

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

**MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES**

par

ANDRES CASTRO

**RÉCONSTITUTION PALÉOÉCOLOGIQUE DES PERTURBATIONS
NATURELLES DANS LA TOURBIÈRE DU LAC DES ÎLETS (SAGUENAY)
DEPUIS 2500 ANS**

JANVIER 2009



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

RÉSUMÉ

Dans le présent travail, nous présentons une reconstitution paléoécologique détaillée des perturbations naturelles à partir de l'analyse de six échantillons pris dans la tourbière ombrotrophe du lac des îlets (Saguenay, Québec) couvrant les 2500 dernières années. Les assemblages des macro-restes végétaux nous indiquent la présence d'un couvert forestier typique des milieux ombrotropes, dominé en grande partie par l'épinette noire, des sphaignes et quelques éricacées. Les indicateurs pour retracer l'activité dans le temps de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBÉ) (*Choristoneura fumiferana*, Clems) sont concentrés principalement en surface, correspondant à environ 400 années calendrier (an. cal.) Avant cette période, l'abondance de ces indicateurs est très faible. Par contre, une grande abondance des charbons de bois et des feuilles carbonisés est perçue entre 400 an. cal. et 2500 an. cal. Ces dates estimées à partir du taux d'accumulation de la tourbe, ont été calculées en utilisant un faible nombre des datations, ce qui pourrait amener des impressions temporales.

Nos résultats soutiennent l'hypothèse que les périodes de grande activité de la TBÉ sont des événements plutôt rares dans une échelle élargie du temps. De plus, ils suggèrent que l'activité des feux sur la forêt pourrait expliquer ce changement en favorisant le développement d'une structure forestière jeune moins favorable à l'activité de la TBÉ. Cette recherche s'avère importante dans un contexte d'aménagement écosystémique basé sur une meilleure connaissance des perturbations naturelles à une échelle temporelle et afin de comprendre la variabilité naturelle des ces perturbations face aux changements climatiques en forêt boréale.

REMERCIEMENTS

La recherche paléoécologique est un outil qui permettra d'apporter des connaissances sur la variabilité naturelle des écosystèmes, ce qui pourrait être éventuellement utile face aux changements environnementaux en forêt boréale. Dans ce parcours, je tiens à remercier mon directeur de recherche Hubert Morin pour sa confiance, ses conseils et discussions qui m'ont permis de poser des questions très pertinentes pour le développement de ce travail de recherche. Mes remerciements vont également à Isabelle Simard pour ses recommandations et partage de la connaissance, cette recherche a permis d'appuyer des nouvelles idées sur la dynamique de l'activité de la TBÉ dans le temps.

Merci à toutes les personnes du laboratoire d'écologie végétale qui m'ont accompagné dans cette traversée, entre autres Germain Savard, Marie-Claude Duchesne et Maïa Pons, pour leur soutien au niveau technique sur le terrain et dans la préparation et l'analyse des échantillons. Sans oublier les personnes d'autres laboratoires : Élizabeth Robert du Centre d'études Nordiques pour toute sa disponibilité et générosité, Claude Lavoie du laboratoire de recherche sur les plantes envahissantes pour ses questionnements et aide dans l'identification des macro-restes d'insectes. Merci à Docteur André Francoeur pour sa collaboration dans l'identification des fourmis, à Monsieur Robert Loiselle, les heures passées dans votre bureau ont été très avantageuses au niveau professionnel et humain. Merci à Murray Hay : nos discussions m'ont permis de mieux voir le chemin à prendre.

À mes collègues : grâce à leur aide et soutien ce cheminent est devenu intéressant et a pris existence. Même si le français n'est pas ma langue maternelle, votre collaboration m'a permis de réaliser les multiples subtilités de cette langue : Jean Luc Saint-Germain, Manon Vincent, Pascal Tremblay, Gabriel Diab et Valérie Dion, merci pour vos commentaires et suggestions dans le manuscrit.

Je tiens à remercier toute ma famille, ma mère Nubia, mon père Gerardo mes sœurs Loren et Maria et mon fils Joël : vous m'avez apporté le courage et la motivation dont j'avais besoin pour y arriver.

Un dernier merci à toutes les personnes que j'ai eu la chance de croiser et connaître au long de mon séjour à l'UQAC dans un ambiance de diversité et nouveauté. Ce mémoire est dédié à la mémoire de mon ami biologiste Simon Boily.

Ce projet a pu être possible grâce à la participation financière du Consortium de la Recherche sur la Forêt Boréal Commercial, Bowater, Groupe de recherche sur les ressources renouvelables en milieu boréal et le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	II
REMERCIEMENTS.....	III
TABLE DE MATIÈRES.....	V
LISTE DES FIGURES.....	VII
LISTE DES TABLEAUX.....	IX
INTRODUCTION.....	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	8
SITE D'ÉTUDE.....	9
ÉCHANTILLONNAGE ET ANALYSE EN LABORATOIRE.....	11
INDICATEURS DES PERTURBATION.....	13
Indicateurs du niveau des populations de la TBÉ dans le temps.....	13
Indicateurs de l'activité des feux dans le temps.....	15
DATATIONS.....	15
RÉSULTATS.....	17
DATATIONS ET TAUX D'ACCUMULATION.....	18
RECONSTITUTION DE LA VÉGÉTATION.....	22
INDICATEURS DE L'ACTIVITÉ DE LA TBÉ DANS LE TEMPS.....	33
INDICATEURS DE L'ACTIVITÉ DES FEUX DANS LE TEMPS.....	39
ANALYSE PALÉOÉNTOMOLOGIQUES.....	44
DISCUSSION.....	47
TAUX D'ACCUMULATION.....	48
RECONSTITUTION DE LA VÉGÉTATION.....	51

RECONSTITUTION DE LA STRUCTURE FORESTIÈRE À PARTIR DES ANALYSES PALÉOÉNTOMOLOGIQUES.....	54
RECONSTITUTION DE L'ACTIVITÉ DES FEUX.....	56
RECONSTITUTION DES NIVEAUX DE POPULATION DE LA TBÉ DANS LE PASSÉ.....	59
CONCLUSION.....	64
RÉFÉRENCES.....	68

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1. Localisation du site d'étude (A) ; tourbière du lac des îlets, Saguenay, Québec (B) ; sites d'échantillonnage: section de la tourbière ombrotrophe ouverte (C) ; section de la tourbière ombrotrophe boisée (D).....	11
FIGURE 2. Résidus de digestion de certaines espèces d'insectes défoliateurs : tordeuse des bourgeons de l'épinette (a), Diprion de Swaine (<i>Neodiprion swainei</i> Midd.) (b) et <i>Pikanema alaskensis</i> (c).....	14
FIGURE 3. Courbes du taux d'accumulation de la tourbe en fonction de la profondeur et datations des six sites analysés dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay. Les carrés noirs correspondent aux datations au radiocarbone, présentées en années calendrier. Le taux d'accumulation est exprimé en mm/année.....	21
Figure 4. Gradient du taux d'accumulation moyen (mm/an) dans tous les sites échantillonnés dans la tourbière du lac des îlets.....	22
FIGURE 5. Diagramme de l'abondance des macro-restes d'épinette noire, non carbonisés (graines, feuilles, cônes et rameaux) en fonction de la profondeur et délimitation des zones (I, II et III) d'assemblages, sur les six sites analysés dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay.....	24
FIGURE 6. Diagramme de l'abondance des macro-restes d' <i>Abies balsamea</i> (graines, cônes et rameaux) en fonction de la profondeur sur les six sites analysés dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay.....	26
FIGURE 7. Diagramme de macro-restes végétaux des espèces arborescentes en fonction de l'âge (an. cal.) pour les sites LIL1, LIL2 et LIL3 dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay.....	28
FIGURE 8. Diagramme de macro-restes végétaux des espèces arborescents en fonction de l'âge (an. cal.) pour les sites LIL4, LIL5 et LIL6 dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay	29
FIGURE 9. Diagramme des macro-restes végétaux en fonction de l'âge (an. cal.) pour les sites LIL1, LIL2 et LIL3 dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay (<i>taxons sélectionnés</i>).....	31
FIGURE 10. Diagramme des macro-restes végétaux en fonction de l'âge (an. cal.) pour les sites LIL4, LIL5 et LIL6 dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay (<i>taxons sélectionnés</i>).....	32

FIGURE 11. Diagrammes des paléo-indicateurs de l'activité de la tordeuse des bourgeons de l'épinette en fonction de la profondeur (cm) sur tous les profils analysés de la forêt du lac des îlets. (cc : capsules céphaliques).....	34
FIGURE 12. Diagrammes des paléo-indicateurs de l'activité de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le temps sur tous les profils analysés de tourbe de la forêt du lac des îlets. (cc : capsules céphaliques).....	38
FIGURE 13. Distribution des indicateurs des feux (charbons de bois et fragments d'aiguilles de <i>P. mariana</i> carbonisées) en fonction de la profondeur dans les profils de tourbe analysés de la forêt du lac des îlets. FEUC (fragments des feuilles carbonisés).....	40
FIGURE 14. Distribution d'indicateurs de l'activité des feux (charbons de bois et fragments d'aiguilles carbonisées (FEUC) en fonction du temps dans les profils de tourbe analysés de la forêt du lac des îlets.....	43
FIGURE 15. Diagramme des macro-restes d'insectes : Coléoptère (<i>Scolytidae</i>), Fourmis (<i>Myrmica sp.</i> et <i>Camponotus sp.</i>) et Diptère (<i>Bimbionidae</i>) dans les six échantillons pris dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay.	46

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1. Datation par radiométrie et spectroscopie de masse (AMS) à différentes profondeurs des sites échantillonnés de la tourbière du lac des îlets, Saguenay, Québec.....	19
---	----

INTRODUCTION

En forêt boréale, les feux et les épidémies d'insectes sont des phénomènes naturels et récurrents qui vont influencer la dynamique de la forêt, principalement au niveau de sa composition, de sa structure, de la succession, des propriétés chimiques du sol ainsi que du cycle des nutriments (Payette 1992 ; McCullough et al. 1998 ; Morin 1998).

Le feu est un facteur ayant des conséquences non seulement au niveau du peuplement mais aussi du paysage. Plusieurs auteurs ont suggéré qu'il y a des espèces végétales en forêt boréale dépendantes de l'action des feux (Wein et MacLean, 1983; Payette, 1992). Les différents régimes de feux favoriseraient la formation d'une mosaïque forestière à l'échelle du paysage. Par exemple, le développement d'une structure forestière ancienne va être favorisé dans des zones où la fréquence des feux est faible (Talon et al. 2005).

Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBÉ) (*Choristoneura fumiferana*, Clems), sont responsables d'occasionner dans l'Est de l'Amérique du Nord une grande mortalité et une réduction de la croissance du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill), son hôte principal, et de l'épinette noire (*Picea mariana* Mill B.S.P), un hôte secondaire (Blais 1983 ; Miller and Rusnock 1993). La régénération suite à une épidémie dans les sapinières est favorisée par un processus de renouvellement des arbres matures tués lors des périodes épidémiques intenses et successives par la régénération préétablie de sapins (MacLean, 1980 ; MacLean, 1984).

Plusieurs facteurs ont été suggérés pour expliquer la dynamique des populations de cet insecte. Les propriétés de l'environnement comme les facteurs climatiques agissant comme un facteur limitant, la disponibilité et la qualité des sources alimentaires, la compétition intra et interspécifique et la relation avec ses ennemis naturels seraient des facteurs de régulation de leur population. La présence de vastes étendues de peuplements de sapin parvenus à maturité et la succession de quelques printemps et début d'été chauds et secs agiraient comme facteurs déclencheurs des niveaux épidémiques de TBÉ (Blais 1983).

