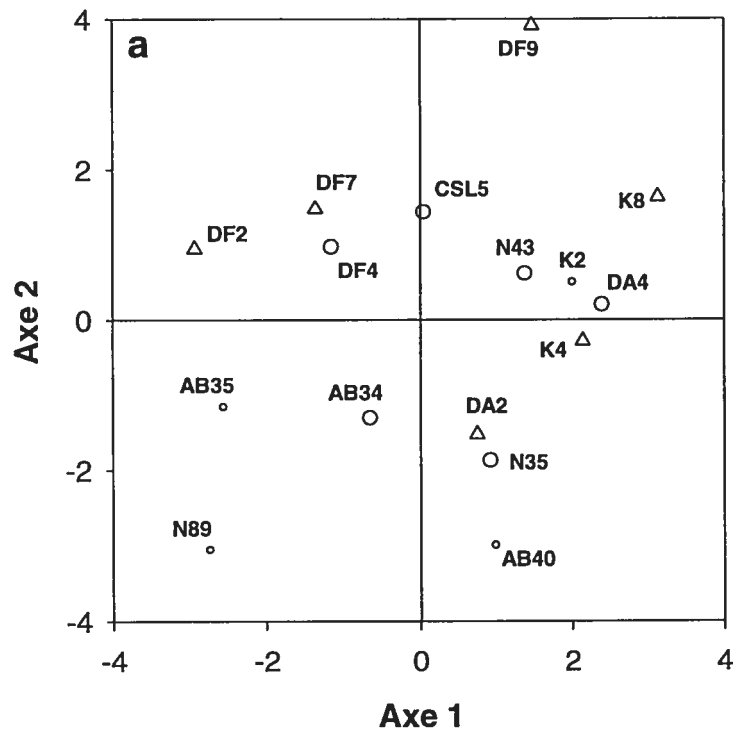
Valeurs des variables de la qualité de l'eau dans chacun des lacs et moyenne, écart-type, minimum et maximum pour les dix lacs de référence et les six lacs de coupe : Secchi : transparence de l'eau, Ext : coefficient d'extinction de la lumière, COD : carbone organique dissous, PT : phosphore total, NT : azote total, pH : pH, ALK : alcalinité, SO₄⁻ : sulfates, Cl⁻ : chlorures, Na⁺ : sodium, Mg⁺⁺ : magnésium, Ca⁺⁺ : calcium, K⁺ : potassium, Chl-*a* : chlorophylle-*a*. Les données de la qualité de l'eau proviennent du laboratoire de M. Carignan de l'université de Montréal

Lacs de référence	Secchi (m)	Ext (m ⁻¹)	COD (mg/L)	PT (µg/L)	NT (µg/L)	pH	ALK (µeq/L)	SO ₄ ⁻ (mg/L)	Cl ⁻ (mg/L)	Na ⁺ (mg/L)	Mg ⁺⁺ (mg/L)	Ca ⁺⁺ (mg/L)	K ⁺ (mg/L)	Chl <i>a</i> (µg/L)
AB34	3,20	1,08	5,31	8,17	262,0	6,49	83,13	1,57	0,18	0,64	0,57	2,96	0,34	3,73
AB35	4,80	0,88	5,39	7,85	245,0	6,55	85,84	1,30	0,20	0,46	0,56	2,73	0,50	1,46
AB40	4,00	0,75	3,09	9,40	206,0	6,15	29,51	0,94	0,14	0,46	0,30	1,22	0,11	2,67
CSL5	1,95	2,01	9,71	9,40	291,7	6,63	93,44	0,85	0,14	0,79	0,63	2,36	0,40	2,37
DA4	1,00	2,75	8,86	11,23	256,5	5,81	15,21	0,86	0,12	0,54	0,36	1,16	0,22	1,59
DF4	2,20	1,57	9,26	9,40	250,0	6,74	92,54	0,47	0,18	0,36	0,65	2,06	0,30	1,76
K2	1,80	2,05	8,65	11,10	332,0	5,98	17,24	0,77	0,14	0,49	0,42	1,29	0,22	1,70
N35	3,90	0,92	4,29	10,80	219,3	6,27	41,23	0,73	0,12	0,55	0,41	1,16	0,11	1,78
N43	2,00	1,88	8,02	10,55	301,0	6,43	54,33	0,53	0,12	0,68	0,46	1,38	0,21	1,59
N89	4,70	0,79	3,39	5,10	155,0	6,91	86,64	0,62	0,27	0,61	0,47	1,66	0,23	1,49
Moyenne	2,96	1,47	6,60	9,30	251,8	6,39	59,91	0,86	0,16	0,56	0,48	1,80	0,26	2,01
Écart-type	1,34	0,69	2,56	1,88	50,71	0,34	32,04	0,34	0,05	0,13	0,12	0,68	0,12	0,72
Minimum	1,00	0,75	3,09	5,10	155,0	5,81	15,21	0,48	0,12	0,36	0,30	1,16	0,11	1,46
Maximum	4,80	2,75	9,71	11,23	332,0	6,91	93,44	1,57	0,27	0,79	0,65	2,96	0,50	3,73

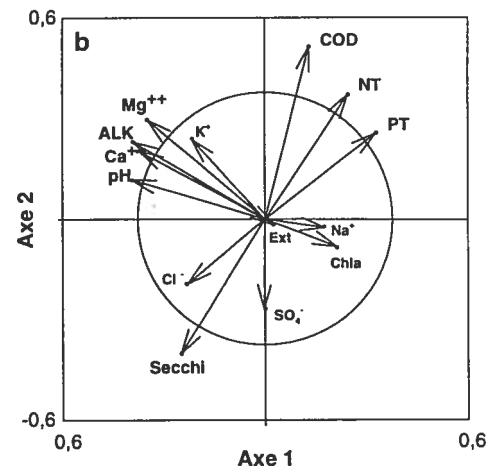
Lacs de coupe	Secchi (m)	Ext (m ⁻¹)	COD (mg/L)	PT (µg/L)	NT (µg/L)	pH	ALK (µeq/L)	SO ₄ ⁻ (mg/L)	Cl ⁻ (mg/L)	Na ⁺ (mg/L)	Mg ⁺⁺ (mg/L)	Ca ⁺⁺ (mg/L)	K ⁺ (mg/L)	Chl <i>a</i> (µg/L)
DA2	2,90	1,20	6,56	7,33	233,7	6,38	18,26	0,96	0,12	0,52	0,30	1,22	0,14	1,39
DF2	2,90	1,25	6,76	6,80	224,5	7,00	170,94	0,44	0,14	0,39	0,39	2,66	0,29	1,92
DF7	2,30	1,72	9,95	8,10	221,0	6,77	127,54	0,61	0,11	0,49	0,96	2,40	0,28	1,89
DF9	1,50	2,40	13,03	17,63	414,3	6,56	82,91	0,56	0,15	0,53	0,73	2,12	0,33	1,92
K4	2,00	1,96	7,69	11,30	271,7	6,05	32,69	0,74	0,14	0,56	0,33	1,30	0,23	3,03
K8	1,10	2,73	10,72	14,25	318,0	6,07	32,26	0,50	0,12	0,68	0,34	1,14	0,24	2,33
Moyenne	2,12	1,88	9,12	10,90	280,5	6,47	77,43	0,63	0,13	0,53	0,51	1,81	0,25	2,08
Écart-type	0,73	0,61	2,56	4,34	75,19	0,38	61,36	0,19	0,02	0,10	0,27	0,67	0,07	0,55
Minimum	1,10	1,20	6,56	6,80	221,0	6,05	18,26	0,44	0,11	0,39	0,30	1,14	0,14	1,39
Maximum	2,90	2,73	13,03	17,63	414,3	7,00	170,94	0,96	0,15	0,68	0,96	2,66	0,33	3,03

Figure 4

a : Diagramme d'ordination des dix lacs de référence et des six lacs de coupe d'après une analyse en composantes principales basée sur les descripteurs de la qualité des eaux; b : projection des vecteurs propres des descripteurs et du cercle de contribution équilibrée (rayon = 0.3780)



- | | |
|---|------------------------------------|
| ○ | Lacs de référence sélectionnés |
| △ | Lacs de coupes |
| • | Lacs de référence non sélectionnés |



3.3 Comparaison et sélection des lacs selon le zooplancton

Le *tableau 4* présente les valeurs des biomasses de chacune des classes de taille et du zooplancton total dans chaque lac et en moyenne pour les lacs de coupe et les lacs de référence. Dans l'ensemble, les lacs à l'étude supportent des biomasses de zooplancton variant de 9,63 à 66,29 mg.m^{-3} . La biomasse totale de zooplancton et des classes de taille (53-100, 100-200, 200-500 et $>500 \mu\text{m}$) est en moyenne plus importante pour les lacs de coupe (respectivement 43,51; 6,63; 10,24; 9,58 et 17,06 mg.m^{-3}) que pour les lacs de référence (33,53; 5,52; 7,49; 6,72 et 13,80 mg.m^{-3}). Par contre, les classes de taille ont des importances relatives semblables pour les deux groupes de lacs. En moyenne, la fraction $>500 \mu\text{m}$ représente environ 40 % de la biomasse totale comparé à 16 % pour la fraction 53-100 μm . Les deux fractions médianes, quant à elles, représentent 21 % (200-500 μm) et 23 % (100-200 μm) de la biomasse du zooplancton total. Dans les lacs de référence, les valeurs de zooplancton ont une plus grande étendue pour les fractions $>500 \mu\text{m}$ (1,35 à 27,10 mg.m^{-3}) et pour la biomasse totale (9,63 à 56,32 mg.m^{-3}). Pour les lacs de coupe, les fractions $>500 \mu\text{m}$ (7,25 à 25,26 mg.m^{-3}) et 200-500 μm (4,11 à 25,41 mg.m^{-3}) de zooplancton ont une importante variation, mais c'est la biomasse totale qui a, encore une fois, la plus grande variation (17,97 à 66,29 mg.m^{-3}). PATOINE *et al.* (2000) ont trouvé une moyenne de biomasse de zooplancton total un peu plus élevée (52,8 mg.m^{-3}) pour 20 lacs de référence de la région du réservoir Gouin comparativement à nos lacs. Les deux plus petites fractions (53-100 μm : 9,6 mg.m^{-3} ; 100-200 μm : 10,5 mg.m^{-3}) ont des valeurs moyennes semblables à celles décrites dans ce présent article, alors que la fraction 200-500 μm montre des valeurs plus élevées en zooplancton (18,1 mg.m^{-3}) et la fraction $>500 \mu\text{m}$ des valeurs un peu plus faibles (12,7 mg.m^{-3}) que pour les lacs de notre étude.

La classe de taille de zooplancton $>500 \mu\text{m}$ est la seule à sortir du cercle de contribution équilibrée ($r = 0,7071$) (*figure 5b*). Le premier axe explique 72,61 % de la variation totale de la biomasse du zooplancton alors que le deuxième en explique 15,02 %. Selon la méthode du bâton brisé, le deuxième axe n'est pas interprétable (valeur significative de 52,08% pour le premier axe et 27,08 % (plus

grand que 15,02 %) pour le deuxième axe). On remarque en effet que la distribution des lacs n'est pas très étendue sur le deuxième axe.

Le lac de référence AB34 a la plus petite valeur de biomasse pour la classe de taille $>500 \mu\text{m}$, comparativement aux lacs de coupe distribués vers la gauche du graphique (*figure 5a*). En général, les lacs de référence et de coupe ont des distributions réparties sur le premier axe, et aucun autre lac de référence n'a une distribution excentrique. Même si la position du lac AB34 diffère de celle des lacs de coupe pour la biomasse de zooplancton $>500\mu\text{m}$, ce lac sera retenu dans le groupe des lacs de référence car sa position se rapproche de celle du lac de coupe DF7 qui a aussi une petite valeur pour la classe de taille $>500 \mu\text{m}$. De plus, les deux autres ACPs sur la morphométrie et la qualité de l'eau montrent que le lac AB34 ressemble beaucoup plus aux lacs de coupe que les lacs AB35, AB40, K2 et N89.

Tableau 4

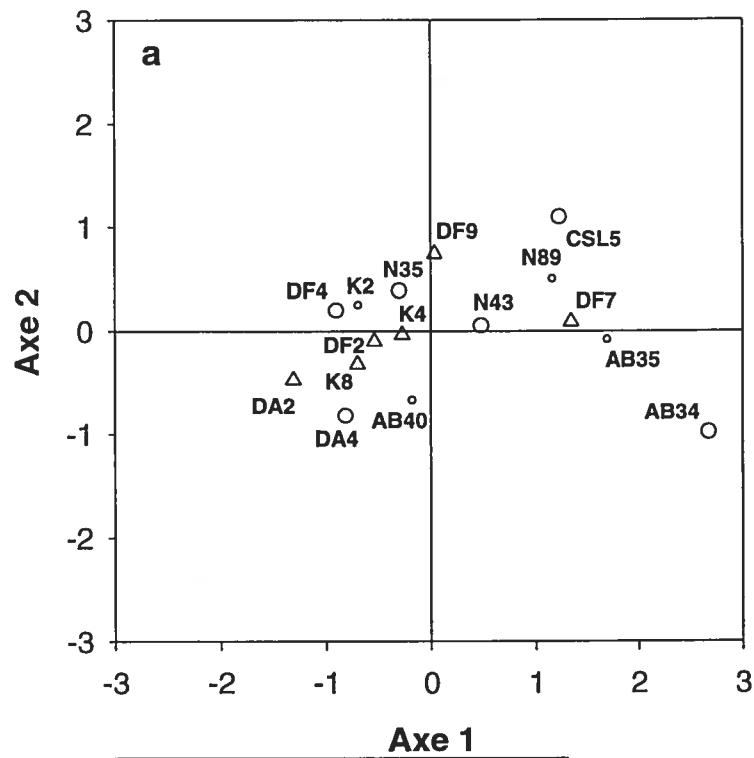
Valeurs des biomasses du zooplancton ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$), estimées par la biomasse de limnoplankton, dans chacun des lacs et moyenne, écart-type, minimum et maximum pour les dix lacs de référence et les six lacs de coupe. Classes de taille du zooplancton : 53-100 μm , 100-200 μm ; 200-500 μm , >500 μm . La biomasse du zooplancton total est la somme des biomasses de chacune des classes de taille

Lacs de Référence	53-100 (µm)	100-200 (µm)	200-500 (µm)	>500 (µm)	Zooplancton total
AB34	1,76	3,91	2,61	1,35	9,63
AB35	2,58	3,96	2,97	4,84	14,34
AB40	8,24	11,60	8,50	8,85	37,18
CSL5	4,16	2,86	1,82	15,49	24,33
DA4	8,80	14,49	16,37	11,31	50,97
DF4	8,80	10,61	9,82	27,10	56,32
K2	8,44	11,15	7,15	25,75	52,49
N35	6,98	6,30	7,47	21,23	41,99
N43	3,38	5,74	6,83	10,94	26,90
N89	2,04	4,29	3,66	11,15	21,15
Moyenne	5,52	7,49	6,72	13,80	33,53
Écart-type	3,00	4,09	4,36	8,56	16,63
Minimum	1,76	2,86	1,82	1,35	9,63
Maximum	8,80	14,49	16,37	27,10	56,32

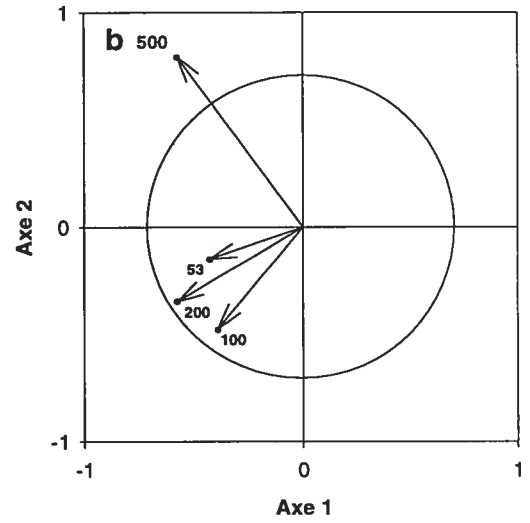
Lacs de Coupe	53-100 (µm)	100-200 (µm)	200-500 (µm)	>500 (µm)	Zooplancton Total
DA2	7,94	13,18	25,41	19,76	66,29
DF2	6,51	11,06	9,64	17,81	45,02
DF7	1,85	4,75	4,11	7,25	17,97
DF9	4,79	6,52	4,52	25,26	41,09
K4	8,66	11,15	5,47	15,96	41,23
K8	10,02	14,77	8,30	16,34	49,43
Moyenne	6,63	10,24	9,58	17,06	43,51
Écart-type	2,95	3,86	8,06	5,88	15,62
Minimum	1,85	4,75	4,11	7,25	17,97
Maximum	10,02	14,77	25,41	25,26	66,29

Figure 5

a : Diagramme d'ordination des dix lacs de référence et des six lacs de coupe d'après une analyse en composantes principales basée sur les descripteurs du zooplancton; b : projection des vecteurs propres des descripteurs et du cercle de contribution équilibrée (rayon = 0.7071)



- Lacs de référence sélectionnés
- △ Lacs de coupes
- Lacs de référence non sélectionnés



3.4 Sélection finale des lacs de référence

D'après les trois ordinations des 10 lacs de référence et des 6 lacs de coupe basées sur la morphométrie, la qualité de l'eau et la biomasse de zooplancton, 4 lacs (AB35, N89, AB40, K2) ont été éliminés pour la sélection du groupe de lacs de référence le plus similaire possible aux lacs de coupe. Le lac K2 a été éliminé sur la base de valeurs extrêmes pour l'aire et le volume du lac (*figure 3*), le lac N89 pour une transparence au Secchi plus élevée et des concentrations en COD, NT et PT moins élevées que celles des lacs de coupe (*figure 4*), le lac AB40 parce qu'il a de faibles valeurs de pH, d'alcalinité, de Mg^{++} et de Ca^{++} (*figure 4*) et le lac AB35 pour ses valeurs plus élevées pour la profondeur maximale et le volume du lac d'une part (*figure 3*), et pour la plus forte transparence au Secchi et des concentration plus faibles en COD, NT et PT d'autre part (*figure 4*).

En définitive, les six lacs sélectionnés pour le groupe de référence sont les lacs AB34, CSL5, DA4, DF4, N35 et N43. Nous avons donné la priorité aux variables morphométriques pour la sélection des lacs de référence car ces variables ont le plus d'effet sur le niveau de ruissellement et d'apports en éléments nutritifs lors de fortes précipitations et peuvent donc amplifier l'impact des coupes forestières. Ainsi, si les lacs de référence ont en moyenne une aire de drainage plus élevée que les lacs de coupe, une forte précipitation après la perturbation favorisera un apport accru en nutriments dans les lacs de référence pouvant avoir une incidence sur la communauté de zooplancton. Par contre, dans les lacs de coupe dont l'aire de drainage serait plus faible, cette forte précipitation aura un effet moindre. Ces différences au niveau de la morphométrie pourraient sous-estimer la valeur du delta (différence entre les lacs de référence et les lacs de coupe) après la perturbation (2001-2002) et diminuer les chances de détecter des effets significatifs de la perturbation.

3.5 Validation de la sélection des lacs de référence

L'hypothèse nulle selon laquelle les lacs de référence sélectionnés ont des caractéristiques semblables au lacs de coupe n'est pas rejetée pour les trois analyses de redondance (RDA) sur les variables morphométriques ($P = 0,1023$), de la qualité de l'eau ($P = 0,9409$) et zooplanctoniques ($P = 0,4803$). Nos deux groupes de lacs ne diffèrent donc pas quant à ces trois types de descripteurs et devraient avoir des réponses similaires vis-à-vis des variations naturelles dans leur environnement. Ces résultats soutiennent la sélection des lacs de référence faite à partir de la lecture des graphiques d'ordination des analyses en composantes principales sur les trois types de descripteurs.

L'approche BACI sera donc appliquée aux deux groupes de lacs suivants :

Lacs de coupe : DA2, DF2, DF7, DF9, K4, K8

Lacs de référence : AB34, CSL5, DA4, DF4, N35 et N43

4. Conclusion générale

La méthode de sélection développée ici pour l'application d'une approche BACI visant à évaluer l'impact d'une coupe forestière sur la biomasse de zooplancton dans les lacs de la forêt boréale, peut être généralisée pour toute étude d'impact d'une perturbation sur une ou plusieurs composantes d'un écosystème. Dans le cadre de notre étude, cette méthode permet d'éliminer les lacs ayant une valeur extrême, pour un ou plusieurs descripteurs de la morphométrie, la qualité physico-chimique et biologique des eaux, et de la structure en taille et la biomasse du zooplancton, grâce à des ordinations produites par des analyses en composantes principales (ACP) basées sur chaque type de descripteurs. Seuls les lacs présentant les plus fortes similarités vis-à-vis des lacs de coupe pour chacun de ces descripteurs ont été retenus dans le groupe de référence.

Bien que ce choix fasse appel à un certain jugement et à des compromis afin de maintenir deux ensembles de lacs équilibrés (six lacs de référence, six lacs de

coupe), les analyses de redondance (RDA) ont montré que la sélection effectuée permettait de comparer, dans le cadre d'une approche BACI, deux groupes de lacs ayant les mêmes caractéristiques limnologiques avant la perturbation du bassin versant par les coupes forestières.