Dans un contexte d'aménagement écosystémique ayant comme objectif de satisfaire un ensemble de valeurs et de besoins humains en s'appuyant sur les processus et les fonctions de l'écosystème et du maintien de son intégrité à partir d'une meilleure connaissance des perturbations naturelles en forêt boréale, il devient nécessaire développer des outils afin d'évaluer la variabilité naturelle de ces deux perturbations naturelles sur une échelle millénaire.

Quelques approches ont été utilisées pour mieux comprendre l'impact de ces perturbations sur la dynamique de la forêt boréale dans une échelle du temps élargi. Par exemple, dans le cas des épidémies de TBÉ dans l'Est de l'Amérique du Nord, Jardon (2002) suggère, à partir des analyses dendrochronologique qu'il y a eu un changement de la variabilité temporelle, spatiale et de la sévérité des épidémies de TBÉ, se reflétant par un synchronisme et une intensité plus importants des épidémies survenues au XXe

siècle par rapport à celles du XIXe siècle. Une diminution dans la fréquence des feux aurait favorisé le développement des forêts matures au début du siècle passé (Bergeron et Archambault 1993), créant ainsi une structure forestière avec présence de sapins plus vulnérable aux épidémies.

L'analyse dendrochronologique est toutefois limitée par la longévité des arbres hôtes (environ 200 ans). Quelques techniques ont été adoptées pour faire des reconstitutions plus anciennes de l'activité de la TBÉ, entre autres, l'analyses dans des constructions anciennes (Krause 1997), l'utilisation d'arbres enfouis dans des tourbières (Simard 2003) et l'analyse paléoécologique (Simard et al. 2006). Des études paléoécologiques portant sur l'activité d'insectes défoliateurs et leurs effets sur le changement de la composition de la végétation ont utilisé les capsules céphaliques comme indicateurs de la présence de l'insecte (Anderson et al. 1986, Filion et al. 2006).

Une correspondance des niveaux stratigraphiques correspondant au déclin de *Tsuga* et l'abondance des capsules céphaliques de l'arpenteuse de la pruche (*Lambdina fiscellaria* (Gn.)) et de la TBÉ ont permis de retracer l'action de ces insectes sur la composition forestière passée (Bhiry et Filion, 1996). Toutefois, ce type d'indicateur est limité par la quantité des capsules céphaliques récoltées et par la qualité de conservation, permettant souvent l'identification taxonomique au niveau de la famille seulement. Jasinski et Payette (2007) ont utilisé un indicateur complémentaire pour retracer l'activité de la TBÉ dans le temps. Ils ont associé la correspondance du

champignon *Lophodermium piceae* et des capsules céphaliques de TBÉ, comme un signal du stress produit dans une forêt lors du passage d'un événement épidémique.

L'utilisation de nouveaux paléo-indicateurs produits en grande quantité et mieux préservés dans le temps a été préconisée. Des aiguilles de conifères avec des traces de défoliation ainsi que des chrysalides de lépidoptères ont été envisagés (Potelle 1995). Toutefois, ce sont les résidus de digestion, ou crottins, qui répondent le mieux à ces deux critères. Ils permettent de reconstruire l'activité de l'insecte à une échelle locale et sont relativement faciles à identifier. Leur présence a été répertoriée dans les sols de sapinières boréales (Potelle, 1995 ; Simard, 1999) et dans des tourbières boréales (Simard et al. 2006). En utilisant cet indicateur, Simard et al. (2006) font la reconstitution de l'abondance des populations de la TBÉ durant les 8600 dernières années dans la forêt du lac des îlets (Saguenay), suggérant que les périodes d'intense activité de la TBÉ sont des événements plutôt rares pendant l'Holocène. Une grande abondance des crottins a été observée entre 0 et 15 centimètres de profondeur, ce qui correspond aux événements épidémiques survenus pendant les deux derniers siècles dans la réserve faunique des Laurentides. Un autre période de grande activité de la TBÉ a été détecté lors de cette même étude entre 150 cm (6775 an. cal.) et 140 cm (6550 an. cal.) (Simard et al. 2006).

De nos jours, la recherche paléoécologique préconise l'utilisation d'un approche *multi-proxy*, jumelant au même temps plusieurs indicateurs simultanément et d'autres types d'analyse afin de donner un meilleure résolution des événements survenus dans le

passé: polliniques, végétaux, stratigraphiques, et chimiques (Kuhry 1997). Certains de ces travaux utilisent les coléoptères. Les élytres sont kératinisés et il est possible d'en retrouver des fragments qui résistent longtemps à la décomposition. Grâce aux connaissances actuelles sur leur écologie et leurs besoins physiologiques, leur présence est souvent utilisée comme indicateur des conditions écologiques passées (Elias 1994). Quelques reconstitutions ont été faites aussi en utilisant des restes d'autres groupes d'arthropodes : chironomides (Diptera) (Walker et al. 1995) et araignes (Coetzee et Brink 2003).

Pour retracer l'activité des feux dans le passé, des approches telles que l'utilisation de cicatrices à partir de l'analyse de cernes de croissance (Arseneault 2001), l'identification de couches de charbons dans des sédiments de tourbe (Pitkänen et al. 2001), l'identification de micro-charbons à partir des préparations palynologiques (Clark 1988) et l'utilisation de macro-charbons (Carcaillet et al. 2001) ont été pratiquées. L'analyse des charbons de bois représente quelques défis, entre autres par rapport aux limites des datations au ^{14}C (Pilcher, 1995) et à la quantification et à l'interprétation, étant donné que les charbons de bois peuvent être transportés de leur point d'origine par l'action de plusieurs mécanismes (Patterson et al. 1987).

Nous émettons l'hypothèse qu'un changement dans la fréquence des feux (intervalles plus grands entre deux feux) favoriserait le développement des forêts matures qui seront ensuite plus favorables au développement des niveaux élevés de population de la TBÉ. Un échantillonnage multiple et espacé permettant l'analyse détaillée de la végétation,

des restes d'insectes, des champignons et des charbons de bois a été effectué. L'objectif de cette étude est de faire une reconstitution paléoécologique (*multi-proxy*) de l'histoire de la végétation, de l'activité de la TBÉ et des feux à partir d'un échantillonnage précis dans le temps (2500 années calendriers) et l'espace (transect) afin de reconstruire la structure de la forêt du lac des îlets (Saguenay) et son influence possible sur l'activité de la TBÉ dans le temps.

Ce projet fait partie d'un programme de recherche portant sur des analyses spatio-temporelles des épidémies de la TBÉ à l'aide de la dendrochronologie et des analyses macrofossiles.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Site d'étude

La sélection de la tourbière du lac des îlets comme site d'étude s'est faite à partir des informations provenant des travaux de Simard *et al.* (2006) sur l'origine, le développement et l'historique des perturbations naturelles récurrentes dans ce secteur. Ces informations montrent que cette forêt a été touchée par des feux et des épidémies de la TBÉ depuis au moins les 8600 dernières années.

La zone d'étude est située à l'intérieur de la forêt d'enseignement et de recherche (FERS) de l'Université du Québec à Chicoutimi (48°11'50''N, 71°14'34''W.) sur les premiers contreforts du massif montagneux des Laurentides, dans la Municipalité Régionale de Compté (MRC) du Fjord-du-Saguenay, au Québec. Le climat dans ce secteur est de type continental humide avec été frais. La température moyenne quotidienne pour l'année est de 2,3°C (Environnement Canada). La moyenne annuelle des précipitations s'élève à 967,7 mm dont 37% tombent sous forme de neige (Environnement Canada, 1993). Le bloc principal de la FERS se situe majoritairement au sud du domaine-bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Thibault, 1987). Au cours des époques passées, cette forêt a fait l'objet de différentes perturbations naturelles. Le dernier feu a eu lieu en 1922. Il aurait favorisé la formation des peuplements contigüs de feuillus intolérants et d'épinettes noires (Gagnon, 1989). Des cartes ecoforestières indiquent que la forêt Simoncouche a subi du chablis partiel faisant suite à l'épidémie de la TBÉ de 1974. Les informations relatives aux insectes

permettent d'affirmer qu'en plus de la période d'infestation de 1974, la TBÉ a sévi sur ce territoire en 1947, 1910, 1834 et 1808 (Blais, 1983 ; Lussier et al. 2002).

Une tourbière ombratrophe ouverte et boisée est présente dans le site d'étude. La végétation autour du site est dominée principalement par l'épinette noire (*Picea mariana* Mill BSP) et quelques mousses (*Shagnum spp* et *Pleurozium shreberi* (Brid) Mitt.). Les travaux précédents de Simard *et al.* (2006) ont permis de retracer l'histoire de cette tourbière et de reconstituer l'activité des perturbations naturelles depuis les 8600 dernières années.

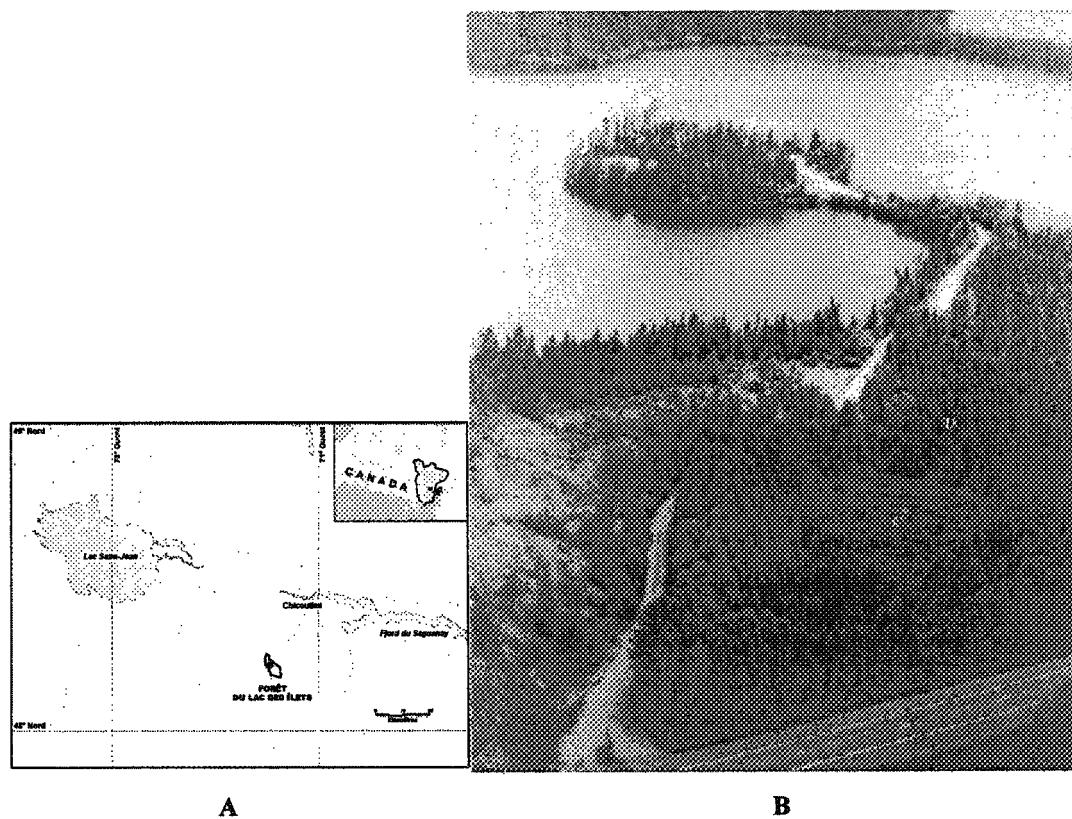


Figure 1. Localisation du site d'étude (A) ; tourbière du lac des îlets, Saguenay, Québec (B) ; sites d'échantillonnage: section de la tourbière ombrotrophe ouverte (C) ; section de la tourbière ombrotrophe boisée (D).

Échantillonnage et analyses en laboratoire

L'échantillonnage a eu lieu pendant l'été 2006 dans le secteur boisé de la tourbière du lac des îlets. L'orientation du transect et la sélection des sites d'échantillonnage a été déterminé par la présence d'espèces arborescentes et l'épaisseur de la tourbe. Un sondage préliminaire a permis de détecter les endroits où la tourbe était la plus profonde (> 50 cm). Au total six échantillons ont été prélevés (LIL1 à LIL6) sur

le transect, à partir du site LIL1 ($48^{\circ}11'46'',0$ et $71^{\circ}14'23,1''$) avec un azimut de 300° , jusqu'au site d'échantillonnage LIL6.

L'orientation du transect d'échantillonnage vise à couvrir le mieux possible le gradient : tourbière boisée - tourbière ombrrophe ouverte. La distance entre les sites d'échantillonnage est différente : pour les trois premiers sites LIL1, LIL2 et LIL3, les échantillons ont été pris à des intervalles de 5 mètres. Par la suite, la distance d'échantillonnage a augmenté à 30 m, 50 m et 80 m pour les sites LIL4, LIL5 et LIL6 respectivement.

Les monolithes LIL1, LIL2, LIL3 et LIL6 (20x20x50cm) ont été extraits en utilisant des pelles et des structures en bois pour protéger l'intégrité du monolithe (Simard 1999). Par contre, les échantillons des sites LIL4 et LIL5 ont été pris à partir d'une sonde Coûteau (10 cm diamètre X 50 cm de profondeur). Chaque échantillon a été emballé dans une pellicule de plastique et transporté au laboratoire pour être congelé jusqu'à découpage et analyse.

Les échantillons congelés ont ensuite été découpés en sections de 1 cm d'épaisseur avec une scie à ruban. De ces sections, seulement 100 cc (10 cm X 10 cm X 1 cm), mesurés par déplacement d'eau, ont été utilisés pour effectuer les analyses des macro-restes. Par la suite, le matériel a été immergé dans l'eau pendant 48 heures pour faciliter la dissolution du matériel. Aucun traitement chimique n'a été utilisé. Chaque échantillon est passé par une série de tamis (2, 1, 0,5, 0,25 et 0,15 mm) pour les sites LIL1, LIL2 et

LIL3. Pour les sites LIL4, LIL5 et LIL6 seuls les tamis 2, 1 et 0,5 mm ont été utilisés, étant donné que l'analyse des tamis 0,25 et 0,15 mm prenait beaucoup de temps et n'apportait pas de nouvelles informations par rapport à celles provenant des tamis 2, 1 et 0,5 mm. A l'aide d'un binoculaire (60 x), tous les macro-restes ont été triés et dénombrés. Il arrivait parfois, que les macro-restes des mousses (tiges) étaient trop abondantes pour être dénombrées. Une estimation du nombre total de ces macro-restes a été calculée à partir d'un sous-échantillon de 0,3 gr (Simard *et al.* 2006).

L'identification des macro-restes végétaux a été réalisée en utilisant la collection de référence des macro-restes du laboratoire d'écologie végétale (UQAC) et les guides illustrés de Montgomery (1977) et Lévesque (1998). La nomenclature taxonomique utilisée est celle de Marie-Victorin (1995) pour les plantes vasculaires, sauf pour les arbres (Farrar 1996) et Anderson *et al.* (1990) pour les mousses.

INDICATEURS DES PERTURBATIONS

Indicateurs du niveau des populations de la tordeuse dans le temps

Les crottins ou résidus de digestion de TBÉ ont été les principaux indicateurs pour retracer les périodes d'activité de l'insecte dans le passé ; leur abondance serait proportionnelle au niveau de la population dans le temps (Potelle 1995, Simard 1999, Simard *et al.* 2006). Leur taille varie entre 0,80 à 1,12 mm de largeur et 1,60 à 3,20 mm

de longueur. L'identification des crottins a été faite à partir de la méthode élaborée par Simard *et al.* (2006). Les crottins ont été comparés avec des crottins d'autres espèces d'insectes défoliateurs en forêt boréale : l'arpenteuse de la pruche (*Lambdina fiscellaria fiscellaria*), la tordeuse à tête noire de l'épinette (*Acleris variana*) (Fernie), la tenthredine à tête jaune de l'épinette (*Pikanema alaskensis*) et le Diprion de Swaine (*Neodiprion swainei Midd.*) afin de pas confondre les crottins de TBÉ avec ceux d'autres espèces d'insectes défoliateurs (figure 2).

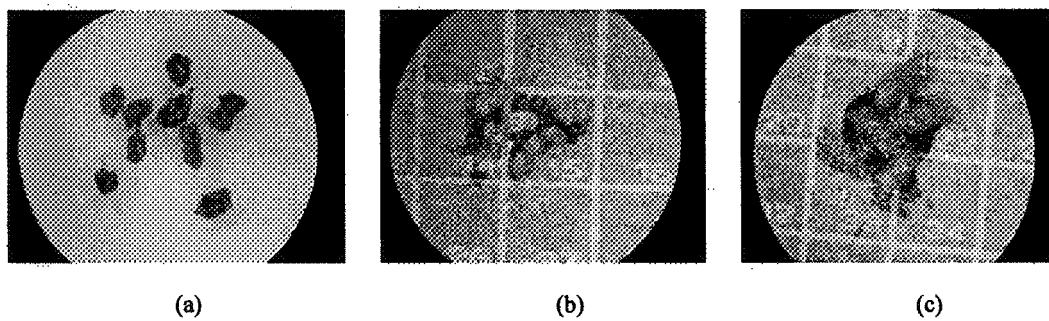


Figure 2. Résidus de digestion de certaines espèces d'insectes défoliateurs : tordeuse des bourgeons de l'épinette (a), Diprion de Swaine (*Neodiprion swainei Midd.*) (b) et *Pikanema alaskensis* (c).

Les capsules céphaliques de TBE sont aussi utilisées comme indicateurs pour reconstruire l'activité de l'insecte dans le passé. L'identification des capsules céphaliques est basée sur les mêmes critères que ceux utilisés par Bhiry *et Filion* (1996) tel que : leur taille, qui peut varier de moins de 0,25 mm (stade larvaire I) jusqu'à 2,1 mm (femelle stade VI), la forme bombée de l'aire adfrontale et la présence des points d'insertion des soies (FA1, FA2, S2 et S1).

La présence de *Lophodermium piceae* (Fckl.) Hoehn. est utilisée comme un indicateur complémentaire pour valider la reconstitution des périodes d'activité de la TBÉ (figure 3). Ce champignon a la particularité de laisser des marques en forme de disque sur les aiguilles des espèces d'épinette (*Picea*) et de sapin (*Abies*). Ces disques transversaux sont formés par plusieurs couches d'hyphes et par des cellules parenchimateuses mélanisées (Gourbière et al. 1986). Jasinski *et* Payette (2005, 2007) ont utilisé l'abondance du *L. piceae* et des capsules céphaliques de la TBÉ comme indicateurs des forêts en sénescence suite aux épidémies de la TBÉ.

Indicateurs de l'activité des feux dans le temps

Pour permettre la reconstruction de l'histoire des feux dans la forêt du lac des îlets, l'utilisation des indicateurs directs comme les charbons bois (>0.5mm) a été préconisée. Cette grosseur a été proposée dans plusieurs études comme un bon indicateur des feux à une échelle locale (Ohlson *et* Tryterud 2000). Des aiguilles et fragments d'aiguilles carbonisés ont également été utilisés (Jasinski et Payette 2005).

Datation

Le matériel utilisé pour dater la base (50 cm) de chaque site a été de la tourbe sèche qui a été envoyée au laboratoire Beta Analitic. La méthode utilisée pour dater ces

sections des échantillons est la méthode radiométrique. Etant donné que la base du site LIL5 n'avait pas le poids minimum requis (50 gr) pour faire une datation avec la méthode radiométrique, cette section a été datée par spectroscopie de masse (AMS), méthode qui requiert seulement entre 1 et 2 mg de tourbe.

Pour les sites LIL2 et LIL3, des profondeurs complémentaires ont été datées afin de mieux préciser la vitesse de sédimentation étant donné les grandes différences entre les datations obtenues à leur base.

Les datations ont permis d'estimer le taux d'accumulation de la tourbe pour chaque site d'échantillonnage. Ce taux a été calculé avec le quotient entre l'épaisseur d'une section de tourbe, représentée en millimètres et le nombre d'années nécessaires à la sédimentation de cette section.

Les diagrammes des assemblages des macro-restes ont été compilés à l'aide du logiciel C2 (Juggins 2003).

RÉSULTATS

Datations et taux d'accumulation

Les analyses radiométriques faites dans la section basale (50 cm) pour chaque site montrent d'importantes variations au niveau des datations (tableau 1). Les datations sont présentées en années calendrier (an. cal.), ce qui correspond à leur âge avant 1950. Le site LIL1 présente la date la plus ancienne (4840+/-60 an. cal) par rapport aux six autres sites, principalement par rapport au site LIL6 (1780+/-60 an. cal.). Ce dernier correspond au site pris le plus proche de la tourbière ombrotrophe ouverte du lac des Îlets. Les datations pour les sites LIL2, LIL3 et LIL5 ont des valeurs intermédiaires (2440+/-60 an. cal., 3900+/-60 an. cal. et 3560+/-40 an. cal. respectivement).

Tableau 1. Datation par radiométrie et spectroscopie de masse (AMS) à différentes profondeurs des sites échantillonnés de la tourbière du lac des îlets, Saguenay, Québec.

Site	Profondeur (cm)	No. laboratoire	Âge ^{14}C (ans cal.)	Méthode
LIL1	50	Beta-234423	4840+/- 60	radiométrique
LIL2	26	Beta-236323	1470+/- 60	radiométrique
LIL2	50	Beta-234425	2440+/-60	radiométrique
LIL3	20	Beta-236324	590+/- 50	radiométrique
LIL3	50	Beta-234424	3900+/-60	radiométrique
LIL4	50	Beta-236326	2350+/-70	radiométrique
LIL5	50	Beta-236325	3560 +/- 40	AMS
LIL6	50	Beta-236327	1780+/-60	radiométrique

Une courbe du taux d'accumulation selon la profondeur a été établie pour chacun des sites (figure 3) à partir des datations au ^{14}C (tableau 1), un âge de 0 années calendrier (an. cal.) étant attribué à la surface des sédiments. Les dates pour les autres profondeurs des profils ont été estimées à partir des valeurs de la courbe du taux d'accumulation, présentées en mm/année.

Les taux d'accumulation de la tourbe, à long terme, vont de 0,28 mm/année (LIL6) à 0,1 mm/année (LIL1), avec un taux moyen de 0,17 mm/année. Le taux d'accumulation montre une tendance avec la distance de la zone boisée (figure 4). Cette tendance est

représentée par une plus rapide accumulation des macro-restes dans le site prélevé à proximité de la tourbière ombrotrophe ouverte (LIL6 ; 0,28 mm/année). Le taux le plus faible provient du site le plus éloigné de la tourbière (LIL1 ; 0,10 mm/année).

Les taux d'accumulation entre dates adjacentes sont plutôt variables pour un même site d'échantillonnage. Ceci reste vrai pour les deux sites ayant été datés à deux profondeurs (LIL2 et LIL3). Ce patron est particulièrement évident pour le site LIL3, présentant un taux d'accumulation dans les premiers 20 cm de 0,33 mm/année par rapport au taux d'accumulation de 0,09 mm/année dans les derniers 30 cm (figure 4).