Puisque les lacs de référence sélectionnés et les lacs de coupe ne sont pas différents avant la perturbation, l'approche BACI nous permettra de tester si les coupes forestières ont un impact sur la biomasse du zooplancton dans les lacs de la forêt boréale, en mesurant si les différences observées avant et après les coupes forestières dans la biomasse de zooplancton de chacun des lacs de coupe, telle que déterminée à partir de la mesure des biomasses de quatre classes de taille du zooplancton, sont significatives comparativement à la variation naturelle moyenne dans les lacs de référence.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un projet du Réseau de centre d'excellence sur la gestion durable des forêts (RCE-GDF) par une équipe de chercheurs du GRIL (Groupe de recherche inter-universitaire en limnologie et en environnement aquatique) de l'Université de Montréal. La recherche a été financée par le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG) en partenariat avec l'industrie forestière du Canada (Abitibi-Consolidated, Cartons Saint-Laurent, Donohue, Kruger) et le fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec (FCAR). Nous remercions Mathieu Bondallaz, M.Sc. pour sa participation à l'échantillonnage et à l'analyse du zooplancton en 2000 et 2001, de même que pour ses précieux conseils sur la logistique des campagnes d'échantillonnage et les techniques en laboratoire, Pierre Legendre et Ginette Méthot pour l'aide lors des analyses statistiques, Richard Carignan et Dolors Planas pour les données de morphométrie et de qualité d'eau. Nous voulons également souligner la collaboration de Pierre D'Arcy, Marc Bélanger, responsables de la logistique de terrain, des autres étudiants gradués et des techniciens et pilotes de terrain. Cet article fait suite à une communication par affiche présentée par Lyne Duhaime et Bernadette Pinel-Alloul au congrès CILEF-2003 tenu du 27 juillet au 1^{er} août à Montréal (Québec, Canada).

Références bibliographiques

- BAYLEY S. E., SCHINDLER D. W., BEATY K. G., PARKER B. R., STANTON M. P., 1992. Effects of multiple fires on nutrients yields from streams draining boreal forest and fen watersheds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 577-583.
- BERNSTEIN B. B., ZALINSKI J., 1983. An optimum sampling design and power tests for environmental biologists. *J. Environ. Manage.*, 16, 35-43.
- BOX G. E. P., TIAO G. C., 1975. Intervention analysis with application to economic and environmental problems. *J. Amer. Statist. Ass.*, 70, 70-79.
- CARIGNAN R., D'ARCY P., LAMONTAGNE S., 2000. Comparative impacts of fire and forest harvesting on water quality in Boreal Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 (suppl. 2), 105-117.
- CURRIE D. J., DILWORTH-CHRISTIE P., CHAPLEAU F., 1999. Assessing the strength of top-down influences on plankton abundance in unmanipulated lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56, 427-436.
- D'ARCY P., CARIGNAN R., 1997. Influence of watersheds topography on waters quality in southeastern Québec Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54, 2215-2227.
- DEL GIORGIO P. A., COLE J. J., CIMBLERIS A., 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature.*, 385, 148-151.
- DEL GIORGIO P. A., PETERS R. H., 1994. Patterns in the planktonic P:R ratios in lakes : influence of lake trophy and dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.*, 39 : 772-787.

- DILLON P. J., RIGLER F. H., 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 767-773.
- FILION J.-M., CHAIN P., FUTTER M., 1993. Cantilevering vertical tow nets to reduce tow-line-induced zooplankton avoidance. *J. Plankton Res.*, 15, 581-587.
- GARCIA E., CARIGNAN R., 1999. Impact of wildfire and clear-cutting in the boreal forest on methyl mercury in zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56, 339-345.
- GREEN R. H., 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologist. WILEY INTERSCIENCE, New York.
- HOULE D., CARIGNAN R., LACHANCE M., DUPONT J., 1995. Dissolved organic carbon and sulfur in southwestern Québec lakes: Relationships with catchment and lake properties. *Limnol. Oceanogr.*, 40 (4), 710-717.
- JONES R. I., 1992. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia.*, 229, 73-91.
- LAMONTAGNE S., CARIGNAN R., D'ARCY P., PRAIRIE Y., PARE D., 2000. Element export in runoff from eastern Canadian Borela Shield drainage basins following forest harvesting and wildfires. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 (suppl. 2), 118-128.
- LEGENDRE P., LEGENDRE L., 1998. Numerical Ecology, 2nd English edition. ELSEVIER SCIENCE BV, Amsterdam.
- LEHMANN R., 1994. Forest clearance and lake water quality on the Canadian shield. Msc. McGill Univ. 73 p.

MCQUEEN D. J., POST J. R., MILLS E. L., 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 1571-1581.

OSENBERG C. W., SCHMITT R. J., 1996. Detecting ecological impacts caused by human activities. In "*Detecting ecological impacts, concepts and applications in coastal habitats*". SCHMITT, R. J. ET C. W. OSENBERG [Ed.] pp. 3-16.

PACE M. L., 1984. Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus-chlorophyll *a* relationship. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 1089-1096.

PATOINE A., PINEL-ALLOUL B., PREPAS E. E., 2002a. Influence of catchment deforestation by logging and natural forest fires on crustacean community size structure in lakes of the Eastern Boreal Canadian forest. *J. Plankton Res.*, 24 (6), 601-616.

PATOINE A., PINEL-ALLOUL B., PREPAS E. E., 2002b. Effects of catchments perturbations by logging and wildfires on zooplankton species richness and composition in Boreal Shield lakes. *Freshwater Biol.*, 47, 1996-2014.

PATOINE A., PINEL-ALLOUL B., PREPAS E. E., CARIGNAN R., 2000. Do logging and forest fires influence zooplankton biomass in Canadian boreal shield lakes ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 (Suppl. 2), 155-164.

PREPAS E. E., PINEL-ALLOUL B., PLANAS D., MÉTHOT G., PAQUET S., REEDYK S., 2001. Forest harvest impacts on water quality and aquatic biota on the Boreal Plain : introduction to the TROLS lake program. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58, 421-436.

RASK M., NYBERG K., MARKKANEN S.-L., OJALA A., 1998. Forestry in catchments : effect on water quality, plankton, zoobenthos and fish in small lakes. *Boreal Environ. Res.*, 3, 75-86.

SAKAMOTO M., 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. *Arch. Hydrobiol.*, 62, 1-28.

SCHINDLER D. W., BAYLEY S. E., PARKER B. R., BEATY K. G., CRUIKSHANK D. R., FEE E. J., SCHINDLER E. U., STANTON M.P., 1996. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lake Area, Northwestern Ontario. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 1004-1017.

SCHINDLER D. W., BAYLEY S. E., CURTIS P. J., PARKER B. R., STANTON M. P., KELLY C. A., 1992. Natural and man-caused factors affecting the abundance and cycling of dissolved organic substances in Precambrian shield lakes. *Hydrobiologia.*, 229, 1-21.

SCHINDLER D. W., 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 478-486.

STEEDMAN R. J., 2000. Effects of experimental clearcut logging on water quality in three small boreal forest lake trout (*Salvelinus namaycush*) lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 (Suppl. 2), 92-96.

STEEDMAN R. J., KUSHNERIUK R. S., 2000. Effects of experimental clearcut logging on thermal stratification, dissolved oxygen, and lake trout (*Salvelinus namaycush*) habitat volume in three small boreal forest lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 (Suppl. 2), 82-91.

STEWART-OATEN A., BENCE J. R., 2001. Temporal and spatial variation in environmental impact assessment. *Ecol. Monogr.*, 71 (2), 305-339.

STEWART-OATEN A., MURDOCH W. W., PARKER K. R., 1986. Environmental impact assessment : « pseudoreplication » in time ? *Ecology*, 67, 929-940.

TER BRAAK C. J. F., SMILAUER P., 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows : Software for Canonical Community Ordination (version 4). MICROCOMPUTER POWER, Ithaca, New York.

Chapitre III

Article 2

Effects of forest harvesting on size-fractionated zooplankton biomass in Boreal Shield lakes (Québec): comparing before-after control-impact (BACI) and comparative designs

1. Introduction
2. Material et methods
 - 2.1. Study sites and lake selection
 - 2.2. Field sampling
 - 2.3. Zooplankton analysis
 - 2.4. Study design and statistical analyses
3. Results
 - 3.1. Lake and watershed characteristics
 - 3.2. Pre-harvest natural sources of variation in zooplankton biomass
 - 3.3. Post-harvest changes in zooplankton biomass
 - 3.4. Relationship between changes in zooplankton biomass and harvesting disturbance
 - 3.5. Zooplankton-environment relationships before and after harvesting
4. Discussion
 - 4.1. Pre-harvest conditions and natural sources of variation
 - 4.2. Post-harvest conditions and effects of forest harvesting on zooplankton biomass
 - 4.3. Effects of forest harvesting on micro- and macrozooplankton size classes
 - 4.4. Relative influence of harvesting and environmental factors
5. Conclusion

Effects of forest harvesting on size-fractionated zooplankton biomass in Boreal Shield lakes (Québec): comparing before-after control-impact (BACI) and comparative designs

L. Duhaime, B. Pinel-Alloul¹ and M. Bondallaz

Address

GRIL, Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie et en Environnement Aquatique, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada.

¹ Corresponding author (e-mail: [REDACTED])

Abstract

We combined for the first time a BACI (Before-After Control-Impact) and a comparative design to assess the effects of forest harvesting on zooplankton biomass. This large-scale study will also permit a comparison between results from a BACI design and a comparative approach. Sampling was carried out in June and August before (2000) and after (2001 and 2002) harvest in three water zones of six logged-watershed and six reference lakes on the Canadian Boreal Shield. Zooplankton biomass ($\text{mg AFDW}\cdot\text{m}^{-3}$) was measured in four size classes (53-100, 100-200, 200-500, $>500 \mu\text{m}$) using a sieving method. Before harvest, zooplankton biomass was generally higher in June compared to August but there was no natural variation between lakes. Year-to-year variations in zooplankton biomass in the reference lakes were detected in 2002, compared to 2000 and 2001. When using the comparative design, we did not detect significant changes after harvest in the cut lakes in 2001. Significant increases in zooplankton biomass were detected only in June 2002, the second year after harvest, and mainly in the euphotic zone. The BACI design enabled us to detect more post-harvest changes in zooplankton biomass than the comparative design. We found higher biomasses of total zooplankton and of the small size classes ($<500 \mu\text{m}$) in June 2002 in the euphotic zone of the cut lakes compared to previous years and to the reference lakes. However, responses to harvesting were highly variable from lake to lake. We could not relate the zooplankton increases to harvesting intensity. Increasing zooplankton biomass in the small size classes in June 2002 was associated to higher total phosphorus concentrations in the cut lakes and to higher runoff.

Key-words: Forest harvesting disturbance, zooplankton biomass and size classes, Boreal Shield lakes, BACI and comparative approaches

Running title: Impacts of forest harvesting on zooplankton biomass of Boreal Shield lakes

Résumé

Les effets des coupes forestières sur la biomasse du zooplancton ont été évalués en combinant pour la première fois une approche comparative et une approche BACI (Before-After Control-Impact). L'originalité de cette étude réside également dans le grand nombre de sites échantillonnés et dans la confrontation des approches BACI et comparative. L'échantillonnage a été réalisé en juin et août avant (2000) et après (2001 et 2002) les coupes dans trois zones d'eau de six lacs de coupe et six lacs de référence sur le Bouclier Canadien. La biomasse du zooplancton ($\text{mg AFDW}\cdot\text{m}^{-3}$) a été mesurée dans quatre classes de taille (53-100, 100-200, 200-500, $>500 \mu\text{m}$) à l'aide d'une technique de tamisage. Avant les coupes, la biomasse du zooplancton était plus élevée en juin qu'en août dans tous les lacs, mais il n'y avait pas de différences naturelles entre les lacs. Dans les lacs de référence, nous avons noté une variation entre les années, avec des baisses de biomasses en 2002, comparativement à 2000 et 2001. Avec l'approche comparative, on n'a pas détecté de changement dans les lacs de coupe la première année après la perturbation (2001). Des hausses de biomasse ont été notées seulement en juin 2002, et particulièrement dans la zone euphotique. L'approche BACI a permis de détecter plus de changements significatifs que l'approche comparative. Les biomasses de zooplancton total et des petites classes de taille ($<500 \mu\text{m}$) ont augmenté en juin 2002 dans la zone euphotique des lacs de coupe, comparativement aux années précédentes et aux lacs de référence. Toutefois, les changements observés étaient très variables d'un lac à l'autre. Nous n'avons pas pu relier ces changements après impact aux niveaux d'intensité de la coupe. L'augmentation de la biomasse des classes de taille $<500 \mu\text{m}$ en juin 2002 était associée à des hausses des concentrations de phosphore total dans les lacs de coupe et à un plus fort ruissellement.

1. Introduction

Boreal forests account for 40 % of the world's boreal forest and cover 35 % of Canada's landscapes (Atlas National du Canada 2003). Forest harvesting is the most important human disturbance on the Canadian boreal ecozone where the forestry industry is cutting around one million hectares of forest each year (L'état des forêts 2002-2003). Lakes, streams and wetlands occupy almost a third of the boreal ecozone and represent 8 % of Canada's land area. In Quebec, there are more than one million lakes in the Boreal Shield ecoregion (Plamondon 1993). However, until recently, little was known about the impacts of forest harvesting on water quality and aquatic food webs in Canadian Boreal Shield lakes.

Recent studies evaluating the effects of forest harvesting in Boreal Shield lakes in Quebec and Ontario (Carignan et al. 2000; Steedman 2000) showed that watershed logging could alter lake water quality by increasing dissolved organic carbon (DOC) and total phosphorus (TP) concentrations. These changes can subsequently affect planktonic communities and scale up to the food web (Carignan and Steedman 2000; Planas et al. 2000; Patoine et al. 2000; St-Onge and Magnan 2000; Pinel-Alloul et al. 2002). Planas et al. (2000) reported higher biomass of phytoplankton, especially more mixotrophic algae such as Chrysophytes and Cryptophytes, and increased chlorophyll *a* (Chl *a*) biomass in logged-watershed lakes, compared to natural lakes, but only during the first post-harvest year. The highest increases occurred in lakes with more than 40 % of their watershed logged and with high drainage ratio (>8). The limited bottom-up effect of nutrient enrichment on primary producers after harvesting was due to a counteracting effect of higher DOC and water color in logged-watershed lakes which reduced light transmission and the depth of the euphotic zone (Planas et al. 2000; Pinel-Alloul et al. 2002). Changes in zooplankton community in Boreal Shield lakes impacted by logging were also limited (Patoine et al. 2000, 2002a and 2002b). Zooplankton diversity and species assemblages in logged-watershed lakes did not change the first year after the disturbance, compared to the reference lakes, as well as the biomass of total zooplankton and of four size classes during the three years following harvesting. Only the biomass of copepod calanoids decreased by 43 % in logged-watershed lakes the year after the harvesting

compared to natural lakes. Fish assemblages and abundance also did not differ between natural and perturbed-watershed lakes. However, the proportion of small yellow perch and white sucker were lower in watershed-perturbed lakes (both by wildfire and logging) (St-Onge and Magnan 2000).

Most of the studies conducted to evaluate the effect of forest harvesting on Canadian Boreal Shield lakes adopted a comparative approach comparing logged-watershed and unperturbed lakes after impact. This approach implies comparisons of two groups of lakes varying by their limnological features. Although, efforts were made to choose lakes having similar watershed features and morphometry, environmental factors related to water quality and food web, which could not be controlled *a priori*, could vary greatly between lakes. This natural variability among lakes can influence their responses to logging disturbance and preclude the detection of statistically significant effects of forest harvesting. For instance, the few comparative lake studies that have considered zooplankton community in assessing the impacts of watershed logging in Boreal Shield lakes remained inconclusive or detected little effects, in part because of important lake-to-lake variability among perturbed and reference lakes, and of too low proportions of catchment logging (Patoine et al. 2000, 2002a, 2002b).

Approaches such as the Before-After Impact design (Box and Tiao 1987), comparing the same lakes before and after a disturbance, or the Before-After Control-Impact (BACI) design (Steward-Oaten et al. 1986), comparing perturbed and reference lakes before and after a disturbance, are more appropriate to detect the impacts of anthropogenic disturbance. These designs exclude the natural sources of variation among lakes by comparing the same lakes before and after the disturbance. Moreover, the BACI design also dissociates the changes directly related to the disturbance by analysing variations in the perturbed lakes before and after the disturbance, after controlling for natural variation among years in the reference lakes. However, very few studies have assessed the impact of forest harvesting using these designs. In Canada, the Before-After Impact design was applied to evaluate the effects of forest harvesting on water quality, thermal stratification and lake trout habitat in three oligotrophic Boreal Shield lakes in

Ontario (Steedman 2000; Steedman and Kushneriuk 2000) and on nutrient and plankton communities in 11 eutrophic Boreal Plain lakes in Alberta (Prepas et al. 2001). However, these studies did not control for the year-to-year natural variation. In Finland, a BACI design was used on a small spatial scale to test the effect of forest harvesting in three logged-watershed lakes and only one reference lake (Rask et al. 1998). BACI design described by Stewart-Oaten et al. (1986), implying many reference lakes, was never applied to evaluate forest harvesting impacts on zooplankton communities. This BACI study is also the first one at this large scale with twelve lakes monitored and permits a comparison between results from this design and from a comparative approach.

The present paper is the first attempt at applying a BACI design to evaluate whether forest harvesting affects size-fractionated zooplankton biomass in Boreal Shield lakes in Quebec, using a balanced design with same numbers of control and perturbed sites. We have monitored changes in the biomass of four zooplankton size classes concomitantly in six lakes having their watersheds logged on more than 44 % of their area and in six natural lakes, one year before and two years after harvesting. Reference lakes were selected to have morphometry, water quality and zooplankton community similar to logged-watershed lakes. First, we evaluated the natural sources of variation in zooplankton variables among sampling months and years, and among lakes before harvesting. We postulated that there could be temporal variability in zooplankton variables among years and sampling months, due to seasonal and year-to-year natural variations but no spatial variation among lakes since the perturbed and reference lakes were selected to be similar before harvesting.

To test the effects of forest harvesting, we applied a BACI design by comparing changes in the biomass of total zooplankton and of four size classes in the six logged-watershed lakes before and after harvesting, taking in account year-to-year natural variation in the six reference lakes. We also applied a comparative design, as made in previous studies on Boreal Shield lakes (Patoine et al. 2000), by comparing zooplankton biomass in the logged-watershed lakes and the reference lakes during the two years following harvesting. The relative performance of the

two designs to assess the effects of watershed-logging disturbance on zooplankton biomass in Boreal Shield lakes is discussed.

As zooplankton biomass in Canadian Shield lakes is positively related to TP concentrations (Pace 1986; Yan 1986; Pinto-Coelho et al. 2005; Masson et al. 2004), we predicted that nutrient enrichment in logged-watershed lakes will increase total zooplankton biomass after harvesting, to higher levels than before harvesting and than in reference lakes. We also hypothesized that the responses of zooplankton to logging disturbance would vary among zooplankton size classes. We expect to observe higher biomass of small-sized classes (microzooplankton) compared to larger-sized classes (macrozooplankton) in logged-watershed lakes since experimental nutrient enrichment in oligotrophic lakes (Hobbie et al. 1999) and higher DOC content in humic lakes (Hensen 1992; Tranvik 1992), similar to changes observed in logged-watershed lakes (Carignan et al. 2000), increase microzooplankton biomass by offering more microbial foods (picophytoplankton and bacteria) to small-sized zooplankton (Güde 1986; Pace 1988; Lampert and Sommer 1997).

We related significant changes in zooplankton variables in the logged-watershed lakes after harvesting to indices of logging intensity as proposed by Carignan et al. (2000) and Patoine et al. (2002b). To evaluate the influence of bottom-up environmental factors on zooplankton variables in the logged-watershed and in the reference lakes before and after harvesting, we related zooplankton variables to water quality variables and chlorophyll a biomass. To discriminate natural and harvesting sources of variation, we compared the relationships between zooplankton variables and environmental factors in the logged-watershed lakes and the reference lakes over the three years survey.

2. Material and Methods

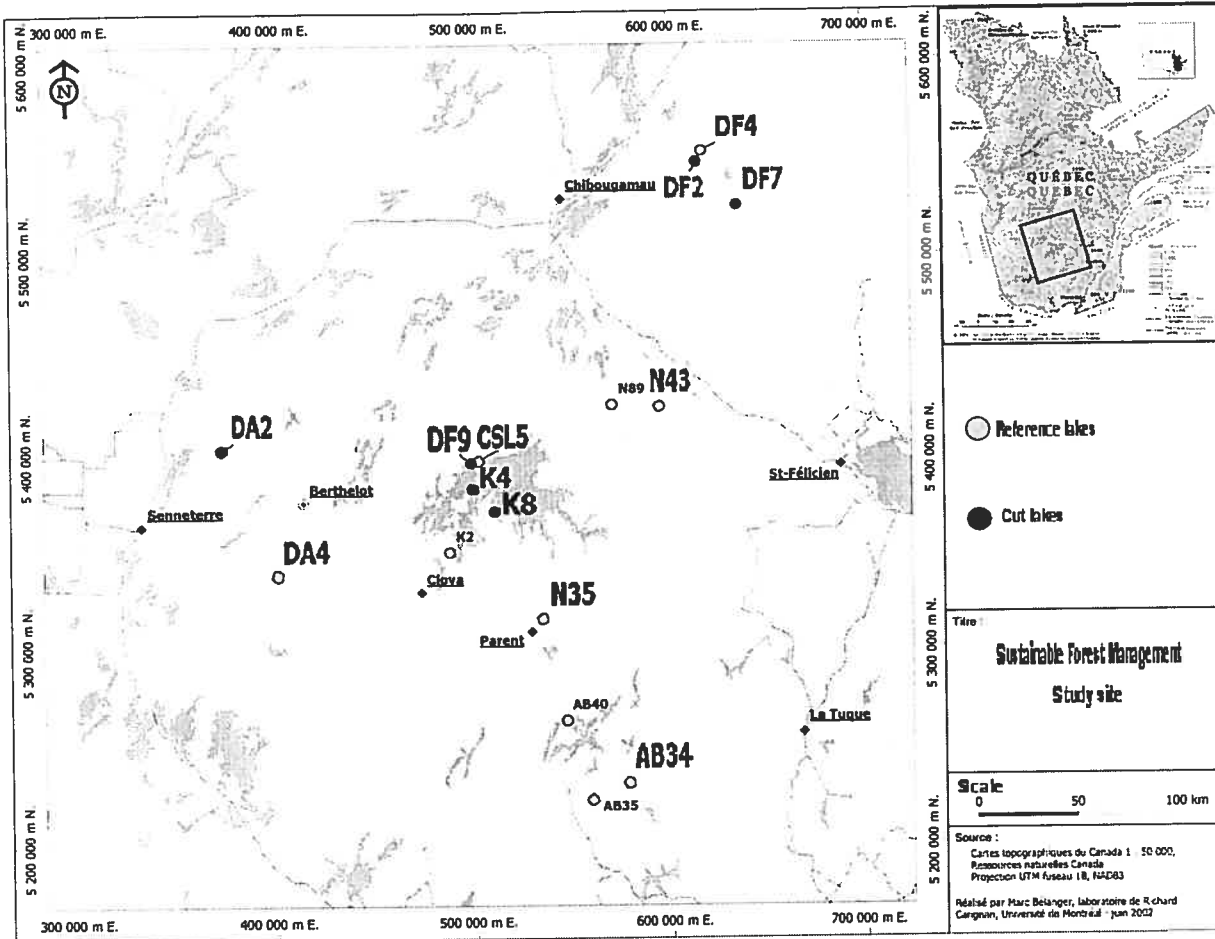
2.1. Study site and lake selection

For this study, sixteen lakes located on the Canadian Boreal Shield in Quebec (47°52'-48°60'N, 73°19'-76°43'O; Fig. 2) (Fig. 1) were monitored over a three years survey (2000-2002). Geomorphology, forest cover and catchment features of the region have been presented in Carignan et al. (2000). All lakes were headwater lakes thermally stratified, chosen to have similar size, basin morphometry and catchments properties. In summer 2000, all lakes had their watershed forested and unperturbed since the last 70 years. Forest harvesting started during autumn 2000 on the watershed of six lakes (DA2, DF2, DF7, DF9, K4, K8: thereafter called cut lakes) and continued until spring 2002 leaving intact a 20-m buffer zone of vegetation on lake shorelines and a 60 meters edge every 200 meters (CPRS type: Cut with Protection of Regeneration and Soils). Forest was clear-cut on 44 to 79 % of the watershed area which is higher than the minimum logging intensity (40 % of watershed area) known to change significantly lake water quality and algal biomass (Rask et al. 1998; Carignan et al. 2000; Planas et al. 2000; Pinel-Alloul et al. 2002). The ten other lakes with less than 2 % of their watershed deforested were left undisturbed to be used as reference lakes. Since in a BACI design, natural year-to-year variability in the perturbed sites is estimated by the one measured in the reference sites, these sites should have limnological characteristics the most similar possible to the ones of the logged sites to ensure that all lakes will have similar responses towards natural variation in their environment. This condition should be fulfilled to make sure that the differences observed in the impacted sites before and after harvesting are caused by the disturbance and not by a natural source of variation such as climatic events occurring from year to year during the survey. To fill this condition, we selected among the 10 reference lakes, six lakes (AB34, CSL5, DA4, DF4, N35, N43) being the most similar to the six cut lakes (Fig. 1). The selection method consisted in comparing the ten natural lakes with the six cut lakes using principal components analysis (PCA) based on their morphometric, water quality and zooplankton variables in 2000, before harvesting. The ordination plots of the 16 lakes according to each set of variables were drawn to select the six reference lakes having the highest similarity (closer positions) with the cut lakes. Finally,

redundancy analysis (RDA) was used to test if there was any significant difference between the six reference lakes selected and the six cut lakes based on each set of variables. A detailed description of the lake selection procedure and validation has been previously presented by Duhaime and Pinel-Alloul (2005 in press).

Figure 1

Geographical location of the ten reference lakes (grey) and the six cut lakes (black) in the study area. Numbers referring to the six selected reference lakes and the six cut lakes are in bold. Modified from a map by Marc Bélanger, laboratory of Richard Carignan, University of Montreal



2.2. Field sampling

All lakes were sampled within a week (between 06:00 and 18:00) twice a year (June and August) in 2000 (pre-harvest year), 2001 and 2002 (post-harvest years). Duplicate water samples were collected from the euphotic zone (>1 % of incident light) with an integrating tube at the deepest site of each lake for water quality and chlorophyll *a* analyses as previously described in Carignan et al. (2000) and Planas et al. (2000). Three zooplankton samples were collected at the same deepest point of the lake with a 53 μm -mesh cantilevering net (Filion et al. 1993) in the whole water column (from one meter above the sediment to lake surface), in the euphotic zone (from the level of 1 % of incident light to lake surface) and in the aphotic zone (from one meter above sediment to the level of 1 % of incident light). As Bondallaz (2002) showed that within-lake variation in zooplankton biomass among replicate samples was low in 2000 (<10 % of total zooplankton biomass variation), we did not triplicate zooplankton sampling in 2001 and 2002. In the field, zooplankton was narcotized with carbonated water and preserved in 4 % formaldehyde in the field camp station on the same day.

2.3. Zooplankton analysis

As size structure approach has been reported to be better adapted to evaluate zooplankton changes associated to environmental perturbations than a taxonomic approach (Sprules and Munawar 1986; Schindler 1990; Havens and Hanazata 1993; Harig and Bain 1998), we estimated size-fractionated biomass of zooplankton based on a sieving technique (Seda and Dostalkova 1996), as previously used in several studies testing spatial variation in freshwater zooplankton (Masson and Pinel-Alloul 1998; Masson et al. 2004) and the effect of logging and wildfire on zooplankton biomass in Boreal Shield lakes (Patoine et al. 2000; Bondallaz 2002). In the laboratory, each zooplankton sample was standardized to a volume of 200 ml after counting and extracting invertebrate predators like *Chaoborus* and *Leptodora*. Each sample was then splitted into three fractions with a Folsom Splitter. The first half (100 ml) served to analyse zooplankton biomass in four size classes, as expressed in organic carbon biomass or ash-free dry weight (AFDW) following a sieving technique. The two other quarters (50 ml each) were kept for further taxonomic and size spectra analyses

(data not presented). Each sample (100 ml) containing particles consisting in detritus, algae and zooplankton (seston $>53 \mu\text{m}$) was sieved through a sequential array of NitexTM nets of decreasing mesh sizes, 500, 200, 100 and $53 \mu\text{m}$ to obtain four size classes: 53-100, 100-200, 200-500, and $>500 \mu\text{m}$. The particles collected on each net was then back-washed and filtered onto precombusted GF/C (Whatmann) glass fiber filters (27 mm of diameter; $1.2 \mu\text{m}$ of mean porosity) on Millipore filtration columns. Filters and residue were dried at 60°C for 18 h and weighted on a Cahn microbalance ($\pm 0.1 \mu\text{g}$) to obtain the residue dry weight in each filter. These filters with dry residues were then burned at 500°C for another 18 h and weighted again to obtain the mineral weight. The ash-free dry weight (mg AFDW) for each size class (>500 , 200-500, 100-200 and 53-100 μm) was calculated as the difference between the dry weight and the mineral weight. To estimate the biomass of each zooplankton size class per unit of lake volume (mg AFDW $\cdot\text{m}^3$), AFDW calculated for each filter was multiplied by 2 to account for the subsampling (100ml/200ml) and divided by the volume of lake water filtered in the field in each water zone (total water column, euphotic and aphotic zones). The biomass of total zooplankton corresponded to the sum of the mg AFDW $\cdot\text{m}^3$ of the four size classes. Patoine et al. (2000) used the same method and analysed the taxonomic composition of each size class in a series of 38 lakes in the same region. He showed that the 100-200 μm size class was mostly composed of nauplii, rotifers and algae, while the 53-100 μm size class consisted of rotifers and algae. They will be referred to as the rotifer and algal size classes, and both represent the microzooplankton. The 200-500 μm size class was generally composed of calanoid and cyclopoid copepodites, nauplii and bosminids, and will be referred as the copepodite size class. The $>500 \mu\text{m}$ size class was principally composed of large cladocerans as *Holopedium gibberum* and *Daphnia* spp., adult calanoids and cyclopoids, and will be referred as the crustacean size class. The copepodite and the crustacean size classes ($>200 \mu\text{m}$) correspond to the macrozooplankton.

2.4. Study design and statistical analyses

The study allows us to evaluate the variation in zooplankton variables due to natural changes among sampling months, years and lakes before harvesting, and the variation due to harvesting disturbance according to a BACI or a comparative design (Fig. 2). Redundancy analyses (RDA) were used to test the hypotheses that sampling month, years and lakes are natural sources of variation in zooplankton variables. RDA also served to test the hypotheses that zooplankton variables differ in the cut lakes before and after harvesting (BACI design) or differ between the reference lakes and the cut lakes after harvesting (Comparative design). In an RDA, a dependent matrix Y is related to an explanatory matrix X , which permits to highlight all the variance in Y in relation with X and to test hypothesis on the sources of this variance by assuming linear relationship between matrices (ter Braak and Prentice 1988). The null hypothesis predicts the independence of the two matrices (X and Y) while the alternative hypothesis specifies that the sum of all canonical eigenvalues is higher (unilateral test) than this calculated from a randomly permuted matrix. When the test is significant for all the canonical axes ($p < 0.05$), matrix X explains matrix Y . This means that variables in the Y matrix are separated in distinct groups just like the binary variable in matrix (X) or are related to quantitative variables in the explanatory matrix (X). Significance testing was done by 9999 random unrestricted row permutations (Legendre and Legendre 1998). Analysis were made on covariance matrix with eigenvectors normalised to one in cases when matrix X comprised binary variables (as for testing sources of natural variation and this due to harvesting disturbance), or on correlation matrix when matrix X comprised quantitative variables (as for testing relationships with harvesting disturbance and environmental factors) (Legendre and Legendre, 1998). Values of all variables were log-transformed ($\log_{10} x+1$) to make sure that they have a symmetrical distribution and a linear relationships between them (Legendre and Legendre 1998). All RDA were made with Canoco 4.0 (ter Braak and Smilauer 1998) and the ordination biplots on SigmaPlot 2000. All statistical analyses performed to assess natural and harvesting sources of variations in zooplankton variables and their relationship with perturbation intensity and environmental variables are listed in Table 1.

Natural variability among sampling months was evaluated by comparing zooplankton variables in June and August 2000 when samples were collected in the 6 reference lakes and in the 6 cut lakes. When testing for natural variation between months, the explanatory matrix X consisted of 24 rows, each one representing a sample (12 lakes in June and 12 lakes in August), and one column containing a binary variable coding the lakes in two groups according to the sampling month (June or August) (Fig. 3). The dependent matrix Y also consisted of the same 24 rows and one column representing a size class (>500, 200-500, 100-200 or 53-100 μm) or the total zooplankton biomass. A third matrix (W – “covariable”) was also included in the analysis because the same lakes appeared twice in the matrices X and Y (each month). The W matrix paired the lakes and was built with the same 24 rows (samples) and 12 binary variables in column coding for each lake (Fig. 3). One RDA was done for each of the four size class and the total zooplankton biomass estimated in the three water zones (Table 1).

Natural variability among years was evaluated by comparing zooplankton variables in the 6 reference lakes in 2000, 2001, and 2002. Then, the explanatory matrix X consisted of 12 rows, each one representing a sample (the 6 reference lakes one year and the same 6 lakes an other year) and one column containing a binary variable coding the lakes in two groups in regard to pairs of years (2000-2001, 2000-2002, 2001-2002). The dependent matrix Y also consisted of the same 12 rows and one column representing a size class (>500, 200-500, 100-200 or 53-100 μm) or the total zooplankton biomass. The third matrix (W – “covariable”) was also included in the analysis because the same lakes appeared twice in the matrices X and Y (each year). The W matrix paired the lakes and was built with the same 12 rows (samples) and 6 binary variables in column coding for each lake (as in Fig. 3). One RDA was done for each of the four size class and the total zooplankton biomass, and repeated for each pair of years (2000-2001, 2000-2002, 2001-2002) and each month (June and August) in the three water zones (Table 1).

Natural variability among lakes was assessed by comparing zooplankton variables before harvesting (2000) in the 6 reference lakes and the 6 cut lakes (to be impacted by logging). A simple RDA (including only matrices X and Y) was applied. Here, matrix X consisted of 12 rows (6 reference and 6 to be logged lakes) and one binary variable coding for watershed conditions (reference or to be

logged), while matrix Y consisted of the same 12 rows and one column representing a size class (>500, 200-500, 100-200 or 53-100 μm) or the total zooplankton biomass. One RDA was done for each of the four size class and the total zooplankton biomass in 2000 and repeated for each month (June and August) and the three water zones (Table 1).

Two approaches were used to test the effects of harvesting disturbance. The BACI design served to detect relative changes (called Delta values) in zooplankton variables, compared to the reference lakes, between the pre-harvest year (2000) and the two post-harvest years (2001 and 2002). Delta values correspond to the differences between the values of zooplankton variables in each cut lake (subjected to natural and harvesting sources of variation) and the mean value of zooplankton variables in the six reference lakes (only subjected to natural sources of variation). If the Delta values differ significantly between the pre-harvest year and the post-harvest years, this means that logging disturbance has a significant effect on changes in zooplankton variables in the perturbed lakes. To test the effects of harvesting disturbance using a BACI design, we compared Delta values for each zooplankton variable between pre- (2000) and post-harvest (2001 and 2002) years. Matrix X consisted of 12 rows (6 lakes one year and the same 6 lakes an other year) and one binary variable coding for years. Matrix Y corresponded to one of the Delta values for each zooplankton variable (column) and the same 12 lakes (rows). As same lakes were used twice in matrices X and Y (for different years), a third matrix W paired the lakes and was built with the same 12 rows (samples) and 6 binary variables in column coding for pairs of lakes from different years (as in Fig. 3). RDA were repeated for the three water zones of each month (June and August) and each pair of years (2000 vs 2001, 2000 vs 2002, and 2001 vs 2002) (Table 1). Comparative design was also used to evaluate significant changes in the cut lakes, compared to the reference lakes in the post-harvest years (2001 and 2002). To test the effects of logging disturbance using a comparative approach, simple RDA were applied. Matrix X consisted of 12 rows (6 reference and 6 cut lakes) and one binary variable coding for watershed conditions (reference or cut). Matrix Y corresponded to one of the zooplankton variables (column) and the same 12 lakes (rows). RDA were repeated for the two post-

harvest years (2001 and 2002), each month (June and August) and the three water zones (Table 1).

To test if changes in zooplankton variables were related to harvesting intensity, we used simple RDA. The Delta values for each zooplankton variable in the euphotic zone of the 6 cut lakes (matrix Y) were related to four indices of harvesting intensity (matrix X): the volumetric impact ratio (VIR) corresponding to the ratio of deforested area on watershed over lake volume expressed in surface (km^2/Vol) or in percentages ($\%C/\text{Vol}$) and the ratio of deforested area over drainage area expressed in surface (km^2/DA) or in percentages ($\%C/\text{DA}$) (Carignan et al. 2000; Patoine et al. 2002b). Analyses were done for June samples in 2002 from the euphotic zone since we found more harvesting effects in those samples (Table 1).

Finally, RDA was used to test if zooplankton variables in all lakes during the pre- (2000) and post-harvest (2001, 2002) years were related to bottom-up environmental variables. Analysis was done only for June, a period when we observed more interaction between the lake and its watershed because of higher runoff in spring compared to late summer. Environmental variables (matrix X) having a linear relationship with zooplankton variables (matrix Y) were selected by forward selection and retained in the model. Significance testing was done at each step in the forward selection with 9999 permutation under a full model. Analyses were done for each zooplankton variable but only in the euphotic zone where we found the most significant changes according to the BACI design (Table 1).

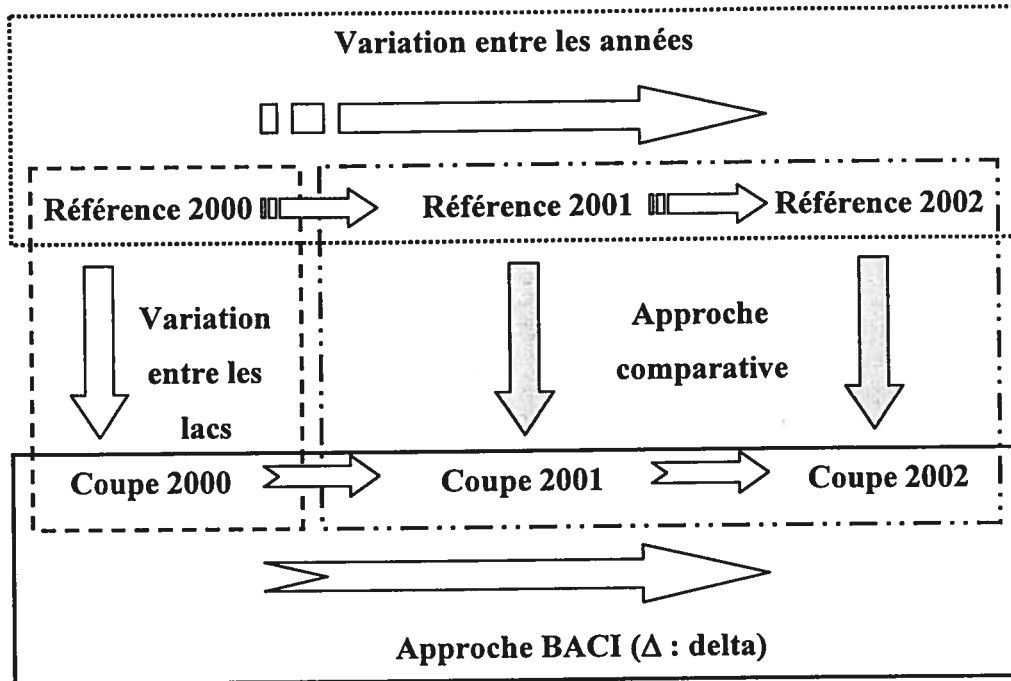
Table 1

Composition of matrices included in redundancy analyses (RDA) when testing natural variations (among months, among lakes and among years), perturbation effects (comparative and BACI designs) and relationships between zooplankton variables and perturbation intensity or water quality environmental variables (C: cut lakes; R: reference lakes; 00: 2000; 01: 2001; 02: 2002)

	Testing	Zoo-plankton variable	Rows	Matrix X	Matrix Y	Matrix W	Number of RDA
Natural variation	Among months June vs August	Zoo-plankton biomass	24 rows : 12 lakes in June 12 lakes in August	1 column : a binary variable splitting lakes monthly	1 column : one of the four size classes or total zooplankton	12 columns : 12 binaries variables pairing the same lake of different month (12 pairs)	3 zones * (4 size classes + total) = 15 RDA
	Among years R00 vs R01 R00 vs R02 R01 vs R02	Zoo-plankton biomass	12 rows : 6 lakes for a year 6 lakes for an other year	1 column : a binary variable splitting lakes yearly	1 column : one of the four size classes or total zooplankton	6 columns : 6 binaries variables pairing the same lakes of different year (6 pairs)	3 zones * 3 pairs of year * 2 months * (4 size classes + total) = 90 RDA
	Among lakes R00 vs C00	Zoo-plankton biomass	12 rows : 6 reference lakes 6 lakes to be logged In 2000	1 column : a binary variable splitting lakes by watershed conditions	1 column : one of the four size classes or total zooplankton	None	3 zones * 2 months * (4 size classes + total) = 30 RDA
Harvesting effects	BACI design C00 vs C01 C00 vs C02 C01 vs C02	Delta	12 rows : 6 cut lakes for the pre-harvest year 6 cut lakes for one post-harvest year	1 column : a binary variable splitting lakes yearly (pre- vs post-harvest year)	1 column : delta value for one of the four size classes or total	6 columns : 6 binaries variables pairing the same lakes of pre- and post-harvest years (6 pairs)	3 zones * 3 pairs of years * 2 months * (4 size classes + total) = 90 RDA
	Comparative design C01 vs R01 C02 vs R02	Zoo-plankton biomass	12 rows : 6 reference lakes 6 cut lakes	1 column : a binary variable splitting lakes in regard of their watershed condition (reference vs cut)	1 column : one of the four size classes or total zooplankton	None	3 zones * 2 years * 2 months * (4 size classes + total) = 60 RDA
	Zooplankton and perturbation intensity relationships C02	Delta from the euphotic zone in June 2002	6 rows : 6 cut lakes	1 column : one of the four indices: %C/Vol, km ² /Vol %C/DA or km ² /DA	1 column or 4 columns : one of the four size classes or total delta value or the four size classes	None	4 indices * (4 size classes + total) = 20 RDA
Environmental factors	Zooplankton and water quality relationships	Zoo-plankton from June samples of three years in the euphotic zone	36 rows : 12 lakes 2000 12 lakes 2001 12 lakes 2002	14 columns: 14 water quality and chl. a variables	4 columns : four size classes	Twelve columns : 12 binaries variables pairing the same lake of different years (12 pairs)	1 RDA

Figure 2

Assessment of the impacts of forest harvesting following a BACI design and a comparative design and of natural sources of among lakes and among years variations. Modified from Bondallaz (2002)



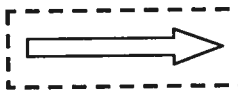

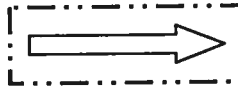

- Variation entre les lacs : 
- Variation entre les années : 
- Approche comparative : 
- Approche BACI : 

Figure 3

Schema representing the three matrices, explanatory (X), dependent (Y) and covariable (W), included in the RDA testing for among months variation

3. Results

3.1. Lakes and watershed characteristics

The reference lakes and the cut lakes had similar morphometric characteristics before harvesting (Table 2). RDA analysis done to validate the lake selection did not detect any significant variation in the morphometry of lakes and watersheds (Duhaime and Pinel-Alloul 2005 in press). Lakes were generally small with an area (LA), volume and maximum depth (Zmax) varying in average from 0.25 to 0.41 km², from 10 to 12 10⁵ m³ and from 9.8 to 9.2 m, respectively for the reference lakes and the cut lakes. Lake watersheds were of similar area (DA: 2.2-2.8 km²) with slope varying in average from 6.9 % to 10.5 %. Mean drainage ratio (DA/LA) ranged from 10.6 to 5.2 between reference and cut lakes. Wetland cover in watershed (%WW) was very small ranging from 0 to 0.129 %.