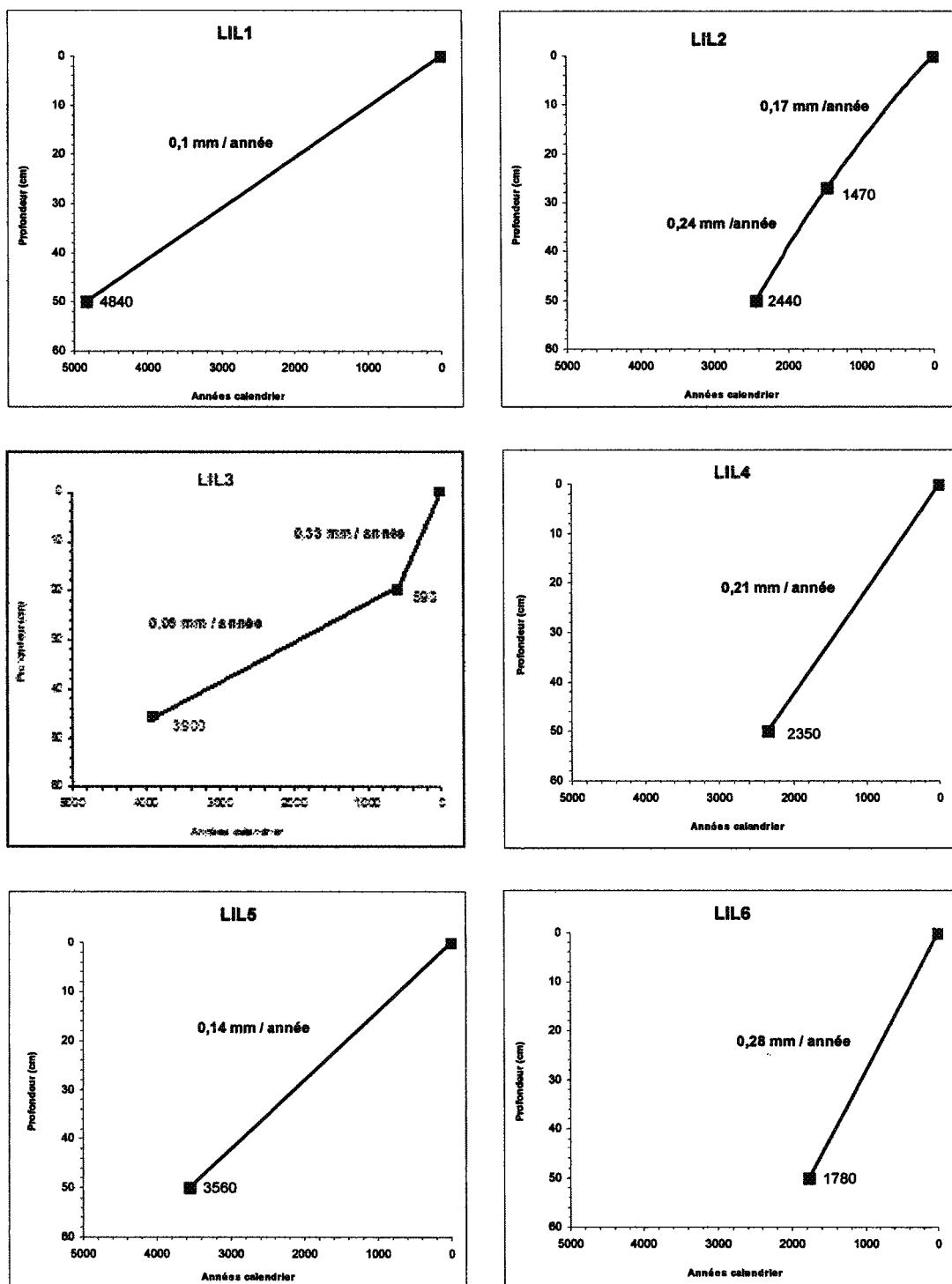


Figure 3. Courbes du taux d'accumulation de la tourbe en fonction de la profondeur et datations des six sites analysés dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay. Les carrés noirs correspondent aux datations au radiocarbone, présentées en années calendrier. Le taux d'accumulation est exprimé en mm/année.

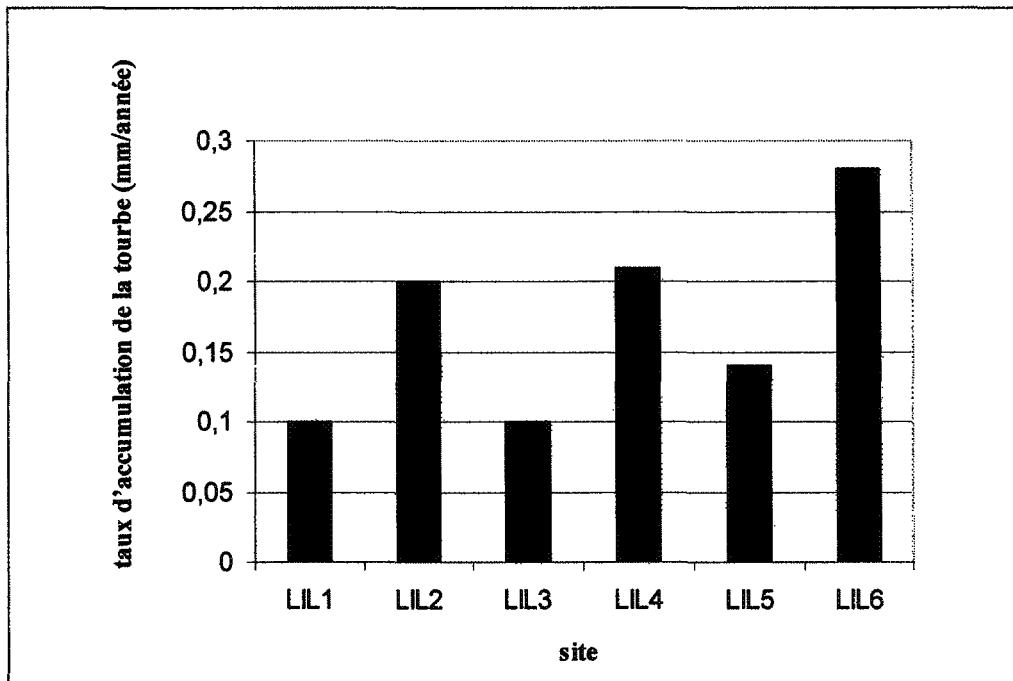


Figure 4. Gradient du taux d'accumulation moyen (mm/an) dans tous les sites échantillonnés dans la tourbière du lac des îlets.

Reconstitution de la végétation

Les résultats des analyses macro-restes sont présentés sous forme de concentration macro-restes (nombre des macro-restes / 100 cc). Etant donné les grandes différences dans le taux d'accumulation (figure 3) pour les sites analysés, les diagrammes des macro-restes sont présentés séparément en fonction de la profondeur (cm) et du temps calculé à partir des courbes d'accumulation de la tourbe (an. cal.).

La diversité des taxons végétaux est représentée principalement par : *Picea mariana* Mill B.S.P., *Abies balsamea* (L) Mill. , *Larix laricina* (Du Roi) Koch, *Betula paprifera* Marshall, *Carex sp.*, *Shagnum spp.* et *Rubus idaeus*. Les sédiments de tourbe de la tourbière du lac des îlets couvrant 50 cm de profondeur présentent trois zones distinctes. Ces zones d'assemblages de macro-restes ont été déterminées visuellement d'après les variations dans l'abondance des macro-restes d'épinette noire en fonction de la profondeur (cm): zone I (figure 5), entre 0 et 10 cm, caractérisée par la présence de ces macro-restes (aiguilles, graines, rameaux). Dans la zone II, entre 10 et 17 cm, seulement des macro-restes carbonisés d'épinette noire sont présents. Finalement dans la zone III entre 17 cm et 50 cm, il est possible de retrouver dans quelques sites, des macro-restes d'épinette noire (figure 5).

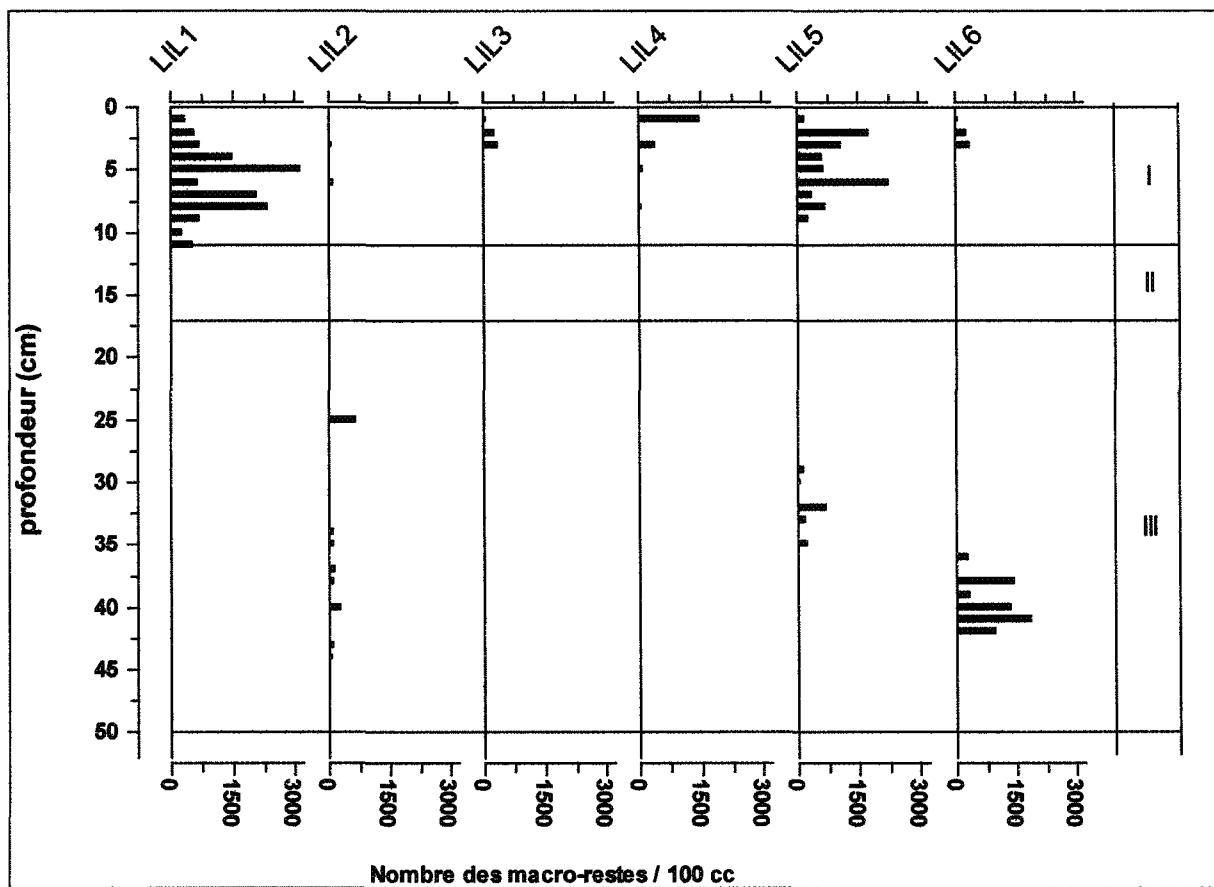


Figure 5. Diagramme de l'abondance des macro-restes d'épinette noire, non carbonisés (graines, feuilles, cônes et rameaux) en fonction de la profondeur et délimitation des zones (I, II et III) d'assemblages, sur les six sites analysés dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay.