Water quality conditions before harvesting were also very similar between the reference lakes and the cut lakes (Table 3), as tested by Duhaime and Pinel-Alloul (2005 in press). Mean water transparency ranged from 2.1 to 2.4 m and light extinction coefficient was of 1.7-1.9 m⁻¹. Lakes were oligo-mesotrophic with total phosphorus (TP), total nitrogen (TN) and chlorophyll *a* (Chl-*a*) concentrations averaging 9.9-10.9 µg·L⁻¹, 263-281 µg·L⁻¹ and 2.08-2.14 µg·L⁻¹ respectively. Lake water was slightly acidic (pH: 6.4-6.5) and of low alkalinity (ALK: 63-77 µeq·L⁻¹). The ionic composition of lake water was similar between the reference lakes and the cut lakes, and was characteristic of soft waters with low average concentrations of magnesium (0.51 mg·L⁻¹) and calcium (1.8 mg·L⁻¹).

Table 2

Morphometric characteristics of each reference and cut lake (mean, standard error, minimum and maximum). Slope : Slope of the watershed, LA : Lake area, DA : Drainage area, DA/LA : Drainage ratio, Volume : Lake volume, Zmax : Maximal depth, %WW : % of wetlands in the watershed. Morphometric data were obtained from the laboratory of Dr. Carignan at the université de Montréal

Reference lakes	Slope (%)	LA (km ²)	DA ed 'o	DA/LA	Volume (m ³)	Zmax (m)	%WW (%)
AB34	14.5	0.27	3.2	11.0	2178386	17.8	0.004
CSL5	8.7	0.15	2.2	10.4	813748	9.2	0.055
DA4	6.3	0.26	3.6	13.8	773820	6.7	0.129
DF4	7.8	0.30	1.7	5.5	778091	6.4	0.013
N35	18.1	0.21	1.1	5.4	648179	9.1	0.043
N43	7.6	0.30	5.1	17.2	921314	9.5	0.019
Mean	10.5	0.25	2.8	10.6	1018923	9.8	0.044
Standard error	4.7	0.06	1.5	4.6	574718	4.2	0.046
Minimum	6.3	0.15	1.1	5.4	648179	6.4	0.004
Maximum	18.1	0.30	5.1	17.2	2178386	17.8	0.129

Cut lakes	Slope (%)	LA (km ²)	DA (km ²)	DA/LA	Volume (m ³)	Zmax (m)	%WW (%)
DA2	8.4	0.51	2.2	4.4	1754202	10.7	0.045
DF2	6.8	0.29	0.9	2.9	844038	6.7	0.000
DF7	10.5	0.32	2.7	8.6	966594	10.8	0.008
DF9	3.3	0.42	1.8	4.3	1398745	10.5	0.032
K4	9.6	0.19	0.9	4.5	558582	8.0	0.017
K8	3.0	0.76	4.9	6.4	1749715	8.6	0.052
Mean	6.9	0.41	2.2	5.2	1211979	9.2	0.026
Standard error	3.2	0.12	1.5	2.0	498110	1.7	0.021
Minimum	3.0	0.19	0.9	2.9	558582	6.7	0.000
Maximum	10.5	0.76	4.9	8.6	1754202	10.8	0.052

Table 3

Water quality variables in each reference and cut lake before forest harvesting in summer 2000 (mean, standard error, minimum and maximum). Secchi : water transparency, Ext : Light extinction coefficient, DOC : Dissolved organic carbon, TP : Total phosphorus, TN : Total nitrogen, pH : pH, ALK : Alkalinity, SO₄⁻ : Sulfates, Cl⁻ : Chlorures, Na⁺ : Sodium, Mg⁺⁺ : Magnesium, Ca⁺⁺ : Calcium, K⁺ : Potassium, Chl *a* : Chlorophyll *a*. Physico-chemical data were obtained from the laboratory of Dr. Carignan at the universit  de Montr al

Reference lakes	Secchi (m)	Ext (m ⁻¹)	DOC (mg/L)	TP (µg/L)	TN (µg/L)	pH	ALK (µeq/L)	SO ₄ ⁻ (mg/L)	Cl ⁻ (mg/L)	Na ⁺ (mg/L)	Mg ⁺⁺ (mg/L)	Ca ⁺⁺ (mg/L)	K ⁺ (mg/L)	Chl- <i>a</i> (µg/L)
AB34	3.20	1.08	5.31	8.17	262.0	6.49	83.13	1.57	0.18	0.64	0.57	2.96	0.34	3.73
CSL5	1.95	2.01	9.71	9.40	291.7	6.63	93.44	0.85	0.14	0.79	0.63	2.36	0.40	2.37
DA4	1.00	2.75	8.86	11.23	256.5	5.81	15.21	0.86	0.12	0.54	0.36	1.16	0.22	1.59
DF4	2.20	1.57	9.26	9.40	250.0	6.74	92.54	0.47	0.18	0.36	0.65	2.06	0.30	1.76
N35	3.90	0.92	4.29	10.80	219.3	6.27	41.23	0.73	0.12	0.55	0.41	1.16	0.11	1.78
N43	2.00	1.88	8.02	10.55	301.0	6.43	54.33	0.53	0.12	0.68	0.46	1.38	0.21	1.59
Mean	2.38	1.70	7.57	9.93	263.4	6.39	63.31	0.84	0.14	0.59	0.51	1.85	0.26	2.14
Standard error	1.02	0.67	2.24	1.14	29.6	0.33	31.74	0.39	0.03	0.15	0.12	0.74	0.10	0.83
Minimum	1.00	0.92	4.29	8.17	219.3	5.81	15.21	0.48	0.12	0.36	0.36	1.16	0.11	1.59
Maximum	3.90	2.75	9.71	11.23	301.0	6.74	93.44	1.57	0.18	0.79	0.65	2.96	0.40	3.74

Cut lakes	Secchi (m)	Ext (m ⁻¹)	DOC (mg/L)	TP (µg/L)	TN (µg/L)	pH	ALK (µeq/L)	SO ₄ ⁻ (mg/L)	Cl ⁻ (mg/L)	Na ⁺ (mg/L)	Mg ⁺⁺ (mg/L)	Ca ⁺⁺ (mg/L)	K ⁺ (mg/L)	Chl- <i>a</i> (µg/L)
DA2	2.90	1.20	6.56	7.33	233.7	6.38	18.26	0.96	0.12	0.52	0.30	1.22	0.14	1.39
DF2	2.90	1.25	6.76	6.80	224.5	7.00	170.94	0.44	0.14	0.39	0.39	2.66	0.29	1.92
DF7	2.30	1.72	9.95	8.10	221.0	6.77	127.54	0.61	0.11	0.49	0.96	2.40	0.28	1.89
DF9	1.50	2.40	13.03	17.63	414.3	6.56	82.91	0.56	0.15	0.53	0.73	2.12	0.33	1.92
K4	2.00	1.96	7.69	11.30	271.7	6.05	32.69	0.74	0.14	0.56	0.33	1.30	0.23	3.03
K8	1.10	2.73	10.72	14.25	318.0	6.07	32.26	0.50	0.12	0.68	0.34	1.14	0.24	2.33
Mean	2.12	1.88	9.12	10.90	280.5	6.47	77.43	0.63	0.13	0.53	0.51	1.81	0.25	2.08
Standard error	0.73	0.61	2.56	4.34	75.21	0.38	61.36	0.19	0.02	0.10	0.27	0.67	0.07	0.55
Minimum	1.10	1.20	6.56	6.80	221.0	6.05	18.26	0.44	0.11	0.39	0.30	1.14	0.14	1.39
Maximum	2.90	2.73	13.03	17.63	414.3	7.00	170.94	0.96	0.15	0.68	0.96	2.66	0.33	3.03

3.2. Pre-harvest natural sources of variation in zooplankton biomass

Before harvesting, the mean biomass of total zooplankton in the water column was around 35 mg AFDW·m⁻³ in the reference lakes and 43 mg AFDW·m⁻³ in the cut lakes (Table 4). Mean biomass of total zooplankton was 2-3 times higher in the euphotic zone than in the water column with 90 mg AFDW·m⁻³ in the reference lakes and 86 mg AFDW·m⁻³ in the cut lakes. This indicates that zooplankton was mainly distributed in the euphotic zone. In the aphotic zone, mean biomass of total zooplankton was around 50 mg AFDW·m⁻³ both in the reference lakes and the cut lakes. The range of variation in zooplankton variables was similar in the reference lakes and the cut lakes. In general, the size classes had similar relative importance in the two groups of lakes and in the three water zones, except for the cut lakes in the aphotic zone. In average, the >500 µm size class represented around 40 % of the total zooplankton biomass, while the 53-100 µm size class only accounted for 12-16 %. Each of the two median size classes (100-200 and 200-500 µm) represented 18-22 % of total zooplankton biomass.

We did not find any significant natural variation between the reference lakes and the cut lakes in the biomass of the total zooplankton and of each size class before harvesting (2000) for each water zone and each month (Fig. 4), as requested for a good application of a BACI design. However, we found significant temporal variation in zooplankton variables between sampling months and years. In general, the biomass of total zooplankton was higher in June than in August, by 29 % in the euphotic zone and 42 % in the aphotic zone (Fig. 5 b-c). Significant decreases in August were also observed for the >500 µm size class in the euphotic zone and the 100-200 µm and 53-100 µm size classes in the aphotic zone (Fig. 5 b-c). However, when considering the water column, there was no significant variation between sampling months (Fig. 5a). We also detected significant year-to-year variation in the three water zones in the reference lakes, especially in June (Fig. 6). Zooplankton biomass decreased in 2002, compared to 2000 and 2001. In June 2002, this trend was significant for the >500 µm size class in the whole water column and in the euphotic zone (Fig. 6 a-b) and for the total zooplankton and the 100-200 µm size class in the aphotic zone (Fig. 6c). In August, we observed an inverse pattern with higher zooplankton biomass in 2002 compared to

the two previous years, but this trend was significant only for the 200-500 μm size class in the euphotic zone (Fig. 6e).

Table 4

Zooplankton biomass (mgAFDW m^{-3}) in each size class and in total zooplankton in each reference and cut lake before forest harvesting in the water column, the euphotic zone and the aphotic zone in June 2000 (mean, standard error, minimum, maximum and percentage of each size class to total zooplankton biomass).

Zooplankton size classes: 53-100 μm , 100-200 μm , 200-500 μm and > 500 μm .

Total zooplankton biomass is the sum of all size classes biomass

Water zone	Reference lakes	53-100 (µm)	100-200 (µm)	200-500 (µm)	> 500 (µm)	Total Zoo-plankton	Cut lakes	53-100 (µm)	100-200 (µm)	200-500 (µm)	> 500 (µm)	Total Zoo-plankton
Water column	AB34	1.76	3.91	2.61	1.35	9.63	DA2	7.94	13.18	25.41	19.76	66.29
	CSL5	4.16	2.86	1.82	15.49	24.33	DF2	6.51	11.06	9.64	17.81	45.02
	DA4	8.80	14.49	16.37	11.31	50.97	DF7	1.85	4.75	4.11	7.25	17.97
	DF4	8.80	10.61	9.82	27.10	56.32	DF9	4.79	6.52	4.52	25.26	41.09
	N35	6.98	6.30	7.47	21.23	41.99	K4	8.66	11.15	5.47	15.96	41.23
	N43	3.38	5.74	6.83	10.94	26.90	K8	10.02	14.77	8.30	16.34	49.43
	Mean	5.65	7.32	7.49	14.57	35.02	Mean	6.63	10.24	9.58	17.06	43.51
	Standard error	2.97	4.41	5.30	8.95	17.79	Standard error	2.95	3.86	8.06	5.88	15.62
	Minimum	1.76	2.86	1.82	1.35	9.63	Minimum	1.85	4.75	4.11	7.25	17.97
	Maximum	8.80	14.49	16.37	27.10	56.32	Maximum	10.02	14.77	25.41	25.26	66.29
% of total	16	22	22	40	100	% of total	16	22	22	40	100	

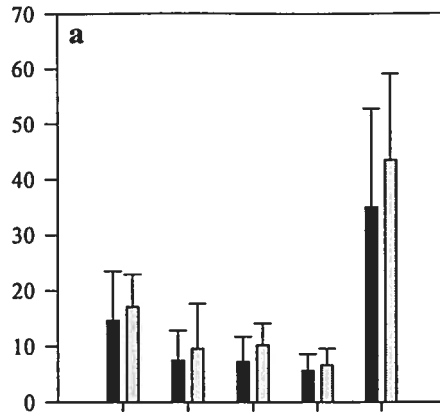
Water zone	Reference lakes	53-100 (µm)	100-200 (µm)	200-500 (µm)	> 500 (µm)	Total Zoo-plankton	Cut lakes	53-100 (µm)	100-200 (µm)	200-500 (µm)	> 500 (µm)	Total Zoo-plankton
Euphotic zone	AB34	5.42	8.94	1.50	7.02	22.88	DA2	12.16	17.35	38.30	39.73	107.54
	CSL5	9.07	13.08	10.49	28.46	61.10	DF2	6.11	6.85	15.69	27.24	55.89
	DA4	23.71	42.43	60.06	33.60	159.81	DF7	2.96	11.07	15.98	26.70	56.72
	DF4	12.37	14.14	19.74	93.22	139.47	DF9	11.54	23.98	22.94	42.07	100.54
	N35	6.25	8.86	11.96	31.04	58.11	K4	12.08	18.01	6.95	29.86	66.89
	N43	27.95	8.65	21.80	40.37	98.77	K8	17.18	27.17	24.16	60.48	128.99
	Mean	14.13	16.02	20.93	38.95	90.02	Mean	10.34	17.41	20.67	37.68	86.10
	Standard error	9.48	13.16	20.50	28.87	52.45	Standard error	5.04	7.62	10.61	12.92	30.50
	Minimum	5.42	8.65	1.50	7.02	22.88	Minimum	2.96	6.85	6.95	26.70	55.89
	Maximum	27.95	42.43	60.06	93.22	159.81	Maximum	17.18	27.17	38.30	60.48	128.99
% of total	16	18	23	43	100	% of total	12	20	24	44	100	

Water zone	Reference lakes	53-100 (µm)	100-200 (µm)	200-500 (µm)	> 500 (µm)	Total Zoo-plankton	Cut lakes	53-100 (µm)	100-200 (µm)	200-500 (µm)	> 500 (µm)	Total Zoo-plankton
Aphotic zone	AB34	2.95	3.50	2.06	0.90	9.42	DA2	9.98	16.60	15.25	10.49	52.33
	CSL5	4.17	5.05	3.36	17.69	30.26	DF2	39.42	21.78	27.26	36.69	125.16
	DA4	8.13	13.23	6.90	5.61	33.87	DF7	2.76	4.33	3.54	3.70	14.32
	DF4	18.77	20.50	23.09	58.13	120.48	DF9	4.22	10.43	5.09	19.09	38.83
	N35	10.56	31.94	15.78	44.62	102.90	K4	9.89	17.47	1.00	9.48	37.84
	N43	4.56	7.05	6.37	11.71	29.69	K8	11.95	13.66	6.59	5.84	38.04
	Mean	8.19	13.54	9.59	23.11	54.44	Mean	13.04	14.05	9.79	14.22	51.09
	Standard error	5.90	10.97	8.17	23.01	45.51	Standard error	13.42	6.09	9.84	12.22	38.30
	Minimum	2.95	3.50	2.06	0.90	9.42	Minimum	2.76	4.33	1.00	3.70	14.32
	Maximum	18.77	31.94	23.09	58.13	120.48	Maximum	39.42	21.78	27.26	36.69	125.16
% of total	15	25	18	42	100	% of total	26	27	19	28	100	

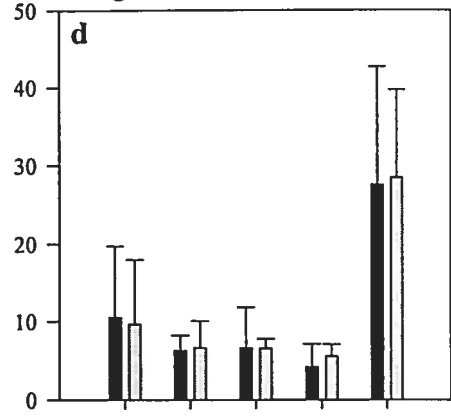
Figure 4

Among lakes variation – Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for the six reference lakes and the six cut lakes before harvesting on June (a, b and c) and on August (d, e and f) 2000

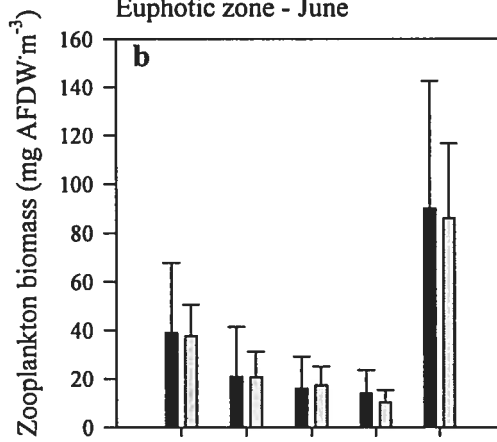
Water column - June



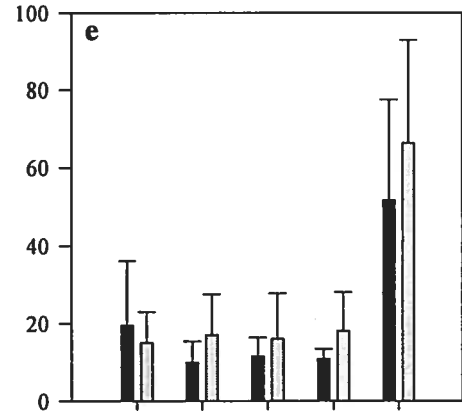
- August



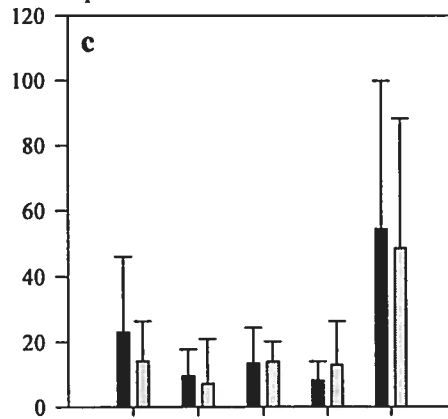
Euphotic zone - June



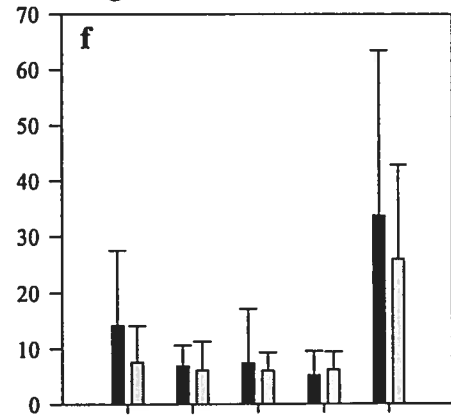
- August



Aphotic zone - June



- August

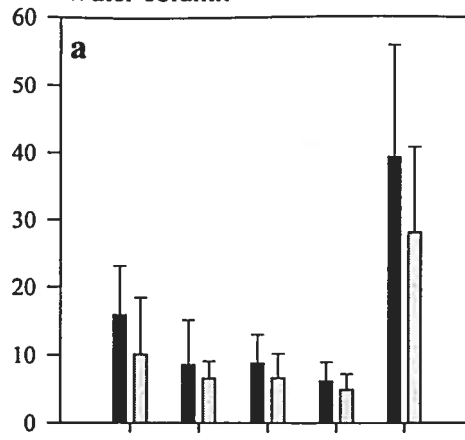


Reference lakes
 Cut lakes

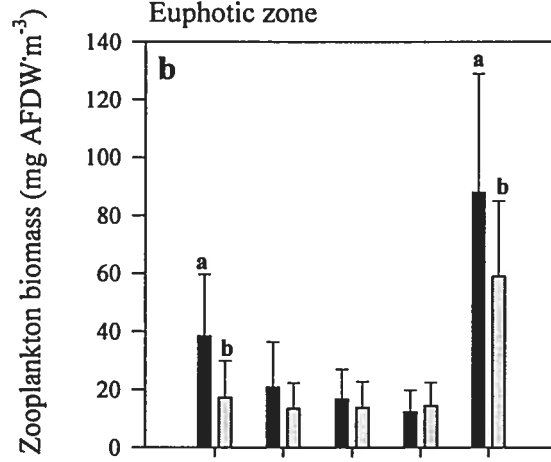
Figure 5

Among months variation – Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a), the euphotic zone (b) and the aphotic zone (c) for all 12 lakes in June and August 2000

Water column



Euphotic zone



Aphotic zone

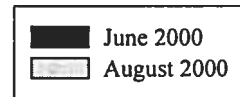
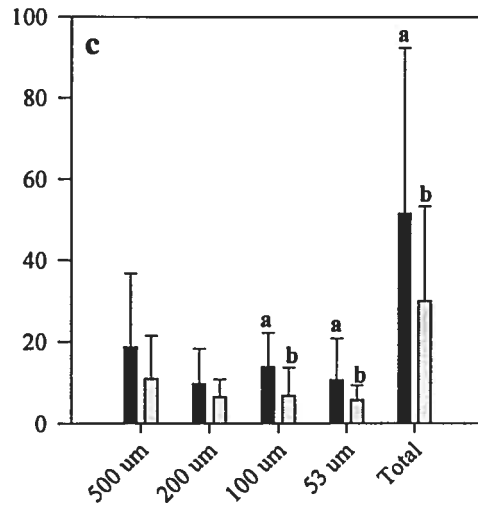
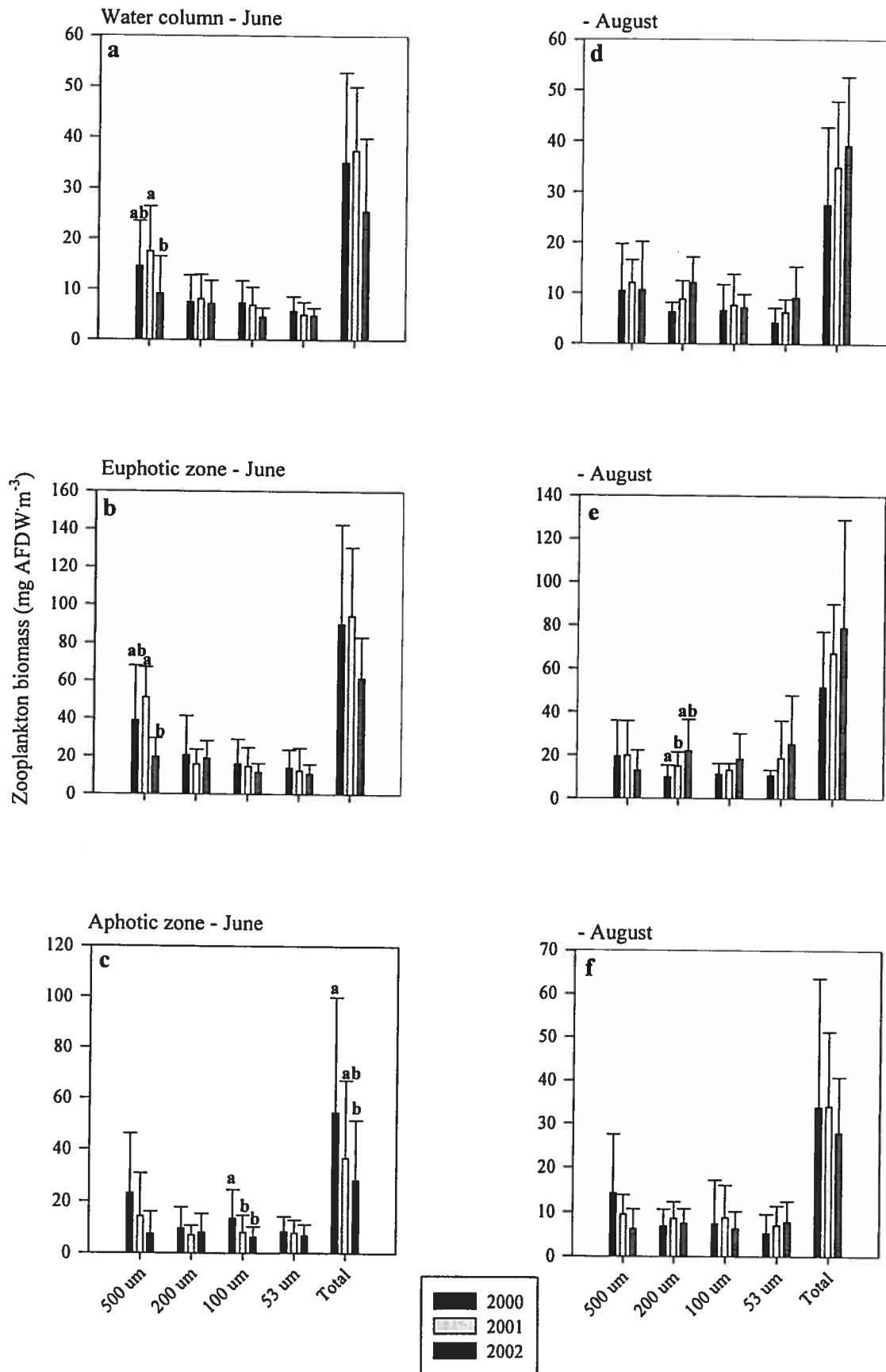


Figure 6

Among years variation – Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for the six reference lakes on June (a, b and c) and on August (d, e and f) 2000, 2001 and 2002



3.3. Post-harvest changes in zooplankton biomass

As significant differences in zooplankton variables were observed between sampling months in the euphotic and aphotic zones before harvesting, we assessed the effects of harvesting on separate months both for the comparative and BACI designs. Variation among years in the reference lakes was taken in account in the BACI design.

Comparative design - The comparative design did not allow us to detect important changes after harvesting between the reference lakes and the cut lakes. On the first post-harvest year (2001), we did not detect any changes in zooplankton variables, for the two months and the three water zones (Fig. 7). Two years after harvesting (2002), there was a trend for higher biomass after harvesting in the cut lakes, compared to the reference lakes, but this trend was significant only in June and in the euphotic zone (Fig. 8). The biomass of the total zooplankton and of the median size classes (100-200 and 200-500 μm) were higher in the cut lakes compared to the reference lakes, by 109 %, 134 % and 167 %, respectively (Fig. 8b). No change was observed for the smallest (53-100 μm) and largest (>500 μm) size classes. In August 2002, changes in the cut lakes, compared to the reference lakes, were more attenuated and not significant (Fig. 8 d-f).

BACI design - The BACI design showed more significant post-harvest changes in zooplankton variables than the comparative design (Fig. 9). As for the comparative study, significant pre-post harvest variations were mainly observed two years after harvesting, especially in June 2002 and in the euphotic zone when the Delta values for the total zooplankton biomass in the cut lakes were greatly higher than before harvesting (Fig. 9b). All size classes presented a similar increase in Delta values on June 2002, compared to pre-harvest conditions, but these increases were significantly only for the 53-100 and the 200-500 μm size class (Fig. 9b). Delta values were also significantly higher for the median size classes (100-200 and 200-500 μm) and total zooplankton biomass between post-harvest years (2001-2002) but no such difference were found for the largest size class (>500 μm) (Fig. 9b). In the whole water column, similar increases were also observed for the two median size classes (100-200, 200-500 μm) but only

between June 2001 and June 2002 (Fig. 9a). Compared to the pre-harvest year (2000), Delta values of zooplankton variables in the whole water column were not significantly higher in 2002 due to high variability among cut lakes before harvest. In the aphotic zone, changes were subtle and corresponded to a decrease of the Delta value of the 200-500 μm size class between June 2001 and June 2002 (Fig. 9c). In August, there were few significant changes, and if any, they occurred only in the euphotic zone, with lower Delta values in 2002 for the 200-500 μm size class and in 2001 for the 53-100 μm size class, compared to pre-harvest values (Fig. 9e).

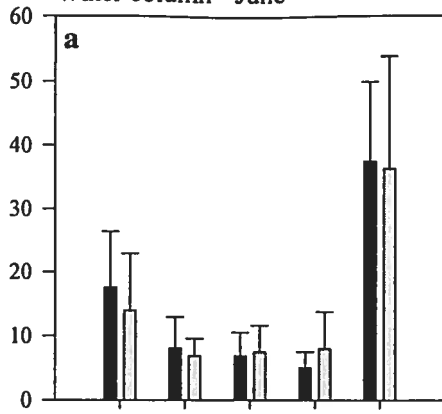
As a global comparison between Delta values for all cut lakes may be confounded by lake-to-lake variation in the responses to harvesting, we analysed the changes in the zooplankton variables in each cut lake, in comparison to mean values in the reference lakes. This comparison was done only for the euphotic zone where the highest changes were observed after harvesting with the BACI design. The response to harvesting was not systematic in the six cut lakes, but highly variable from lake to lake (Fig. 10). Before harvesting (2000), the biomass of total zooplankton and size classes in each cut lake were included in the range of variation observed in the six reference lakes, except for Lake DF9 in August 2000. One year after harvesting (2001), the biomass of zooplankton variables were also generally within the range of variation observed in the reference lakes in lakes DF2, DF9 and K8. However, in some cut lakes, we observed important deviations from the range of variation observed in the reference lakes, especially in lakes DA2, DF7 and K4. Lake DA2 had lower biomass of total zooplankton and of the >500 μm size class in June 2001 and of the 100-200 μm size class in August 2001 than the reference lakes. Lake DF7 showed lower biomass of all zooplankton variables in June 2001 and higher biomass in August 2001, compared to the reference lakes. Lake K4 presented a similar trend in 2001 for total zooplankton and the >500 and 200-500 μm size classes. Despite these variations in some lakes, the BACI design did not detect any significant pre-post harvest changes in the cut lakes in June 2001 (Fig. 9b) and only a small decrease in the biomass of the 53-100 μm size class in August 2001 (Fig. 9e). Two years after harvesting (2002), the significantly highest Delta values for the total zooplankton

and for the 200-500 μm and 100-200 μm in the cut lakes in June 2002 (Fig. 9b) were due to the greatest biomass observed in lakes DF2, DF9, K4 and K8, compared to the mean values in the reference lakes (Fig. 10). The size class 200-500 μm showed the most important increase in these lakes in June 2002, as well as the size class 100-200 μm in Lake DF2 and Lake K8. Less important changes were observed in 2002 for the small (53-100 μm) and the large (>500 μm) size classes than for the median size classes (100-200, 200-500 μm). In August 2002, lower significant Delta values for the 200-500 μm size class (Fig. 9e) can be related to slightly lower values in Lake DF2 and K4.

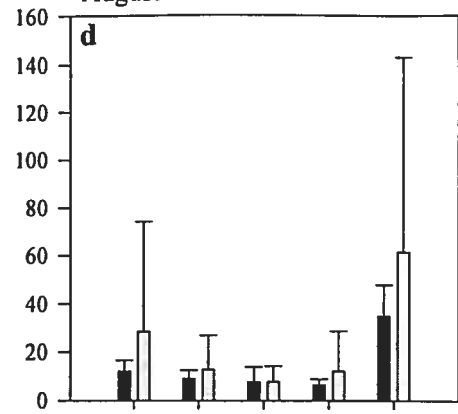
Figure 7

Comparative design 2001 – Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for the six cut lakes and the six reference lakes in June (a, b and c) and in August (d, e and f) 2001

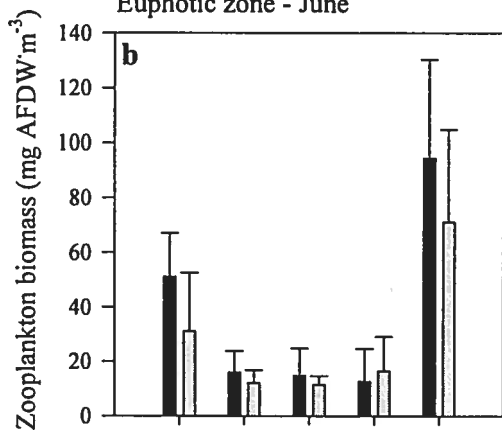
Water column - June



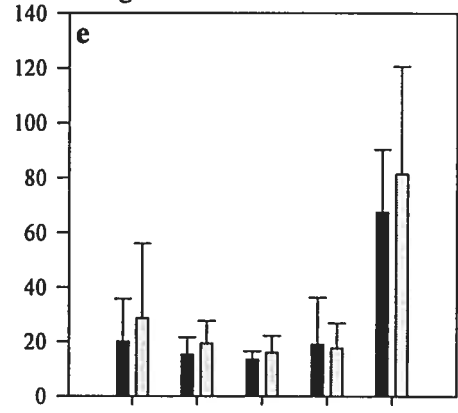
- August



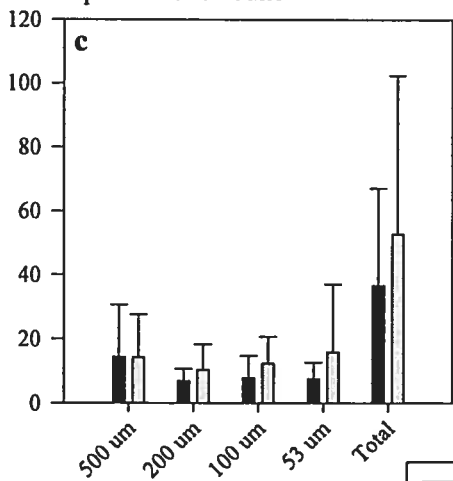
Euphotic zone - June



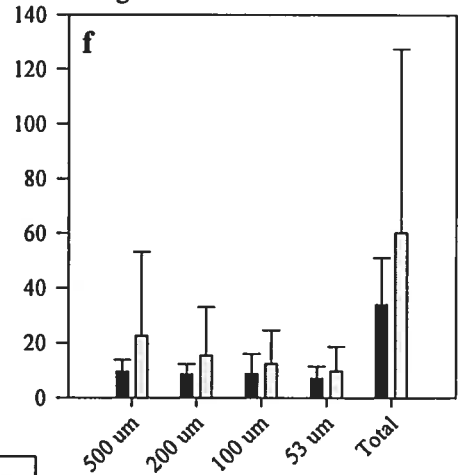
- August



Aphotic zone - June



- August



Reference lakes
 Cut lakes

Figure 8

Comparative design 2002. Mean and standard error of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for the six cut lakes and the six reference lakes in June (a, b and c) and in August (d, e and f) 2002

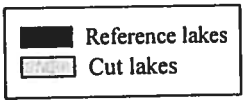
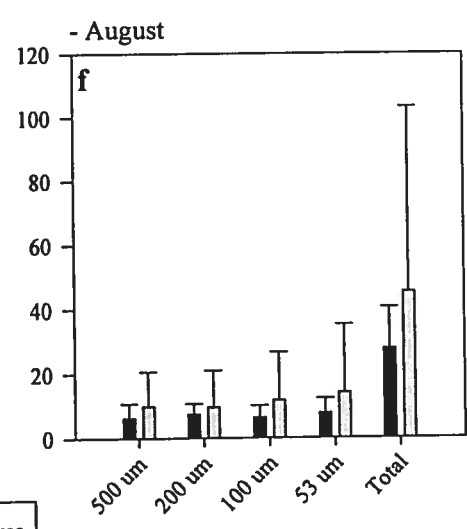
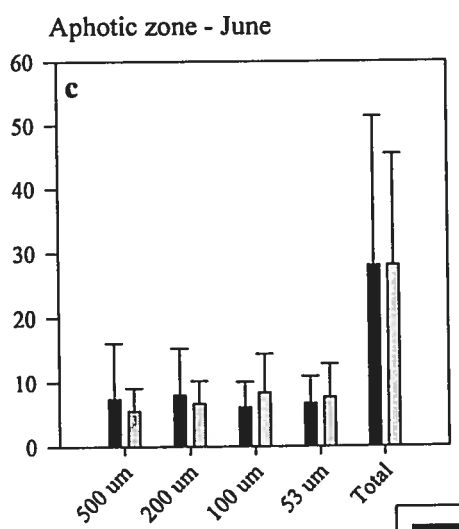
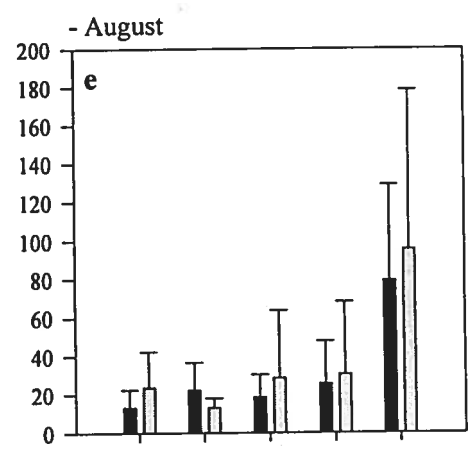
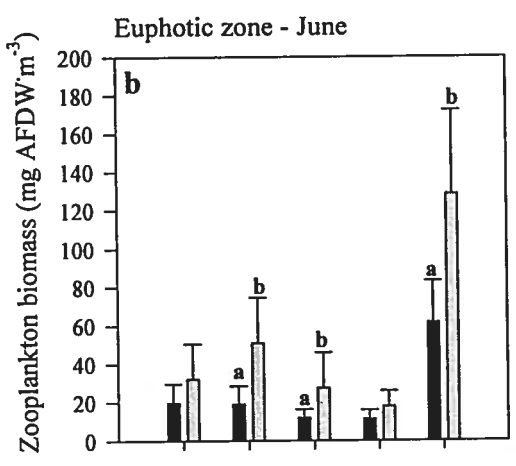
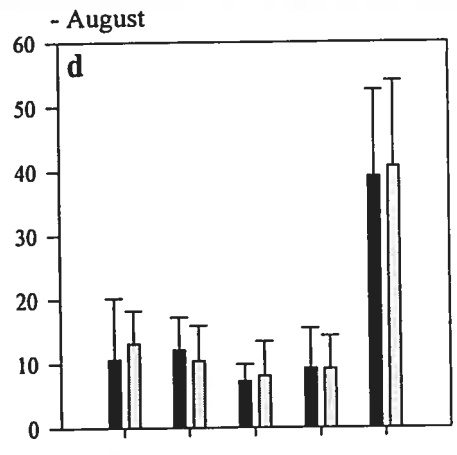
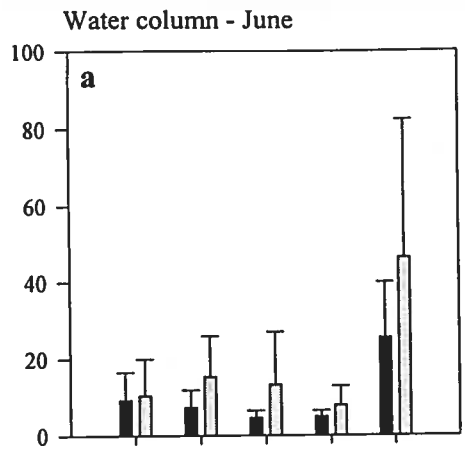


Figure 9

BACI design – Mean and standard error of delta values of zooplankton biomass (total and four size classes) from the water column (a and d), the euphotic zone (b and e) and the aphotic zone (c and f) for the six cut lakes in June (a, b and c) and in August (d, e and f) 2000, 2001 and 2002