À l'intérieur de la zone III, il y a des variations d'un site à l'autre. Par exemple, dans les sites LIL1 et LIL4 (figure 13) il y a seulement des évidences de macro-restes d'épinette noire carbonisés (fragments de feuilles carbonisés). Des macro-restes de *P. mariana* pour les sites LIL2, LIL3, LIL5 et LIL6 sont présents dans les couches plus profondes. Une importante augmentation du nombre de macro-restes de *P. mariana* est entre autres notée dans le site LIL2 à 25 cm de profondeur (1200 an. cal.) avec la plus forte

concentration de ces macro-restes (691/ 100 cc). Entre 33 et 50 cm (1400 et 2500 an. cal.) on note des fluctuations dans l'abondance de ce taxon, similaires à celles des premiers 10 cm. Pour le site LIL3, des macro-restes d'épinette noire sont présents le long du profil. Leur abondance est particulièrement importante dans les premiers 8 cm (300 an. cal.). Il y a quelques périodes d'absence de ces macro-restes d'épinette noire, entre 8 et 17 cm (zone II, figure 5) (500 et 1400 an. cal.). Le nombre des macro-restes d'épinette noire retrouvé à l'intérieur de la zone III pour le site LIL5 est moins élevé que ceux de la surface. Le site LIL6 montre que les macro-restes de *P. mariana* sont concentrés dans la section de surface du site, c'est-à-dire entre 0 et 10 cm (300 an. cal.). Entre 36 cm (1500 an. cal.) et 50 cm (2500 an. cal.) l'abondance des macro-restes d'épinette noire est la plus importante pour l'ensemble du profil analysé.

Quelques macro-restes d'*Abies balsamea* pour les sites LIL1, LIL4, LIL5 et LIL6 sont retrouvés exclusivement entre la surface jusqu'à environ 10 cm de profondeur. Le maximum d'abondance des macro-restes de sapin baumier dans le site LIL2 est retrouvé dans les premiers 7 cm (200 an. cal.). Leur abondance est nettement inférieure par rapport à l'épinette noire avec un maximum d'abondance (209 macro-restes / 100 ml) à 3 cm (100 an. cal.). Les macro-restes de sapin baumier sont absents pendant une longue période qui va de 9 cm (300 an. cal.) à 25 cm (1300 an. cal.). Ce même patron est présent dans le site LIL3. Des macro-restes d'*Abies balsamea* sont principalement abondants dans deux périodes : entre 0 et 7 cm (200 an. cal.) et à 26 cm (1250 an. cal.) (figure 6).

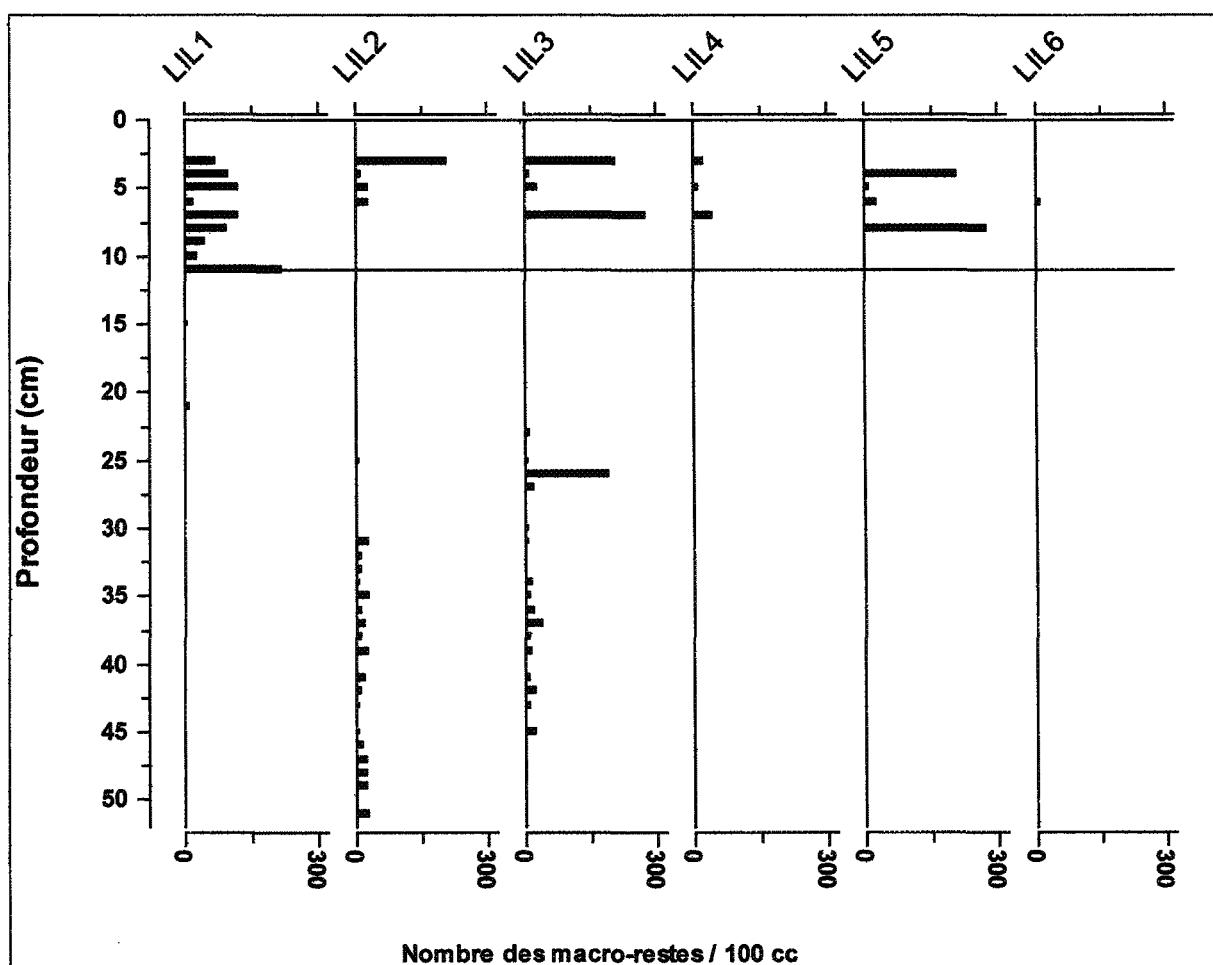


Figure 6. Diagramme de l'abondance des macro-restes d'*Abies balsamea* (graines, cônes et rameaux) en fonction de la profondeur sur les six sites analysés dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay.

Les macro-restes de *L. laricina* sont absents pour l'ensemble des sites analysés dans les premiers 10 cm. Ces macro-restes de *L. laricina* sont perçus pour le site LIL2 entre 43 cm (2000 an. cal.) et 45 cm (2200 an. cal.), pour les sites LIL3 et LIL6 à 27 cm (800 an. cal.) et pour le site LIL4 à 11 cm (400 an. cal.) (figure 8).

Une particularité du site LIL3 est la présence d'un grand nombre de graines de *Betula papirifera* sur l'ensemble des profils analysés pour ce site. Par contre, sur les sites LIL1, LIL4 et LIL5 les macro-restes de *B. papirifera* sont concentrés sur une période entre 300 an.cal. (LIL5) et 1400 an.cal. (LIL1).

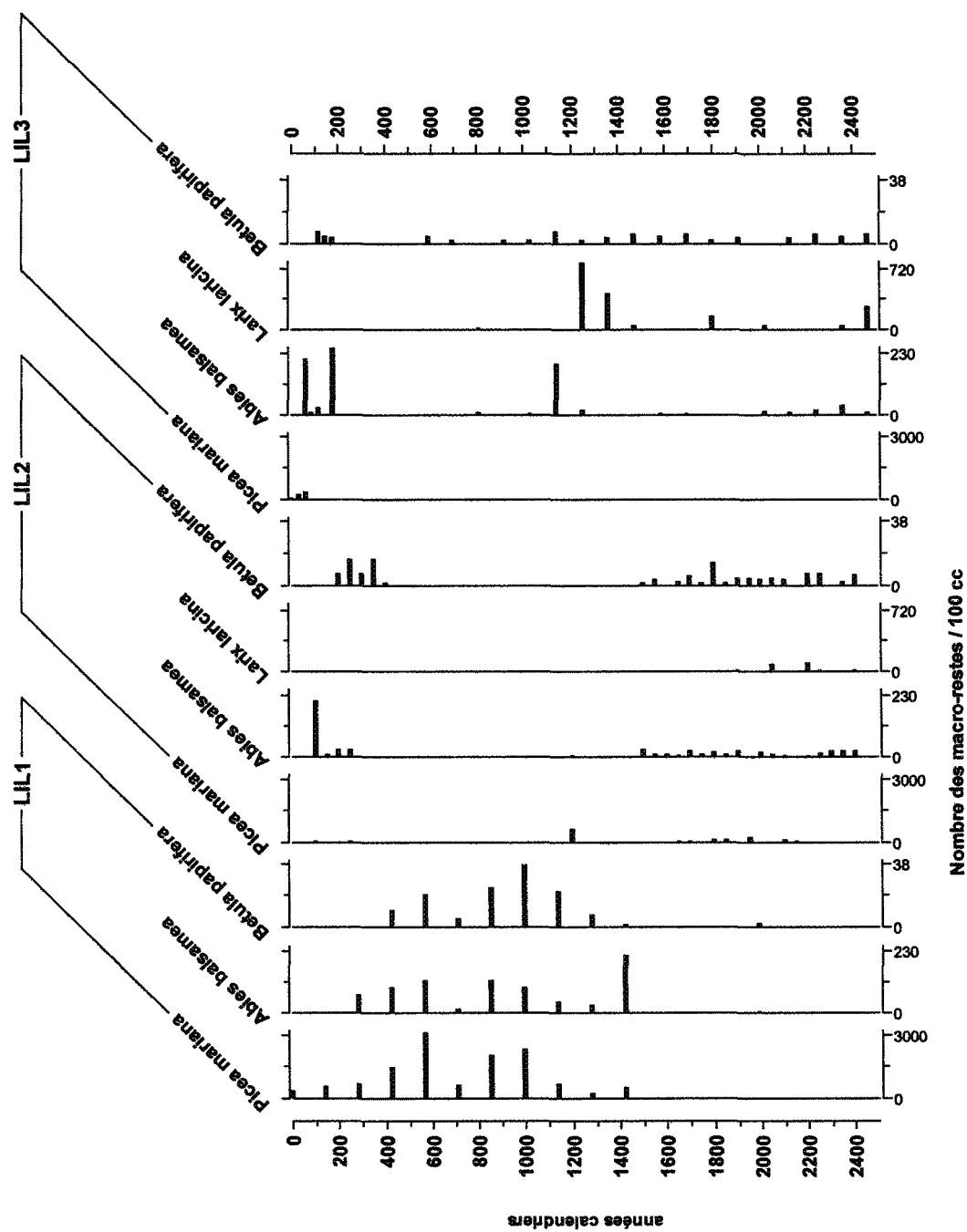


Figure 7. Diagramme de macro-restes végétaux des espèces arborescentes en fonction de l'âge (an. cal.) pour les sites LIL1, LIL2 et LIL3 dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay.