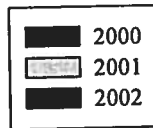
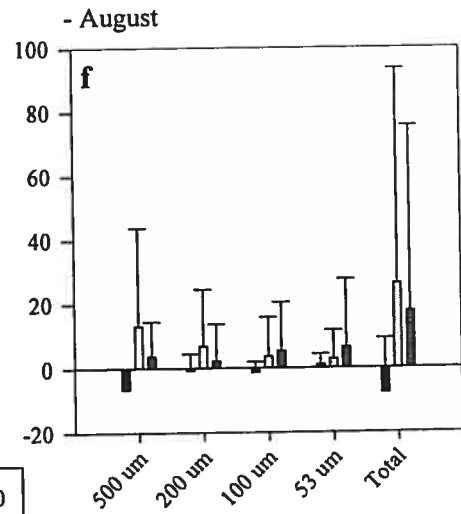
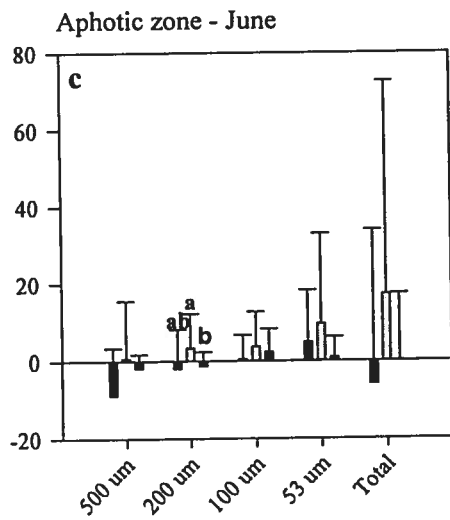
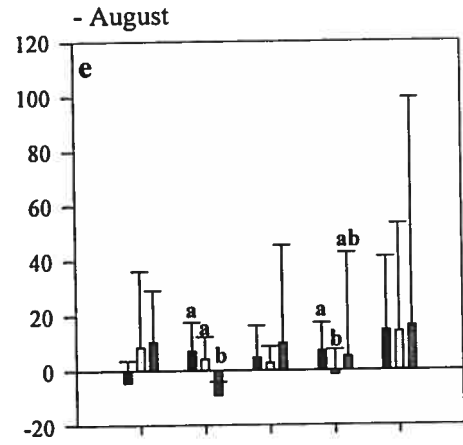
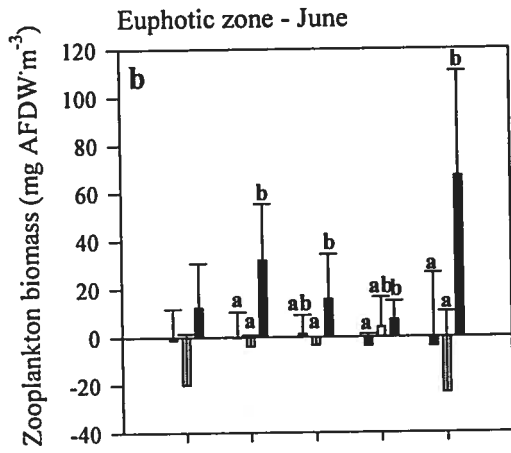
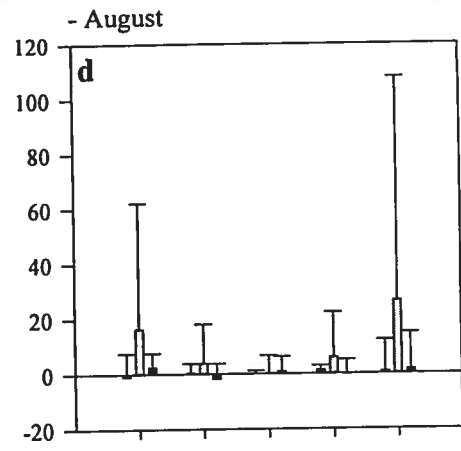
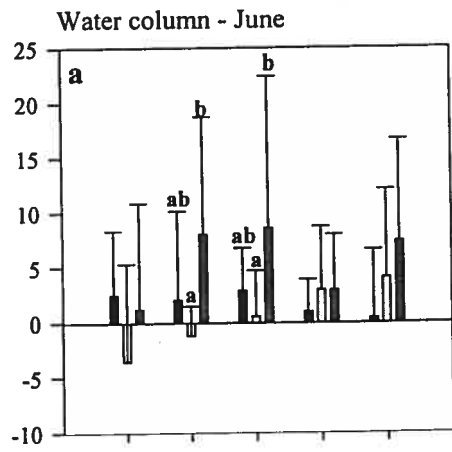
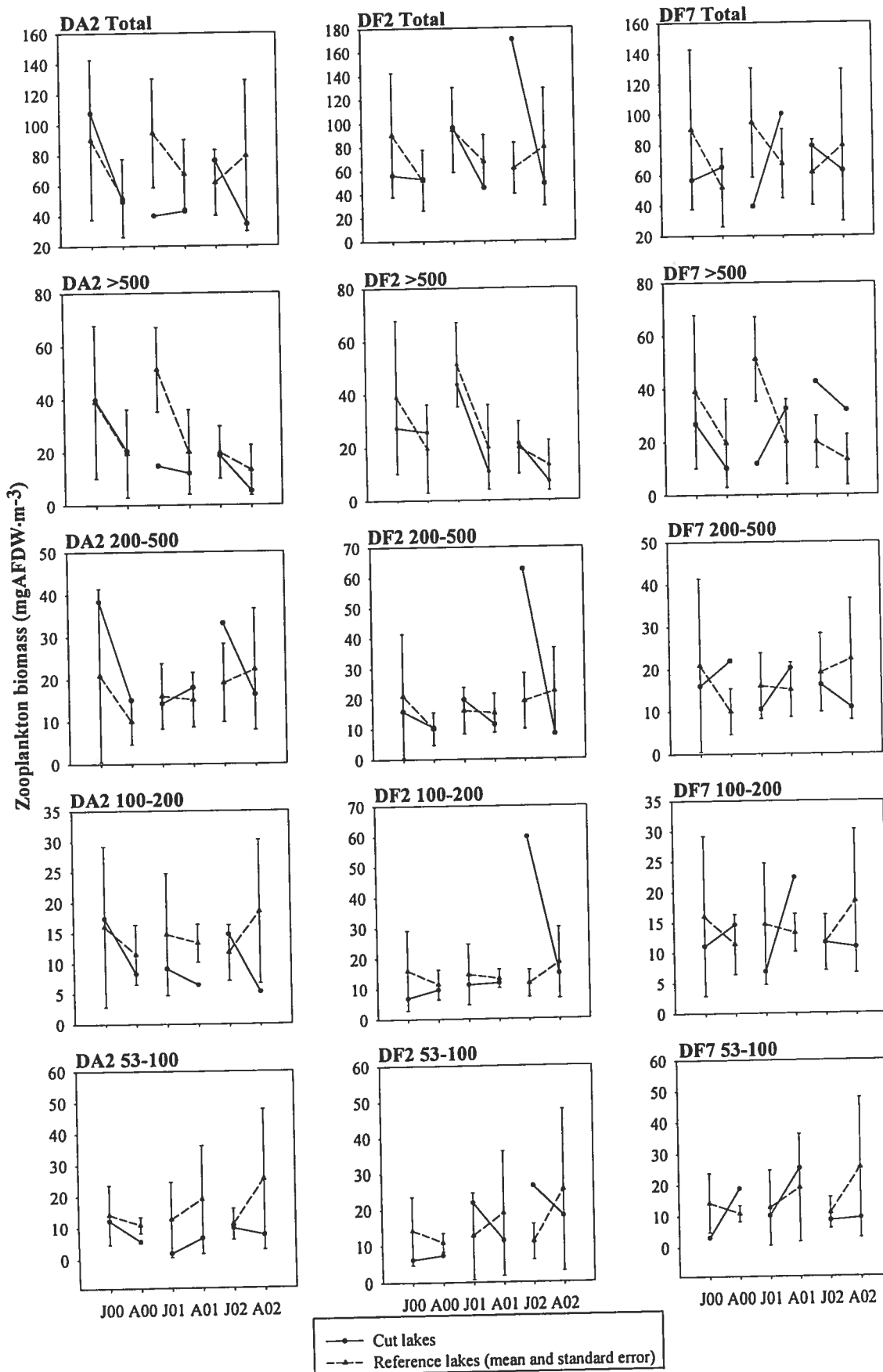
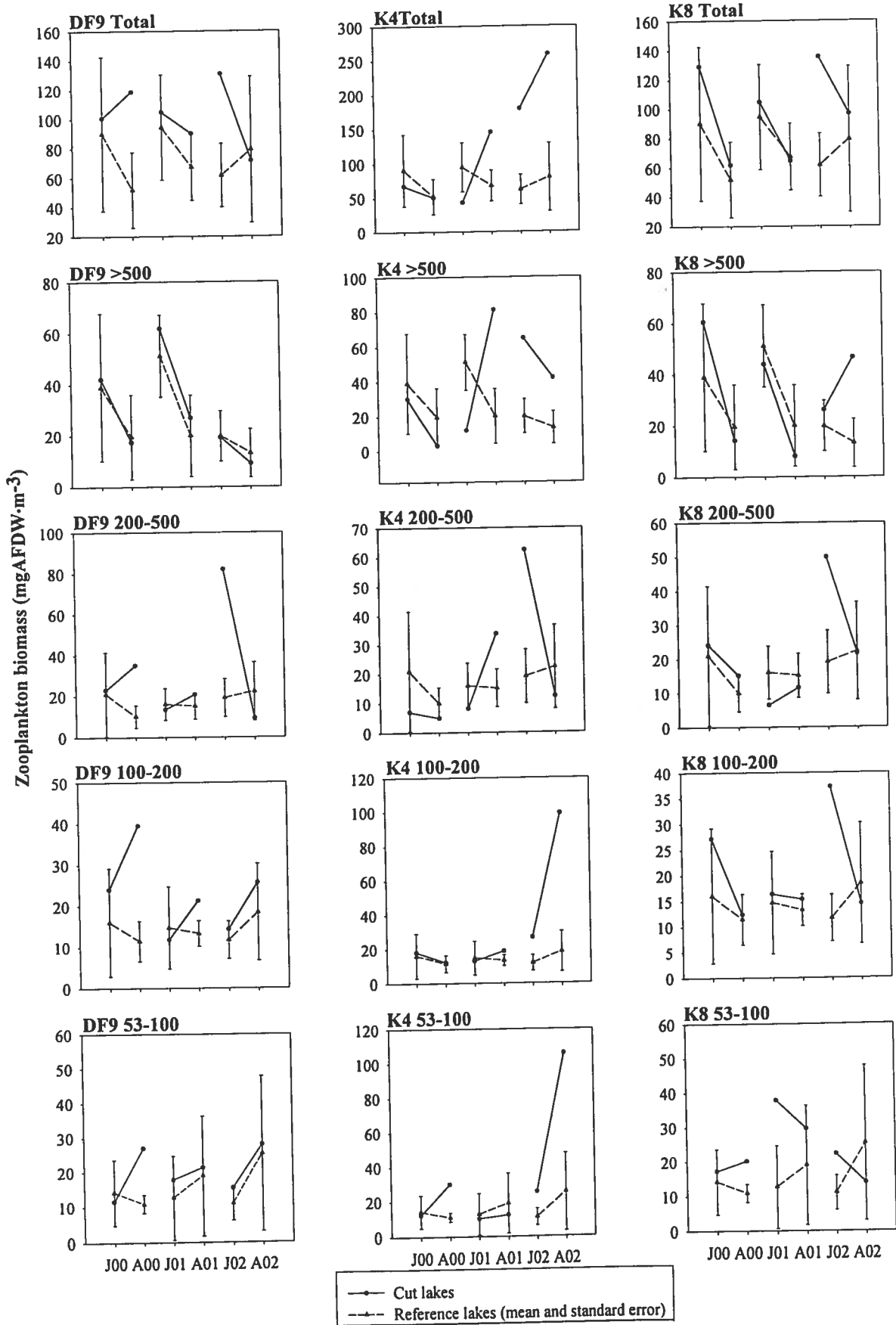


Figure 10

Biomass ($\text{mgAFDW}\cdot\text{m}^{-3}$) of total zooplankton and the four size classes (>500 , 200-500, 100-200 and 53-100 μm) in each cut lake (circle and complete line) compared to the mean values in the reference lakes (triangle and dash line) in June and August 2000, 2001 and 2002





3.4. Relationships between changes in zooplankton biomass and harvesting disturbance

Lake watersheds were logged on 44 to 79 % of their area (Table 5). Lakes DF7 and DF2 were the most impacted (logging >72 % of their watershed) and the lakes K4 and K8 the less impacted (44-48 %); lakes DA2 and DF9 had intermediate harvesting (62-69 %). However, the harvesting planning differed greatly between lakes and years. Lake DF2 watershed was the most intensively logged in 2001 (50 % of its area over a total of 72 %), while the other cut lakes got very low harvest in their watersheds in 2001 (<15 %) and were mainly logged in 2002. We calculated four indices of logging intensity based on the area of clear-cut logging on the watershed relatively to the lake volume or the drainage area, expressed in surface or percentage of logging (Table 5). The VIR index (Volumetric Impact Ratio), when expressed as the percentage of watershed area logged over the lake volume (%C/Vol) varied from a minimum of 27319 in Lake K8 to a maximum of 85660 in Lake DF2. When expressed as watershed area logged over lake volume ($\text{km}^2\text{C}/\text{Vol}$), it varied from a minimum of 680 in Lake K4 to a maximum of 2235 in Lake DF7. The other index corresponding to the percentage of watershed area logged over the drainage area (%C/DA) varied from a minimum of 9.8 in Lake K8 to a maximum of 84.3 in Lake DF2. When expressed as watershed area logged over drainage area ($\text{km}^2\text{C}/\text{DA}$), it varied from a minimum of 0.44 in Lake K4 to a maximum of 0.79 in Lake DF7. Based on these indices of harvesting intensity, Lake DF7, with the highest percentage of deforestation, should be considered as the most impacted due to its high drainage ratio (8.6) and drainage area (2.7 km^2) relatively to the lake area and volume (Table 2). In contrast, Lake DF2, besides having important watershed deforestation (72 %), showed lower index value when based on the ratio of watershed area logged over lake volume, due to its small volume ($8 \cdot 10^5 \text{ km}^3$) and drainage area (0.9) (Table 2). Lake K8, with only 48 % of watershed deforestation, showed relatively high index of harvesting intensity when expressed as $\text{km}^2\text{C}/\text{Vol}$, but the lowest index when expressed as percentage of lake volume or drainage area because of its large volume ($1.7 \cdot 10^5 \text{ m}^3$), drainage area (4.9 km^2) and drainage ratio (6.4). We did not detect any significant relationships between Delta values of the biomass of total zooplankton or of each size class and the indices of harvesting intensity based on RDA or regression

analyses ($P > 0.05$). For instance, the highest Delta values found for the biomass of total zooplankton in Lake DF2 and Lake K4 corresponded both to high indices of harvesting intensity in Lake DF2 (except for $\text{km}^2\text{C}/\text{Vol}$) and lower indices in Lake K4. The lowest Delta value for total zooplankton biomass was found in Lake DF7 which had the highest indices based on lake volume and based on $\text{km}^2\text{C}/\text{Vol}$ (Table 5).

Table 5

Intensity of forest harvesting in 2001, 2002 and for the both years, based on four intensity indices and delta values from the euphotic zone in June 2002 in each cut lakes. %Cut 2001 : percentage of forest harvesting on the watershed in 2001; %Cut 2002 : percentage of forest harvesting on the watershed in 2002; %Cut Total : percentage of forest harvesting on the watershed in 2001 and 2002; %C/Vol : ratio of percentage of forest harvesting on watershed over lake volume; km²C/Vol : ratio of forest harvesting area of watershed over lake volume; %C/DA : ratio of percentage of forest harvesting on watershed over drainage area; km²C/DA : ratio of forest harvesting area of watershed over drainage area

Cut lakes	%Cut 2001 (%)	%Cut 2002 (%)	%Cut Total (%)	%C/Vol (%/km ³)	km ² C/Vol (km)	%C/DA (%/km ²)	km ² C/DA
DA2	1.1	60.6	61.7	35230	785	27.7	0.62
DF2	50.4	21.9	72.3	85660	735	84.3	0.72
DF7	15.3	63.3	78.7	81420	2236	28.6	0.79
DF9	6.0	62.8	68.8	49258	893	38.0	0.69
K4	2.6	41.8	44.4	79487	680	51.9	0.44
K8	0.0	47.8	47.8	27319	1336	9.8	0.48
Mean	12.6	49.7	62.3	59729	1111	40.0	0.62
Standard error	19.3	16.2	13.7	25665	599	25.7	0.14
Minimum	0.0	21.9	44.4	27319	680	9.8	0.44
Maximum	50.4	63.3	78.7	85660	2236	84.3	0.79

Cut lakes	Delta 53-100 (μ m)	Delta 100-200 μ m	Delta 200-500 μ m	Delta > 500 μ m	Delta Total Zooplankton
DA2	-1.28	3.00	14.08	-1.23	14.57
DF2	15.49	48.01	43.54	1.46	108.50
DF7	-2.43	-0.04	-2.86	22.66	17.33
DF9	4.38	2.57	62.80	-0.60	69.14
K4	14.45	14.98	43.23	45.12	117.79
K8	11.26	25.51	30.76	6.24	73.78
Mean	6.98	15.67	31.92	12.28	66.85
Standard error	7.88	18.56	23.43	18.38	43.74
Minimum	-2.43	-0.04	-2.86	-1.23	14.57
Maximum	15.49	48.01	62.80	45.12	117.79

3.5. Zooplankton-environment relationships before and after harvest

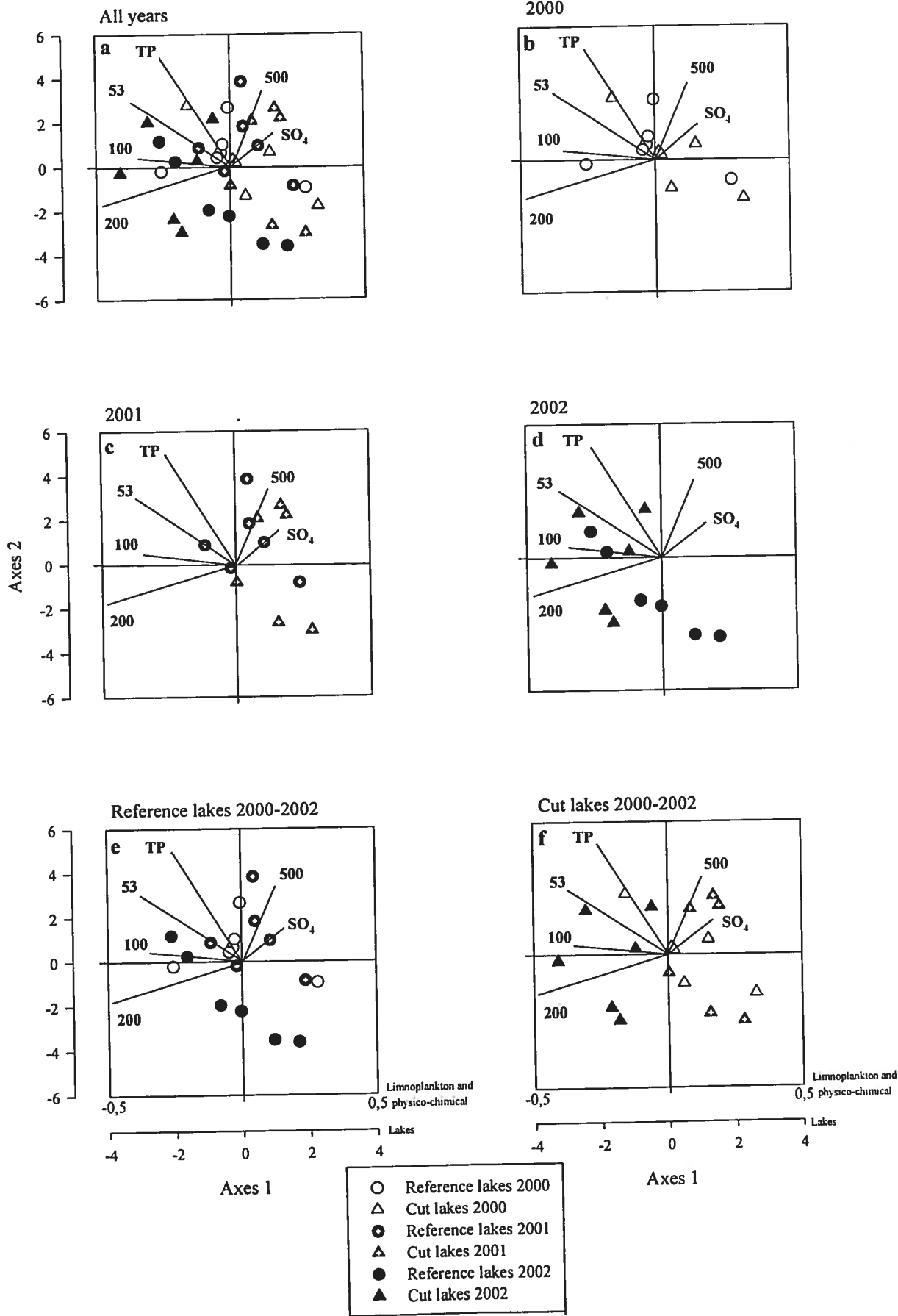
We tested the relationships between the biomass of the four zooplankton size classes in the euphotic zone (Table 4) and the 14 water quality variables (Table 3) in the 6 cut lakes and the 6 reference lakes over the three years survey (Fig. 11). Sulphates (SO_4 ; $P = 0.015$) and total phosphorus (TP; $P = 0.025$) were the only variables included in the significant RDA model ($P = 0.0046$) (Fig. 11a). SO_4 was related ($r = 0.56$) to the first axis of the ordination biplot, while TP was related to the second axis ($r = 0.44$). Higher TP concentrations in lake water are associated to higher biomass of the small size class (53-100 μm), while higher SO_4 concentrations were positively related to higher biomass of the large size class (>500 μm) and negatively to that of the median size classes (100-200, 200-500 μm).

When considering the trajectories of the cut lakes and the reference lakes in the ordination biplot for the pre- (2000) and post-harvest (2001-2002) years, we showed that the reference lakes and the cut lakes did not discriminate from each other based on their relationships between zooplankton variables and water quality variables in the pre-harvest year (Fig. 11b) but they had different positions in the post-harvest years (Fig. 11 c-d). In 2001, cut lakes had lower TP concentrations and lower biomass of three zooplankton size classes (53-100, 100-200, 200-500 μm) than the reference lakes (Fig. 11c). In 2002, the pattern inversed and the cut lakes had higher concentrations of TP and higher biomass of the three same size classes compared to the reference lakes, four of them having low TP concentrations (Fig. 11d).