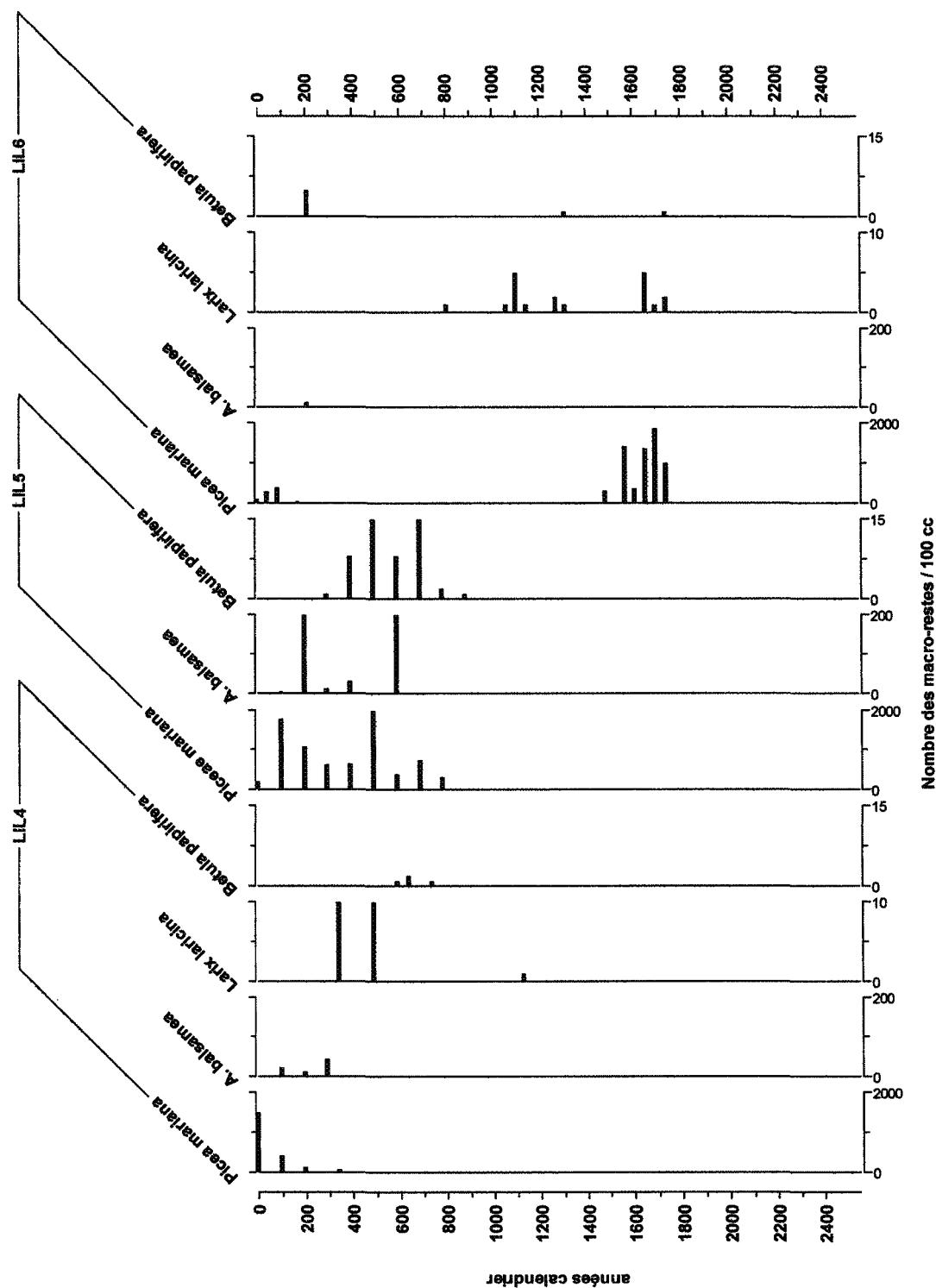


Figure 8. Diagramme de macro-restes végétaux des espèces arborescents en fonction de l'âge (an. cal.) pour les sites LIL4, LIL5 et LIL6 dans la tourbière du lac des filets, Saguenay.

Il n'y a pas des grandes différences dans l'abondance de tiges de *Sphagnum sp.* entre les profils des sites analysés à l'exception du site LIL1 où ces tiges sont concentrées dans les premiers 10 cm (1400 an. cal.). Des maximums d'abondance de *Sphagnum sp.* sont présents sur quelques profils, pour le site LIL2 à 15 cm (700 an. cal.), pour le site LIL3 à 12 cm (300 an. cal.), pour le site LIL6 à 8 cm (400 an. cal.), pour le site LIL4 à 20 cm (900 an. cal.) et pour le site LIL5 à 15 cm (1400 an. cal.) (figure 9 et 10).

Des graines de *Rubus idaeus* sont absentes sur les premiers 5 cm pour l'ensemble des sites. Dans le site LIL1, ces graines sont particulièrement abondantes entre 17 cm (700 an. cal.) et 35 cm (2400 an. cal.). Pour le site LIL2, le maximum d'abondance des graines de *R. idaeus* est entre 20 cm (1000 an. cal.) et 50 cm (2500 an. cal.). Dans les sites LIL1 et LIL5, ces graines sont présentes seulement sur trois périodes (600, 1200 et 2400 an. cal.).

Des sclérotes du champignon *Cenococcum graniforme* sont présents sur l'ensemble des profils analysés. Pour le site LIL1, ces sclérotes sont principalement abondants entre 3 cm (200 an. cal.) et 10 cm (1400 an. cal.). Les sites LIL2 et LIL3 sont caractérisés par une période d'absence de sclérotes entre 13 cm et 23 cm. Pour les sites LIL4, LIL5 et LIL6 ces sclérotes sont principalement abondants entre 3 cm et 17 cm (figure 9 et 10).

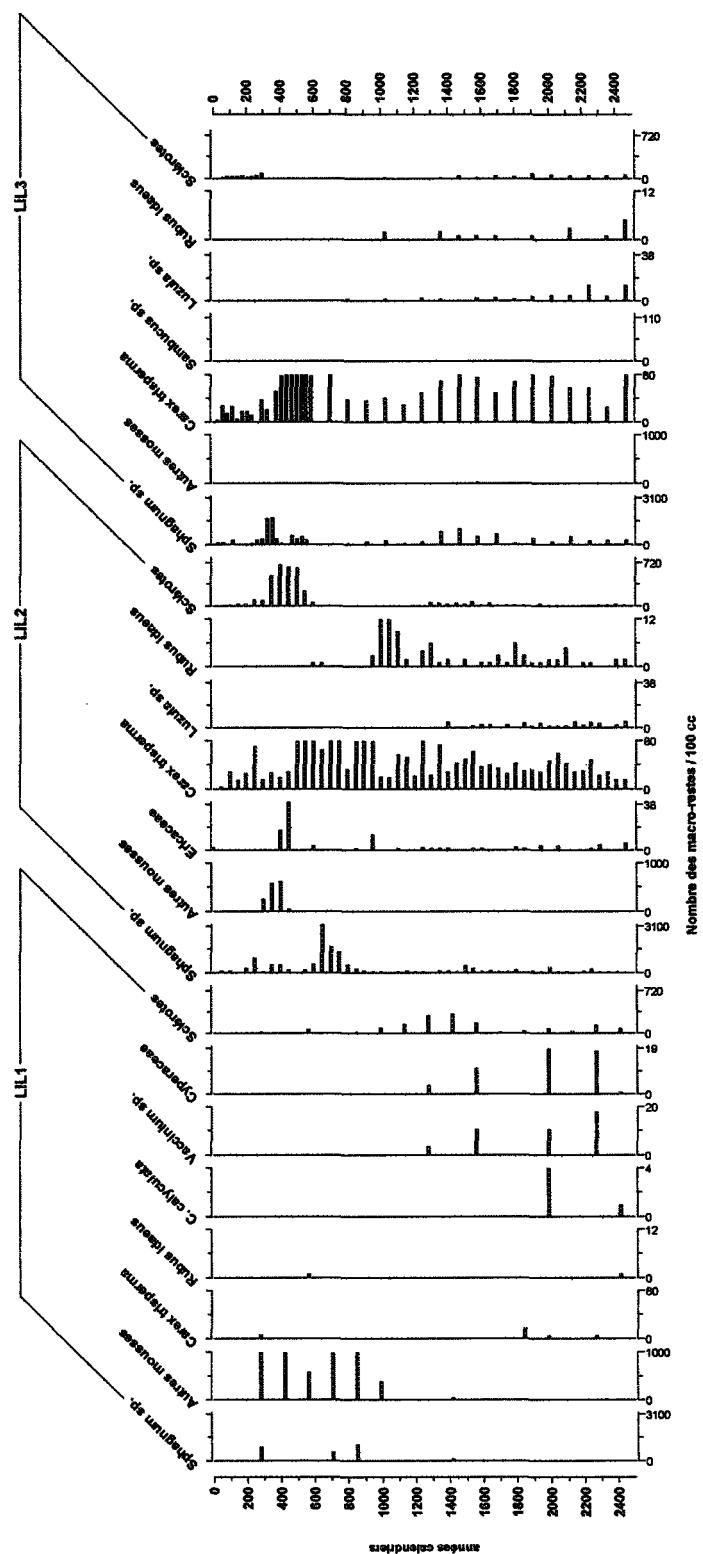


Figure 9. Diagramme des macro-restes végétaux en fonction de l'âge (an. cal.) pour les sites LIL1, LIL2 et LIL3 dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay (*taxons sélectionnés*).

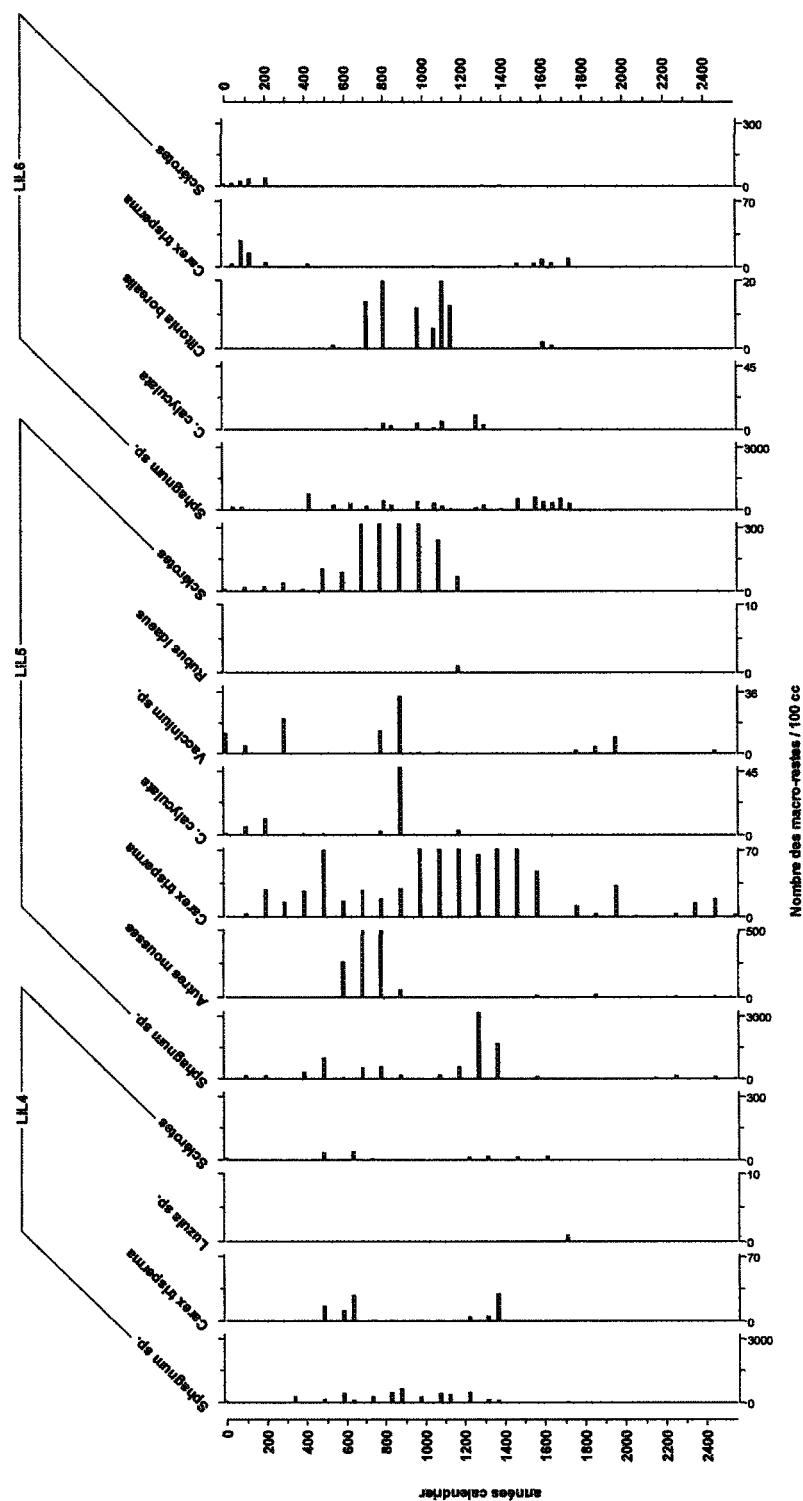


Figure 10. Diagramme des macro-restes végétaux en fonction de l'âge (an. cal.) pour les sites LIL4, LIL5 et LIL6 dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay (taxons sélectionnés)