When considering year-to-year changes in the reference lakes (Fig. 11e) or in the cut lakes (Fig. 11f), we noted that the reference lakes had lower TP concentrations and zooplankton biomass of the 53-100, 100-200 and 200-500 μm size classes in 2002, compared to 2000 and 2001. In opposite, cut lakes had higher TP concentrations and higher zooplankton biomass of the same size classes in 2002, compared to 2000 and 2001.

Figure 11

Ordination biplots from a redundancy analysis testing the relationships between the four size classes of zooplankton biomass with water quality variables in the euphotic zone of the 6 reference lakes (circles) and the 6 cut lakes (triangles) in June 2000 (white), 2001 (white and black) and 2002 (black). Total phosphorus (TP) and sulphates (SO_4) were the only variables retained in the RDA model



4. Discussion

4.1. Pre-harvest conditions and natural sources of variation

Total zooplankton biomass (35-44 mg AFDW·m⁻³) observed before harvesting in our lakes was of the same order of magnitude, but slightly lower, than other zooplankton biomass reported in Boreal Shield lakes in Eastern Canada. Yan (1986) reported a mean total zooplankton biomass of 57 mg·m⁻³ in 6 lakes on the Canadian Shield in Ontario (based on length-dry-weight estimates of crustaceans). Patoine et al. (2000) found a mean biomass of total zooplankton of 53 mg AFDW·m⁻³ before harvesting in 20 Boreal Shield lakes of the same region, when using the same sieving method. Bondallaz (2002) found similar biomass of total zooplankton (45 mg AFDW·m⁻³) in a series of 12 lakes in the same region. The mean biomass of the four size classes reported in our study was also similar to values reported in the previous studies conducted in the same region (53-100 µm: 6.8-9.6 mg AFDW·m⁻³; 100-200 µm: 8-10.5 mg AFDW·m⁻³; 200-500 µm: 8.6-18.1 mg AFDW·m⁻³; >500 µm: 12.7-20.9 mg AFDW·m⁻³) (Patoine et al. 2000; Bondallaz 2002).

In our study, we analysed zooplankton biomass in three water zones: the total water column, the euphotic zone and the aphotic zone. We observed higher mean biomass of total zooplankton and of each size class in the euphotic zone than in the two other water zones. As sampling was carried out at daytime, this higher concentration of zooplankton in the euphotic zone suggests that zooplankton distributed mainly in the euphotic zone at daytime because it is not too much vulnerable to predation by planktivores. Recently, Bertolo et al (2004) showed in these Boreal Shield lakes a lack of top-down effects on zooplankton due to the uncoupling of the littoral and the pelagic food webs. He found that the fish community depends mostly on benthic resources, suggesting that only low planktivory occurred in our study lakes.

Our lake selection enables us to compare lakes sharing similar limnological features (Duhaimé and Pinel-Alloul 2005 in press). Before harvesting, we did not detect any natural variation in the morphometry, water quality and zooplankton

variables between the selected reference lakes and the lake scheduled to be logged (cut lakes). However, as expected, we found significant variations in zooplankton variables among sampling months and years. The biomass of total zooplankton and of some size classes was higher at the beginning of the summer (June), compared to late summer (August). Patoine et al. (2000) and Bondallaz (2002) also reported that sampling month was an important source of natural variation in zooplankton biomass in eastern Canadian Shield lakes, equivalent or even greater than lake-to-lake variation. Seasonal variation in zooplankton biomass may be related to several environmental processes. Zooplankton biomass in Boreal Shield lakes is usually higher in spring (June) than in late summer (August and September) because high runoff at spring increases nutrient loading from watershed to lakes (Lamontagne et al. 2000) and provides optimal food conditions for zooplankton with high density of small edible phytoplankton (Diatoms, Chrysophytes and Cryptophytes) (Planas et al. 2000). During summer, increasing abundance of inedible phytoplankton and increasing predation by vertebrates and invertebrates reduce zooplankton biomass (Horne and Goldman 1994).

Year-to-year variation in the reference lakes showed relatively similar zooplankton biomass for all variables in 2000 and 2001, but lower biomass were found in June 2002 compared to previous years. Bondallaz (2002) also found negligible year-to-year variation in zooplankton biomass in 6 reference lakes of the same region between 2000 and 2001. The decreased biomass observed in June 2002 for the crustacean size class ($>500 \mu\text{m}$) in the whole water column and in the euphotic zone, and for the rotifer size class (100-200 μm) and the total zooplankton in the aphotic zone, could not be related to lower input of nutrients by runoff in 2002. When examining runoff data (Lab. Richard Carignan), we found that runoff from watersheds of the cut lakes was significantly higher in spring 2002 compared to spring 2001 ($P = 0.0022$) and 2000 ($P = 0.0032$), but not different between 2000 and 2001.

4.2. Post-harvest conditions and effects of forest harvesting on zooplankton biomass

Patoine et al. (2000) showed that testing the responses of lake zooplankton to harvesting disturbance at different months during summer, rather than using an annual mean, allowed to detect more significant variations between reference and cut lakes when using a comparative design. In our study, we also detect important changes in zooplankton biomass between June and August. Thus, we decided to test the effect of harvesting on separate months (June and August) instead than during summer.

During the first post-harvest year (2001), we did not detect significant effects of forest harvesting both with the comparative and the BACI designs. The biomass of the total zooplankton and of each size class in 2001 was generally similar to that observed during the pre-harvest year (2000). This lack of effect during the first post-harvest year may be explained by the low intensity of harvesting (lower than 15 % of watershed area) in 2001 in the watershed of five cut lakes over six. Bondallaz (2002) had monitored six reference lakes and six cut lakes in the same area in 2000 and 2001 (different groups of lakes; 38 % of logging in average on watershed area: 15-56 %). He also reported no significant pre-post harvest differences when using the mean summer size-fractionated biomass and a comparative design. However, he found higher mean zooplankton biomass after harvesting in total zooplankton and in three size classes (>500, 100-200, 53-100 μm) when comparing cut lakes before and after perturbation.

During the second post-harvest year (2002), both the comparative and BACI designs showed significant increases in zooplankton biomass. The BACI design gave a better performance than the comparative design because we controlled for the natural sources of variation between lakes and years. The effects were the most pronounced in June and in the euphotic zone. With the comparative design, we observed significant higher zooplankton biomass of the total zooplankton and of the rotifer (100-200 μm) and copepodite (200-500 μm) size classes from the euphotic zone in June 2002 in the cut lakes compared to the reference lakes. These variations were also detected with the BACI design for the algal (53-100 μm), rotifer (100-200 μm) and copepodite (200-500 μm) size classes on June 2002 in

the euphotic zone, but not for the crustacean size class ($>500 \mu\text{m}$). In the whole water column, similar increases were also detected for the median size classes (100-200, 200-500 μm). Several factors may explain why it took two years after harvesting to detect significant increases in zooplankton biomass. First, forest harvesting during the first post-harvest year (2001) was not important enough (24 % of watershed area in average: 1-51 %) to induce important changes. Significant increases in zooplankton biomass only occurred during the second post-harvest year (2002) when harvesting was completed in average on 62 % of watershed area (44-79 %). Secondly, higher runoff at spring 2002 may also have produced higher washout and inputs of nutrients and DOC in the cut lakes. Indeed, climatic changes, especially higher precipitation and runoff at spring or during summer can intensify the effects of harvesting on Boreal Shield lakes by increasing the exportation of nutrients from logged watersheds to lakes (Lamontagne et al. 2000) and subsequently increase nutrients and DOC concentrations (Carignan et al. 2000) and plankton biomass in lakes (Planas et al. 2000; Patoine et al. 2000). Similar climatic effects were also noted in Boreal Plain lakes (Prepas et al. 2001).

Our study supports the hypothesis of higher zooplankton biomass in the cut lakes post-harvest, compared to the pre-harvest conditions (BACI design) or compared to the reference lakes (comparative design). It indicates that changes were noticeable only when watershed were logged on more than 40 % of their area, as reported in earlier studies (Carignan et al. 2000; Pinel-Alloul et al. 2002). Moreover, this increase in zooplankton biomass occurred only at spring in June 2002 and was not significant in late summer (August). This is consistent with results reported by Patoine et al. (2000) who also found significant increases in the biomass of total zooplankton, crustaceans ($>500 \mu\text{m}$) and rotifers (100-200 μm) in June or July but not in September, during the first post perturbation year. This seasonal effect may be caused by variation in precipitation between months resulting in important changes in runoff (Patoine et al. 2000; Prepas et al. 2001). Runoff values in the watershed of our cut lakes (Richard Carignan laboratory, unpublished data) revealed that mean runoff for all lakes over the three years survey was 3.6 times more important in spring than in summer. When testing for each year separately, we observed higher runoff values in spring compared to summer in 2000 ($P = 0.0022$), 2001 ($P = 0.0022$) and 2002 ($P = 0.0024$).

In our study, we found more significant effects of forest harvesting on zooplankton size fractionated biomass than previous studies (Patoine et al. 2000; Bondallaz 2002). Those results may be explained by differences between studies in harvesting intensity, study design and zooplankton sampling. Patoine et al. (2000) tested the effects of logging on zooplankton size-fractionated biomass using a comparative approach and sampling on the whole water column. The intensity of harvesting was more variable (7-73 %) and lower (in average 38 % of watershed area) than in our study. Moreover, some morphometric characteristics varied among the two groups of cut lakes. In our study, the lake depth was smaller, the slope of the watershed was steeper and the drainage ratio slightly lower than in the study of Patoine et al (2000). This can affect lake responses to harvesting. Bondallaz (2002) used a comparative and a BACI designs but compared only mean zooplankton biomass over the water column during summer 2000 (pre-harvest) and 2001 (post-harvest), when runoff was lower than in 2002. He did not monitor the same lakes as the ones we selected and the intensity of harvesting was lower (15-56 % of watershed area: 38 % in average). In our study, we also used a BACI and comparative designs, but we sampled three water zones and selected lakes with two-fold higher harvesting intensity (44-79 %, 62 % of watershed area in average). We showed the most important pre-post harvest changes in zooplankton variables in the euphotic zone were zooplankton was more concentrated.

4.3. Effects of forest harvesting on micro- and macrozooplankton size classes

Our study detected different effects of harvesting on the biomass of zooplankton size classes. We cannot conclude that the biomass of the microzooplankton (size classes: 53-100 and 100-200 μm) increased more after harvesting than this of the macrozooplankton (size classes: 200-500 and >500 μm). However, we found more significant changes in the biomass of the small (53-100 μm) and the median size classes (100-200, 200-500 μm) than of the largest (>500 μm) size class in June 2002, compared to pre-harvest biomass. The median size classes responded the most to harvesting disturbance both in the euphotic zone and the whole water column. The increase in the small and median size class after harvesting in June

2002 can be related to higher TP concentrations in cut lakes as shown by the relationships between water quality and zooplankton variables (RDA zooplankton-environment analysis). Simple regressions also revealed similar positive relationships between TP and the biomass of the 53-100 μm ($P = 0.001$; $R^2 = 0.27$) size class and of the total zooplankton ($P = 0.02$; $R^2 = 0.15$). Moreover, the algal and rotifer size classes (53-100, 100-200 μm), and the total zooplankton biomass, were negatively related to Secchi depth ($P = 0.0005-0.01$; $R^2 = 0.18-0.30$), suggesting that lower transparency, due to higher water colour and DOC concentrations, increased the biomass of microzooplankton. So, both the increases of TP and DOC concentrations from 2000-2001 to 2002 in the cut lakes seems to increase the microzooplankton biomass. In contrast, the biomass of the crustacean (>500 μm) size class was negatively related to Chl. *a* ($P = 0.044$; $R^2 = 0.11$) and positively to DOC ($P = 0.038$; $R^2 = 0.12$). Some authors have proposed that the increase in DOC diminished the light penetration and the ability to visual vertebrate predators to locate and catch their prey (mainly large zooplankton) (Wissel et al. 2003; Brooks and Dobson 1965; Taylor, 1980). Indeed, Wissel et al. (2003) reported that higher water colour resulted in higher zooplankton abundance. DOC increase might also diminish the diurnal vertical migration (DVM) since zooplankton is less vulnerable to visual fish predators (Dodson 1990; Wissel et al. 2003). Some authors also suggested that higher DOC concentrations may reduce zooplankton biomass because of a decrease in primary production (Patoine et al. 2002b; Prepas et al. 2001) or because of an increase in Chaoborids, also less visible to fish predators (Wissel et al. 2003). Our results gave more support to an increase in the biomass of microzooplankton size classes due to increasing TP concentration after harvesting and no change in macrozooplankton because this size class is more influenced by the predation of visual predators. With higher DOC concentration and lower transparency, DVM behaviour is less adaptive because of lower predation pressure (Wissel et al. 2003). This could explain why we found higher biomass of the copepodite size class (200-500 μm) in the euphotic zone in June 2002 and less biomass of this size class in the aphotic zone in June 2002 two years after harvest, compared to pre-harvest year (2000) and the first post-harvest year (2001). The different responses of zooplankton size classes could also be related to changes in life histories among small rotifers and large crustaceans. The two smallest size classes composed

mainly of algae and rotifers responded directly to increases in nutrients after harvesting because algal biomass increased with TP and rotifers have parthenogenetic reproduction and short generation times. The copepodite size class composed of small cladocerans and immature copepods also respond to harvesting. In contrast, the crustacean size class including adult copepods with longer generation time (>1 year) did not respond to harvesting.

4.4. Relative influence of harvesting and environmental factors

Despite significant changes (Delta values) after harvesting in zooplankton biomass in the cut lakes, we could not relate these changes to the indices of harvesting intensity. Lake DF7, with the highest deforested area in its catchment, had the lowest Delta for total zooplankton, after Lake DA2, and the size classes <500 μm , and the highest for the >500 μm size class. In contrast, Lake K4, with the lowest deforested area in its catchment, showed high Delta values for total zooplankton and all size classes. Previous studies indicated that the effects of forest harvesting may be increased by higher drainage ratio (>4 : Carignan et al. 2000; >8 : Prepas et al. 2001), higher percentage of logging on catchment (Plamondon, 1993; Lehmann, 1994; Rask et al. 1998; Carignan et al. 2000), higher percentage of wetlands in the watershed (Pinel-Alloul et al. 2002) and higher precipitation (Carignan et al. 2000; Prepas et al. 2001) or lower water residence time (Carignan and Steedman, 2000), lower lake depth (<6 m: Prepas et al. 2001) and lower slope (Pinel-Alloul et al. 2002). In our study, Lake DF7 and Lake K8, having the highest drainage ratio (8.6 and 6.4), have different responses to harvesting with low Delta values in Lake DF7 and higher in Lake K8. Also, we could not relate changes after harvesting in zooplankton variables to variation in the slope of watershed between lakes. The steeper slopes were observed in lakes DA2, DF7 and K4, which showed different Delta values after harvesting. These results highlight the difficulty to isolate the variation caused by forest harvesting from the natural year-to-year variation in climate as previously stated in other studies (Steedman 2000; Steedman and Kushneriuk 2000; Prepas et al. 2001; Pinel-Alloul et al. 2002). In our study, we found significant changes in zooplankton variables 2 years after harvesting in June 2002 when there was higher runoff. Higher precipitation and runoff in deforested watershed may have produced an increase in the loading of nutrients and in algal biomass which

subsequently induce an increase in zooplankton biomass. This effect could not be detected in 2001 when runoff was lower. In logged-watershed lakes, studies revealed lower DOC exportation from the watershed and lower DOC concentration in the lake when temperature and precipitation were under normal (Schindler et al. 1996), and inversely higher light extinction coefficient (Carignan et al. 2000) and higher TP concentration during the rainier years because of an increase in runoff (Prepas et al. 2001). Thus, it is still difficult, even when using a BACI design, to state the relative influence of climate events such as high precipitation and harvesting. At least, we can state that the impacts of harvesting are greatly enhanced during year of higher runoff.

In our study, DOC and TP concentrations, two variables that may induce higher zooplankton biomass, have increased after forest harvesting (Carignan: personal com. data not shown) but there was no change in Chl. *a* biomass (Desrosiers: personal com. data not shown). Over the 3-years survey, some zooplankton variables in the cut lakes showed positive relationship with TP (53-100 μm and total) and DOC (>500 μm and total) and a negative one with Secchi (53-100, 100-200 μm and total) and Chla (>500 μm). In previous studies, water colour, TP and DOC concentrations were higher after forest harvesting (Rask et al. 1993 and 1998; Carignan et al. 2000; Steedman 2000; Steedman and Kushneriuk 2000; Prepas et al. 2001; Pinel-Alloul et al. 2002). Higher biomass of primary producers was also detected (Planas et al. 2000; Rask et al. 1993; Nicholls et al. 2003). Positive relationships between zooplankton biomass and nutrients were reported in several studies on Boreal Shield lakes (Pace 1986; Yan 1986; Patoine et al. 2000, 2002b). In our study, we found a positive relationships between the zooplankton of small size (<500 μm) and TP concentrations in the cut lakes, as previously observed by Patoine et al. (2000); the large zooplankton (>500 μm) was not related to TP, but to SO_4 concentrations, either on pre- or post-harvest years. Bondallaz (2002) did not detected relationships between zooplankton variables and water quality variables during 2000 and 2001. However, Bondallaz (2002) and Currie et al. (1999) reported a negative relationship between larger zooplankton and Chl. *a* biomass, while Pace (1986) noted a positive relationship between Chl *a* biomass and both the micro and macrozooplankton biomass. As in

our study, there was no change in algal biomass after harvest and the bottom-up effect of higher nutrients did not cascade to the zooplankton level. This lack of bottom-up effect may be caused by the higher DOC concentration in cut lakes after harvest, reducing light penetration and phytoplankton primary production (Jackson and Hecky, 1980). It is also possible that the increase of zooplankton biomass of small size classes results from an increase in the bacterioplankton because of higher DOC.

Acknowledgements

This research was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) in partnership with Canada forestry industry (Abitibi-Consolidated, Cartons Saint-Laurent, Donohue, Kruger) and the fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche (FCAR). We thank Mathieu Bondallaz (M.Sc.) for sampling campaign and zooplankton analysis in 2000 and 2001, and formation on field sampling and laboratory techniques, Pierre Legendre for help in statistical analysis, Ginette Méthot for helpful comments, Richard Carignan and Dolores Planas for morphometric and water quality data and Pierre D'Arcy and Marc Bélanger in charge of field logistic.

References

- Atlas national du Canada. 2003. Ressources Naturelles Canada.
http://atlas.gc.ca/site/français/learning_ressources/borealforest/boreal_descrip.html
- Bertolo, A., Carignan, R., Magnan, P., Pinel-Alloul, B., Planas, D. and E. Garcia. 2004. Decoupling of pelagic and littoral food webs in oligotrophic Canadian Shield lakes. *Oikos*. Submitted.
- Bondallaz, M. 2002. Étude expérimentale de l'impact de la coupe forestière sur la biomasse et la structure du zooplancton des lacs de l'écozone boréale. Département des Sciences Biologiques. Université de Montréal. Montréal. 84 p.
- Box, G. E. P. and G. C. Tiao. 1975. Intervention analysis with application to economic and environmental problems. *J. Amer. Statist. Ass.* 70 : 70-79.
- Brooks, J. L. and S. I. Dobson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*. 150: 28-35.
- Carignan, R. and R. J. Steedman. 2000. Impacts of major watershed perturbations on aquatic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 1-4.
- Carignan, R., D'Arcy, P. and S. Lamontagne. 2000. Comparative impacts of fire and forest harvesting on water quality in Boreal Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (suppl. 2) : 105-117.
- Currie, D. J., Dilworth-Christie, P. and F. Chapleau. 1999. Assessing the strength of top-down influences on plankton abundance in unmanipulated lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 : 427-436.
- Dodson, S. I. 1990. Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1195-1200.
- Duhaime, L. and B. Pinel-Alloul. 2005. Méthode de sélection de lacs de référence dans le cadre d'une étude Before-After Control-Impact (BACI) évaluant les effets des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de la forêt boréale. *Rev. Sci. Eau*. Sous presse
- Filion, J.-M., Chain, P. and M. Futter. 1993. Cantilevering vertical tow nets to reduce tow-line-induced zooplankton avoidance. *J. Plank. Res.* 15 : 581-587.
- Güde, H. 1986. Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in a water column of lake Constance. *J. Plankton. Res.* 8 : 795-810.
- Harig, A. L. and M. B. Bain. 1998. Defining and restoring biological integrity in wilderness lakes. *Ecol. Appl.* 81 : 71-87.

- Havens, K. E. and T. Hanazato. 1993. Zooplankton community response to chemical stressors : a comparison of results from acidification and pesticide contamination research. *Environ. Pollut.* 82 : 277-288.
- Hessen, D. O. 1992. Dissolved organic carbon in a humic lake : Effects on bacterial production and respiration. *Hydrobiologia.* 229 : 115-123.
- Hobbie, J. E., Bahr, M. and P. A. Rublee. 1999. Controls on microbial food webs in oligotrophic arctic lakes. *Arch Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 54 : 61-76.
- Horne, A. J. and C. R. Goldman. 1994. *Limnology*. McGraw-Hill. New York. 576 P.
- Jackson, T. A. and R. E. Hecky. 1980. Depression of primary productivity by humic matter in lake and reservoir waters of the boreal forest zone. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 : 2300-2317.
- Lamontagne, S., Carignan, R., D'Arcy, P., Prairie, Y. T. and D. Paré. 2000. Element export in runoff from eastern Canadian Boreal Shield drainage basins following forest harvesting and wildfires. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 118-128.
- Lampert, W. and U. Sommer. 1997. *Limnoecology : The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press, New York. 382 p.
- Legendre, P. and L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam. xv + 853 p.
- Lehmann, R. 1994. *Forest clearance and lake water quality on the canadian shield*. Department of biology, McGill University, Montréal. 73 p.
- L'État des forêts 2002-2003. Ressources Naturelles Canada.
http://www.nrcan.nrcan.gc.ca/cfs-scf/national/what-quoi/sof/sof03/overview_f.html
- Masson, S. and B. Pinel-Alloul. 1998. Spatial distribution of zooplankton biomass size fractions in a bog lake: abiotic and (or) biotic regulation. *Can. J. Zool.* 76: 805-823.
- Masson, S., Pinel-Alloul, B. and P. Dutilleul. 2004. Spatial heterogeneity of zooplankton biomass and size structure in southern Québec lakes: variation among lakes and within lake among epi-, meta- and hypolimnion strata. *J. Plank. Res.* 26 (12): 1441-1458.
- Nicholls, K. H., Steedman, R. J. and E. C. Carney. 2003. Changes in phytoplankton communities following logging in the drainage basins of three boreal forest lakes in northwestern Ontario (Canada), 1991-2000. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60: 43-54.

- Pace, M. L. 1986. An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients. *Limnol. Oceanogr.* 31 (1) : 45-55.
- Pace, M. L. 1988. Bacterial mortality and the fate of bacterial production. *Hydrobiologia.* 159 : 41-49.
- Patoine, A., Pinel-Alloul, B. and E. E. Prepas. 2002a. Influence of catchment deforestation by logging and natural forest fires on crustacean community size structure in lakes of the Eastern Boreal Canadian forest. *J. Plankton Res.* 24 (6) : 601-616.
- Patoine, A., Pinel-Alloul, B. and E. E. Prepas. 2002b. Effects of catchments perturbations by logging and wildfires on zooplankton species richness and composition in Boreal Shield lakes. *Freshwater Biol.* 47 : 1996-2014.
- Patoine, A., Pinel-Alloul, B., Prepas, E. E. and R. Carignan. 2000. Do logging and forest fires influence zooplankton biomass in Canadian boreal shield lakes ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 155-164.
- Pinel-Alloul, B., Planas, D., Carignan, R. and P. Magnan. 2002. Synthèse des impacts écologiques des feux et des coupes forestières sur les lacs de l'écozone boréale au Québec. *Rev. Sci. Eau, no spécial, CILEF.* 15 : 371-395.
- Pinto-Coelho, R., Pinel-Alloul, B., Méthot, G. and K. E. Evans. 2005. Crustaceans zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical region: variation in trophic statut. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62.
- Plamondon, A. P. 1993. Influence des coupes forestières sur le régime d'écoulement de l'eau et sa qualité – Revue de littérature – Ministère des Forêts, Québec. 179 p.
- Planas, D., Desrosiers, M., Groulx, S.-R., Paquet, S. and R. Carignan. 2000. Pelagic and benthic algal responses in eastern canadian boreal shield lakes following harvesting and wildfires. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 136-145.
- Prepas, E. E., Pinel-Alloul, B., Planas, D., Méthot, G., Paquet, S. and S. Reedyk. 2001. Forest harvest impacts on water quality and aquatic biota on the Boreal Plain : introduction to the TROLS lake program. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58 : 421-436.
- Rask, M., Nyberg, K., Markkanen, S.-L. and A. Ojala. 1998. Forestry in catchments : effect on water quality, plankton, zoobenthos and fish in small lakes. *Boreal Environ. Res.* 3: 75-86.
- Rask, M., Arvola, L. and K. Shalonen. 1993. Effect of catchment deforestation and burning on the limnology of a small forest lake in southern Finland. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 25 : 525-528.

- Schindler, D. W. 1990. Experimental perturbations of whole lakes as tests of hypothesis concerning ecosystem structure and function. *Oikos*. 57 : 25-412.
- Schindler, D. W., Bayley, S. E., Parker, B. R., Beaty, K. G., Cruikshank, D. R., Fee, E. J., Schindler, E. U. and M. P. Stainton. 1996. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lake Area, Northwestern Ontario. *Limnol. Oceanogr.* 41 : 1004-1017.
- Seda, J. and I. Dostalkova. 1996. Live seiving of freshwater zooplankton: a technique for monitoring community size structure. *J. Plankton Res.* 18 : 513-520.
- Sprules, W. G. and M. Munawar. 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 : 1789-1794.
- Steedman, R. J. 2000. Effects of experimental clearcut logging on water quality in three small boreal forest lake trout (*Salvelinus namaycush*) lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 92-96.
- Steedman, R. J. and R. S. Kushneriuk. 2000. Effects of experimental clearcut logging on thermal stratification, dissolved oxygen, and lake trout (*Salvelinus namaycush*) habitat volume in three small boreal forest lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 82-91.
- Stewart-Oaten, A., W. W. Murdoch, and K. R. Parker. 1986. Environmental impact assessment : « pseudoreplication » in time ? *Ecology*. 67 : 929-940.
- St-Onge, I. and P. Magnan. 2000. Impact of logging and natural fires on fish communities of laurentian shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (Suppl. 2) : 165-174.
- Taylor, B. E. 1980. Size-selective predation on zooplankton, p. 377-387. In W. C. Kerfoot [ed.], *Evolution and ecology of zooplankton communities*. American Society of Limnology and Oceanography Special Symposium 3, Univ. Press New England, Hanover.
- ter Braak, C. J. F. and I. C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.* 18 : 271-317.
- ter Braak, C. J. F. and P. Smilauer. 1998. CANOCO release 4 reference manual and user's guide to Canoco for Windows – Software for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Tranvik, L. J. 1992. Allochthonous dissolved organic carbon matter as an energy source for pelagic bacteria and the concept of the microbial loop. *Hydrobiol.* 229 : 107-114.
- Wissel, B., Boeing, W. J. and C. W. Ramcharan. 2003. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.* 48(5) : 1965-1976.

Yan, N. D. 1986. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass in nutrient-poor Canadian Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 : 788-796.

Conclusion générale

La forêt boréale du Canada couvre 35 % de la surface du pays. Cet écosystème est affecté par des perturbations naturelles qui ont toujours fait partie de sa dynamique interne comme les épidémies d'insectes et les feux naturels. De nos jours, les coupes forestières représentent une nouvelle perturbation anthropique qui affectent environ un million d'hectares de forêt boréale au Canada chaque année. Même si plusieurs études se sont intéressées aux effets des coupes forestières sur les cours d'eau, peu d'entre elles ont mesuré l'impact d'une telle perturbation sur les lacs dans l'écozone boréale. La perte du couvert forestier augmente le lessivage du phosphore total (PT) et du carbone organique dissous (COD) du sol organique vers les lacs, résultant en un effet ascendant qui est susceptible de modifier la physico-chimie et la biologie des lacs. L'étude présentée dans ce mémoire s'est intéressée à l'effet des coupes forestières sur la biomasse et la structure en taille du zooplancton puisque ces animaux tiennent une place importante dans l'écosystème du lac en influençant le transfert d'énergie et de carbone dans la chaîne alimentaire, le broutage de la biomasse algale, le recyclage et la sédimentation des nutriments, la diète des poissons et la bioaccumulation des contaminants. Cette étude fait partie d'un projet du Réseau d'Excellence sur la Gestion Durable de Forêts (RCE-GDF) dont la première phase (1996-1999) a étudié les effets des coupes forestières sur l'exportation de nutriments et de matière organique dans le bassin versant, la physico-chimie de l'eau, les producteurs primaires, le zooplancton et les poissons d'après une approche comparative. Notre étude s'inscrit dans la deuxième phase de ce projet (2000-2002) qui évalue l'impact de cette perturbation sur les composantes de l'écosystème lacustre mentionnées ci haut pour une première fois d'après une approche BACI telle que décrite par Stewart-Oaten et al. (1986), permettant ainsi d'éliminer la variabilité entre les sites de référence et les sites d'impact qui est présente dans l'approche comparative. Cette étude BACI est également la première de cette envergure sur ce sujet, avec un suivi de six lacs de référence et six lacs perturbés, et la première permettant de confronter les résultats des approches BACI et comparative.

Le chapitre II présente une méthode de sélection de lacs de référence dans le cadre d'une étude BACI. Parmi les dix lacs de référence à l'étude, nous avons sélectionné les six lacs de référence les plus semblables aux six lacs de coupe grâce à l'ordination d'analyses en composantes principales faites sur des variables morphométriques, de la qualité de l'eau et du zooplancton. La validation de cette sélection à travers des analyses de redondance nous indique que les lacs de référence sélectionnés ne sont pas différents des lacs de coupe quant à ces trois groupes de variables. Cette méthode nous permet de répondre à une des prémisses de l'approche BACI qui stipule que les sites de référence doivent être semblables aux sites d'impact. Dans de telles études, la variation entre les années des sites perturbés est évaluée par celle des sites de référence. Ces deux groupes de lacs doivent donc être similaires afin de réagir sensiblement de la même façon aux variations entre les années. Ainsi, l'approche BACI nous permettra d'isoler l'effet des coupes forestières en soustrayant la variabilité entre les années des lacs de coupe, estimée par celle des lacs de référence, de la variation totale (entre les années et celle causée par la perturbation). De plus, cette approche a l'avantage de pouvoir être utilisée pour toute évaluation d'impact d'une perturbation sur un écosystème. Finalement, puisque les lacs de référence et les lacs de coupe ne sont pas différents avant la perturbation, la variabilité entre les groupes de lacs est réduite, donnant davantage de validité à l'approche comparative qui est également utilisée dans ce travail.

Dans le chapitre III, nous évaluons les variations naturelles (entre les mois, les années et les lacs) sur la biomasse et la structure en taille du zooplancton et les effets des coupes forestières sur les attributs du zooplancton selon les approches comparative et BACI. Nous mettons également en évidence les relations liant le zooplancton avec l'intensité de la perturbation et la qualité des eaux. Les variables du zooplancton sont évaluées par la biomasse totale de limnoplankton et ses quatre classes de taille. Pour ces variables à l'étude, nous avons une biomasse de zooplancton pour trois strates d'eau (euphotique, aphotique et colonne d'eau) de deux mois (juin et août) et de trois années (2000, 2001 et 2002) dans les six lacs de référence et les six lacs de coupe.

Nous n'avons mesuré aucune variation entre les lacs de référence et les lacs de coupe avant la perturbation. Ces résultats nous permettront d'appliquer l'approche BACI, puisque la variabilité entre les années des lacs de référence sera une bonne estimation de celle des lacs de coupe, mais aussi d'utiliser l'approche comparative de façon efficace, en comparant des lacs de référence à des lacs de coupe après la perturbation, puisque ces deux groupes ne sont pas différents avant les coupes. En général, les biomasses de zooplancton sont plus élevées en juin comparativement au mois d'août (variation entre les mois) et ces hausses printanières concordent avec un ruissellement plus important à cette période de l'année. Un ruissellement accru augmente l'apport des nutriments et de la matière organique du bassin versant vers la cuvette lacustre, créant un effet ascendant jusqu'au zooplancton. Cette variation entre les mois nous incite à faire les analyses subséquentes sur les échantillons de chaque mois séparé, au lieu de prendre une moyenne estivale qui pourrait augmenter ou amoindrir l'effet des coupes forestières sur les biomasses de zooplancton. Dans les lacs de référence, la biomasse totale de zooplancton et certaines de ses classes de taille diminuent au fil des ans (variation entre les années) dans les trois zones d'eau du mois de juin alors qu'au mois d'août, la tendance semble contraire mais seulement dans la zone euphotique. Cette variation entre les années nous indique que l'approche Before-After Impact aurait pu nous donner des résultats erronés. En effet, une différence mesurée dans les lacs de coupe avant et après la perturbation pourrait être attribuée à tort aux coupes forestières mais résulter plutôt d'une variation naturelle entre les années. Heureusement, l'approche BACI nous permet de minimiser cette variation naturelle en la soustrayant de la variation totale.

D'après l'approche comparative, il n'est pas possible de détecter un effet de la perturbation la première année après les coupes forestières. La deuxième année, des effets sont perceptibles dans la zone euphotique au mois de juin seulement et pour les classes de taille médianes et la biomasse totale du zooplancton qui ont des valeurs plus élevées dans les lacs de coupe comparativement aux lacs de référence. Pour l'approche BACI, les valeurs delta augmentent après les coupes forestières en juin pour les classes de taille médianes de la colonne d'eau et le zooplancton total et les trois petites classes de taille de la zone euphotique alors que la zone aphotique présente de plus petites valeurs après la perturbation pour

une classe de taille. Les valeurs de deltas significativement différentes au mois d'août dans la zone euphotique sont également plus faibles après les coupes. Ces résultats supportent nos hypothèses puisque nous mesurons des biomasses de zooplancton généralement plus élevées dans les lacs de coupe après la perturbation comparativement à avant la coupe ou aux lacs de référence. On ne peut pas affirmer que le microzooplancton est avantagé par les coupes forestières au détriment du macrozooplancton car ce sont les classes de taille médianes qui répondent le plus à la perturbation. Cependant, la plus petite classe de taille réagit à la coupe, ce qui n'est pas le cas pour la plus grande classe de taille. Les deux approches révèlent davantage de différences significatives dans la zone euphotique et le mois de juin 2002. L'impact plus marqué mesuré en juin est probablement dû à une interaction plus importante entre le bassin versant et le lac au printemps comparativement à la fin de l'été, comme en témoigne le ruissellement 3.6 fois plus grand au printemps qu'à l'été, cette différence étant significative les trois années de l'étude. L'absence d'effets des coupes forestières sur la biomasse de zooplancton en 2001 peut s'expliquer par la faible intensité des coupes la première année, variant de 1 à 51 % de la surface du bassin versant (24 % en moyenne), alors que les coupes s'étendaient sur 44 à 79 % du bassin versant la deuxième année (62 % en moyenne). De plus, le ruissellement printanier était plus important en 2002 comparativement aux années précédentes, différence pouvant expliquer les effets mesurés la deuxième année seulement. L'approche BACI semble plus susceptible à détecter les effets de la coupe forestière sur la communauté zooplanctonique que l'approche comparative. Le fait de contrôler les variations naturelles donne plus de poids à l'approche BACI. Même s'il n'y a pas de différence significative entre le groupe des lacs de référence et celui des lacs de coupe, il y a un avantage certain à comparer les mêmes lacs avant et après perturbation (BACI), plutôt que deux groupes de lacs après la perturbation (comparative) même s'ils ne sont pas significativement différents avant impact.

Les sulfates et le phosphore total sont les variables physico-chimiques qui expliquent le plus la variation des biomasses de classes de taille du zooplancton. Les diagrammes d'ordination nous informent que le PT est positivement corrélé avec les trois petites classes de taille (<500 µm) et que les lacs de coupe en 2002 ont des valeurs plus importantes en phosphore total et en biomasse de zooplancton

pour les trois petites classes de taille, comparativement aux deux années précédentes ou aux lacs de référence en 2002. Ces résultats suggèrent qu'après les coupes forestières, l'augmentation du phosphore total dans les lacs accroît la biomasse de zooplancton des petites classes de taille comme attendu d'après nos hypothèses de départ. Aussi, des régressions simples nous apprennent que le PT a une relation positive avec la plus petite classe de taille du zooplancton mais également avec la biomasse totale de zooplancton comme prévue en début de travail. Dans les lacs à l'étude, le PT semble donc avoir une influence positive sur le microzooplancton alors que le macrozooplancton serait davantage dépendant de la prédation. Lors de cette dernière analyse de redondance entre la qualité de l'eau et les biomasses de zooplancton, le COD n'était pas inclus pas dans le modèle, laissant planer un mystère sur sa relation possible avec les biomasses de zooplancton. Nous nous attendions à ce que le COD ait une relation positive avec le microzooplancton et une relation négative avec le macrozooplancton. Des régressions simples nous indiquent plutôt une relation positive entre le COD et la grande classe de taille du zooplancton et la biomasse totale. Ces résultats laissent supposer qu'une augmentation en COD favoriserait plutôt le macrozooplancton. Ceci pourrait être expliqué par une pression moindre des prédateurs visuels sur le macrozooplancton plutôt qu'une augmentation du microzooplancton à travers la boucle microbienne. Par contre, l'indice au secchi est négativement relié au deux plus petites classes de taille du zooplancton. Une transparence moindre augmentant la biomasse du microzooplancton suggère qu'un apport en COD, qui diminue la transparence de l'eau, serait favorable au microzooplancton. Le type de relation qu'il y a entre le COD et les différentes classes de taille du zooplancton, de même que les mécanismes les expliquant, demeurent nébuleux. D'autres études sont nécessaires afin d'éclaircir ces relations.

Cette étude a permis de mesurer davantage les effets des coupes forestières sur le zooplancton des lacs de l'écozone boréale comparativement à des études précédentes (Patoine et al. 2000; Bondallaz 2002) utilisant une approche comparative, des biomasses de zooplancton prélevées dans la colonne d'eau au complet et testées selon leurs moyennes annuelles, un ruissellement moindre et un plus faible pourcentage de coupes. Le principal atout du présent projet réside dans l'utilisation de l'approche BACI qui permet de contrôler les variations naturelles.

Aussi, l'échantillonnage dans trois zones d'eau a permis de révéler des changements du zooplancton plus importants dans la zone euphotique que dans la colonne d'eau au complet. Les autres avantages de cette étude concernent le pourcentage de coupe qui est deux fois plus élevé que lors des précédentes études, la comparaison des biomasses de zooplancton pour chaque mois séparé et un ruissellement important la deuxième année d'étude.

Il aurait été intéressant de faire le suivi sur un plus grand nombre d'années, notamment avant la perturbation, afin de mesurer les variations naturelles avant impact sur plusieurs années dans les différents types de lacs. Bien que nous ayons pu déterminer les variations naturelles et les effets des coupes forestières à court terme, il aurait également été intéressant de mesurer l'impact à plus long terme. Il serait alors possible de vérifier si le macrozooplancton réagit davantage après plus de deux ans ou si les effets des coupes forestières s'estompent après plusieurs années. Une étude à plus long terme permettrait également de mesurer si les effets se font sentir dans des niveaux trophiques plus élevés comme les poissons, d'identifier quelles relations ces prédateurs entretiennent avec le zooplancton et si elles changent après la perturbation. Même si le pourcentage de coupe sur le bassin versant de nos lacs de coupe est supérieur à ce qui est mentionné dans la littérature pour mesurer l'effet de la perturbation, il est certain que des intensités plus importantes pourraient révéler des effets plus marqués des coupes forestières sur davantage de variables du zooplancton. Des échantillons prélevés à l'été 2003 et 2004 auraient peut-être pu nous renseigner sur ces questionnements en plus de nous procurer un plus grand nombre de lacs de coupe. Bien qu'une étude s'échelonnant sur plusieurs d'années et incluant plus de lacs pourrait nous apporter des informations supplémentaires sur l'effet des coupes forestières sur les lacs, il faut se souvenir que de telles études sont extrêmement coûteuses en temps et en argent. Par ailleurs, cette étude nous rappelle l'importance des interactions entre le milieu terrestre et l'écosystème aquatique. Les coupes forestières ont des effets sur les composantes du lac, notamment sur la communauté zooplanctonique. Bien que cette activité anthropique soit d'une grande valeur économique et pratique, il serait inconscient, voir dangereux de passer sous silence les résultats d'études comme celle-ci. Évidemment, il ne s'agit pas d'abolir toute forme d'industrie forestière, mais plutôt de réfléchir sur cette pratique de

façon plus éclairée en pesant bien ce qu'elle nous apporte d'essentiel et ses répercussions sur l'environnement.

Remerciements

Je tiens premièrement à remercier Bernadette Pinel-Alloul pour sa disponibilité, ses précieux conseils et sa confiance pendant mes études de deuxième cycle. J'aimerais aussi remercier Ginette Méthot pour son enseignement en taxonomie du zooplancton, ses commentaires pertinents et sa présence amicale et Mathieu Bondallaz pour sa participation à l'échantillonnage et à l'analyse du zooplancton en 2000 et 2001, de même que pour ses suggestions sur la logistique des campagnes d'échantillonnage et les techniques en laboratoire. Je veux aussi remercier Pierre Legendre pour l'aide lors des analyses statistiques, Richard Carignan et Dolores Planas pour les données de morphométrie et de la qualité de l'eau et Marc Bélanger pour les campagnes d'échantillonnage. Je tiens à souligner le temps passé et les discussions très appréciées en compagnie de Olivier Perceval, Chantal Vis et Alexandre Poulain. Finalement, un tendre merci à mon amour et une douce pensée à mon deuxième amour qui aura quelques semaines de moins que ce mémoire.

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un projet du Réseau de centre d'excellence sur la gestion durable des forêts (RCE-GDF) par une équipe de chercheurs du GRIL (Groupe de recherche inter-universitaire en limnologie et en environnement aquatique) de l'Université de Montréal. La recherche a été financée par le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG) en partenariat avec l'industrie forestière du Canada (Abitibi-Consolidated, Cartons Saint-Laurent, Donohue, Kruger) et le fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec (FCAR).