Indicateurs de l'activité de la TBÉ dans le temps

Les indicateurs de l'activité de la TBÉ, tels que les crottins, les capsules céphaliques et les traces du champignon *Lophodermium piceae* sur les feuilles d'épinette noire, ont été retrouvés sur tous les sites (figure 11), ce qui représente des évidences directes de la présence de l'insecte à l'échelle du peuplement d'étude et au cours du temps. Quelque maximum d'abondance des crottins ont été trouvés principalement en surface entre 3 cm et 8 cm sur l'ensemble des sites analysés. L'abondance des indicateurs de l'activité de la TBÉ sont présentés en fonction de la profondeur (cm) (figure 11) et du temps estimé à partir du taux d'accumulation calculé pour chaque site (an. cal.) (figure 12).

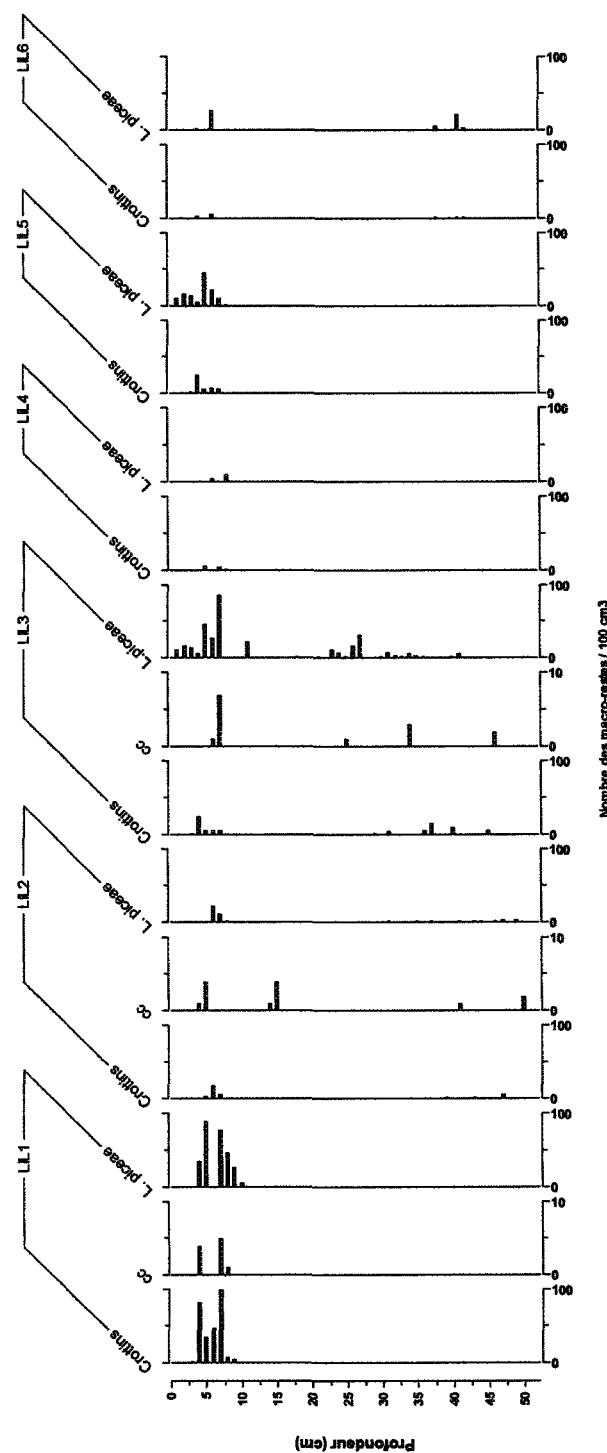


Figure 11. Diagrammes des paléo-indicateurs de l'activité de la tordeuse des bourgeons de l'épinette en fonction de la profondeur (cm) sur tous les profils analysés de la forêt du lac des îlets. (cc : capsules céphaliques).

C'est dans le site LIL1 qu'on retrouve le plus grand nombre des crottins (110/100 cc) concentrés principalement dans les 8 premiers cm de profondeur à partir de la surface. Les résultats du diagramme des paléo-indicateurs de l'activité de la TBÉ dans le temps, montrent pour le monolithe LIL1 au total quatre grands périodes d'abondance des crottins. L'abondance plus récente des crottins est située à 4 cm, ce qui correspond, selon la période estimée d'après la courbe du taux d'accumulation de la tourbe (figure 3), à environ 400 an. cal. avec 83 crottins/100 cc. Dans cette même période, il est noté la présence de quelques fragments de capsules céphaliques (5/100 cc) et des traces de *L. piceae* (35 /100 cc). Un deuxième période d'abondance de crottins est situé à environ 5 cm (570 an. cal.) avec une abondance s'élevant au total à 35 crottins. Quelques fragments d'aiguilles de *P. mariana* avec des traces de *L. piceae* ont été retrouvés dans cette section analysée. À environ 6 cm (700 an. cal.), un troisième période d'abondance des crottins (47 /100 cc) est présente, mais aucun des deux autres indicateurs n'est présent dans cette période. La quatrième période d'abondance des crottins est la plus important pour l'ensemble du site LIL1 : au total 109 crottins ont été trouvés à 7 cm (850 an. cal.). Cette période est caractérisée aussi par la synchronisation avec des capsules céphaliques (5/100 cc) et des aiguilles infestées par *L. piceae* (78/100 cc). Quelques crottins sont présents à environ 8 cm (990 an. cal.) et 9 cm (1130 an. cal.) avec 8 et 5 crottins respectivement (figures 11 et 12).

La plupart des crottins du site LIL2 sont concentrés en surface. Leur abondance varie entre 3 et 18 crottins. Deux premières périodes d'abondance des crottins entre 6 cm (150 an. cal.) et 7 cm (200 an. cal.) sont aussi caractérisées par le fait d'avoir une

synchronisation avec des capsules céphaliques de la famille de la TBÉ (*Tortricidae*).

Lors des ces périodes d'abondance des crottins, on note une présence de traces de *L. piceae* avec une abondance maximale de 23 fragments d'aiguilles de *P. mariana* infestées par ce champignon. À environ 7 cm (250 an. cal.), aucune capsule ou fragment de capsules céphaliques n'a été retrouvée dans cette section analysée. Quelques crottins sont retrouvés au long du profil, caractérisés par leur faible nombre et leur caractère plus dispersé par rapport aux crottins retrouvés en surface.

Au total, cinq périodes d'abondance des crottins sont présents pour l'ensemble du site LIL3 (figure 11 et 12). Tout comme les autres sites, ces périodes sont concentrées en surface et correspondent à une période se situant approximativement entre 0 et 10 cm (100 et 455 an. cal.). La plus grande quantité de crottins (25 crottins/100 cc) est trouvée à 4 cm (230 an. cal.). La synchronisation pour les indicateurs de l'activité de TBÉ dans le temps est seulement évidente dans les premiers 10 cm. Quelques crottins sont trouvés plus en profondeur du profil analysé, soit à 37 cm (2280 an. cal.) avec 1 crottin/100 cc, et à 40 cm (2350 an. cal.) avec 2 crottins/100 cc. Quelques fragments d'aiguilles d'épinette noire avec des traces laissées par *L. piceae* ont été observés dans les autres sections du profil mais pas de façon simultanée avec les deux autres indicateurs de l'activité de la TBÉ, et leur abondance demeure inférieure par rapport au nombre trouvé en surface. Pour les sites LIL4, LIL5 et LIL6, seulement les crottins et les traces laissées par *L. piceae* sur les aiguilles d'épinette noire ont été analysés (figure 11 et 12). Le diagramme des macro-restes montre quelques périodes d'abondance de crottins en surface pour ces trois sites. Leur nombre reste toutefois inférieur par rapport

aux autres sites analysés (LIL1, LIL2 et LIL3), avec un maximum d'abondance de 6 crottins/ 100 cc.

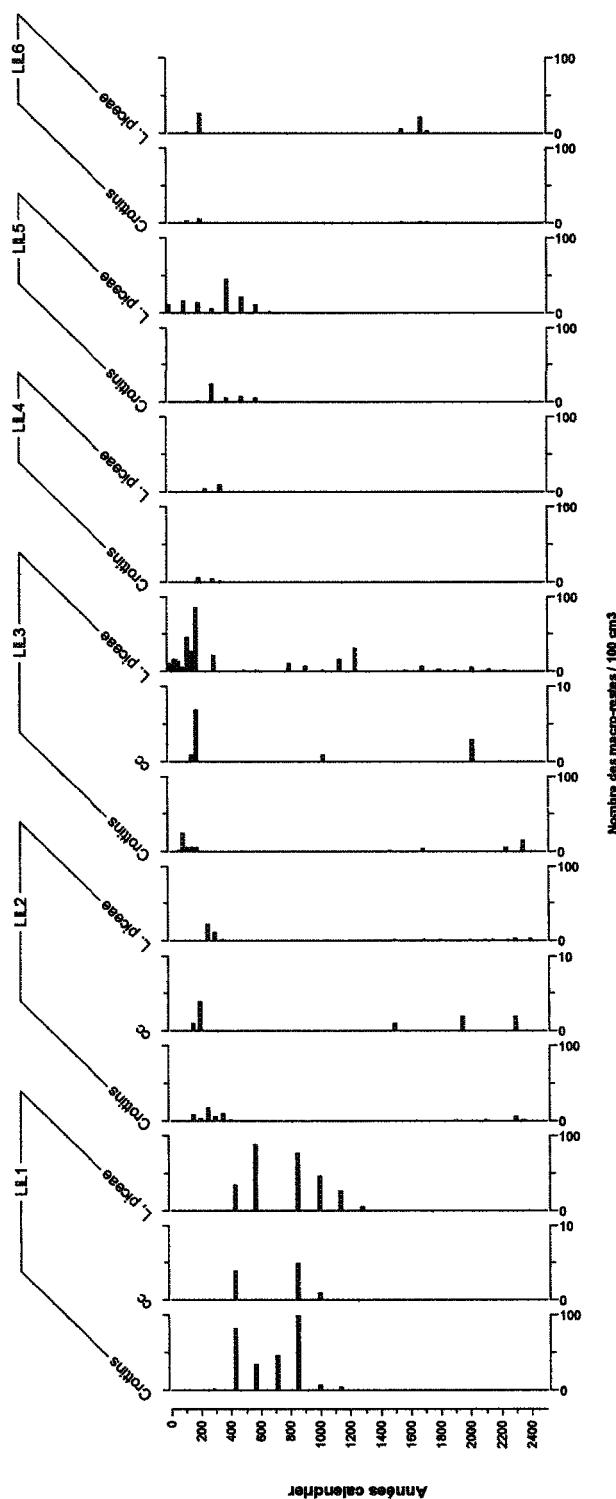


Figure 12. Diagrammes des paléo-indicateurs de l'activité de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le temps sur tous les profils analysés de tourbe de la forêt du lac des flets. (cc : capsules céphaliques).

Indicateurs de l'activité des feux dans le temps

Le nombre de charbons de bois macroscopiques ($>0,5\text{mm}$) et d'aiguilles de *Picea mariana* carbonisées (FEUC) dans la tourbière du lac des îlets est présenté à figure 13 en fonction de la profondeur (cm) et dans la figure 14, en fonction du temps estimé (an. cal.) à partir du calcul du taux d'accumulation de la tourbe. L'abondance d'indicateurs des feux dans le temps suggère principalement une forte activité des feux entre 50 cm (2500 an. cal.) et 10 cm (400 an. cal.). Étant donné le grand nombre de charbons de bois, de feuilles et fragments de feuilles carbonisés, il était impossible de séparer les différents événements de feux ainsi qu'établir une fréquence des feux dans le temps. Les indicateurs de l'activité des feux pour quelques sites sont présents de façon synchronisée autour de 11 cm à 13 cm, à l'exception des sites LIL1 et LIL4 (Figure 13).

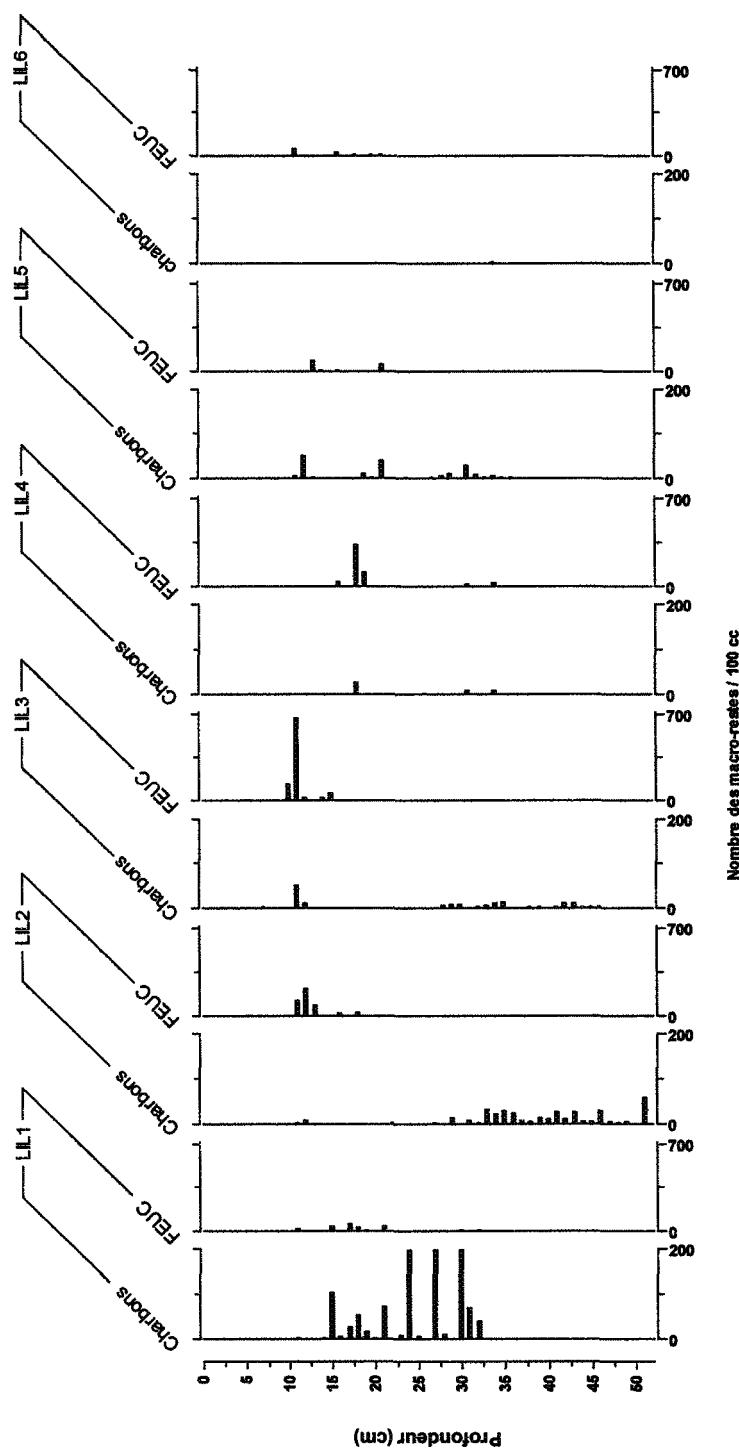


Figure 13. Distribution des indicateurs des feux (charbons de bois et fragments d'aiguilles de *P. mariana* carbonisées) en fonction de la profondeur dans les profils de tourbe analysés de la forêt du lac des îlets. FEUC (fragments des feuilles carbonisées).

Quelques charbons de bois sont retrouvés à environ 11 cm (1000 an. cal.) pour le site LIL1, leur nombre reste par contre très inférieur (3 charbons bois / 100 ml) par rapport aux autres profils qui présentent des charbons de bois (>0,5 mm). Le premier grand signal de l'activité des feux pour le site LIL1 se retrouve à partir de 11 cm (période estimée à 1400 an. cal.) Au total, 6 fragments de charbons bois ont été retrouvés ainsi que 26 fragments de feuilles carbonisées. Une forte abondance de charbons de bois pour le site LIL1 est située à 15 cm (2000 an. cal.) Cette abondance de fragments de charbons de bois est représenté par un nombre maximal de 105 charbons bois/ 100 cc. Pendant la même période, 52 fragments d'aiguilles carbonisées ont été trouvés. La période estimée à environ 17 cm (2300 an. cal.) est particulièrement représentée par un nombre maximal de 68 fragments de charbons bois. Entre 17 cm (2400 an. cal.) et 19 cm (2500 an. cal.), on observe des charbons de bois (55 à 18 charbons bois/ 100 cc) et des fragments d'aiguilles carbonisées (68 à 20 FEUC/ 100 cc).

Le site LIL2 est caractérisé par la grande abondance des charbons bois entre 10 cm (600 an. cal.) et 50 cm (2500 an. cal.). Par contre, les fragments d'aiguilles carbonisées sont concentrés principalement entre 10 cm (600 an. cal.) et 18 cm (900 an. cal.). Dans les profils plus profonds (entre 18 cm et 50 cm), le nombre de FEUC reste très inférieur. Il est possible de percevoir le synchronisme entre les charbons de bois et les FEUC principalement à 10 cm (600 an. cal.).

Le nombre maximal de paléo-indicateurs de l'activité des feux pour le site LIL3 est perçu à 12 cm (400 an. cal.). Par la suite quelques charbons de bois et des fragments des

feuilles carbonisées sont présents. Toutefois leur nombre reste nettement inférieur. Un premier signal de l'activité des feux pour le site LIL4 est visible à partir de 13 cm (400 an. cal.), cependant une forte abondance de paléo-indicateurs de l'activité des feux (+ 120 macro-restes) est trouvée à 18 cm (800 an. cal.). Quelques autres périodes indiquant une activité des feux sont observées dans des couches plus anciennes mais le nombre de ce paléo-indicateur reste toutefois inférieur (figure 13 et 14).

Seulement deux périodes de forte abondance de paléo-indicateurs de l'activité des feux sont notées pour le site LIL5 à environ 13 cm (1100 an. cal.) et 20 cm (2000 an. cal.). Dans cette dernière période, une complémentarité entre les charbons de bois et les fragments de feuilles carbonisées est notée.

Des fragments des feuilles carbonisées sont particulièrement abondants (72 FEUC / 100 cc) à 13 cm (400 an. cal.) pour le site LIL6, il n'y a pas de charbons de bois à ce moment-là. Ce sont les feuilles carbonisées qui sont les plus abondantes sur l'ensemble des profils analysés pour ce site par rapport aux charbons de bois qui sont présents à 35 cm (1400 an. cal.) (figures 13 et 14).

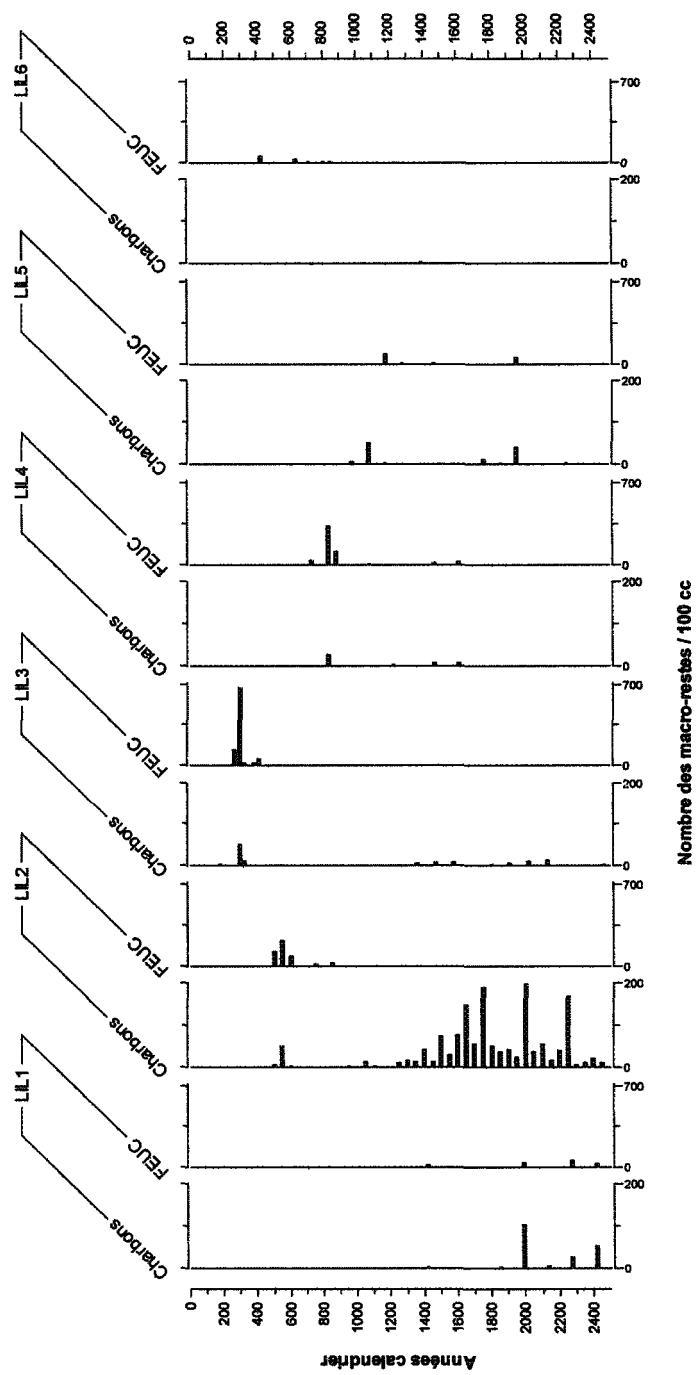


Figure 14. Distribution d'indicateurs de l'activité des feux (charbons de bois et fragments d'aiguilles carbonisées (FEUC) en fonction du temps dans les profils de tourbe analysés de la forêt du lac des îlets.

Analyse paléoéntomologiques

Trois principaux groupes d'insectes ont été répertoriés dans les échantillons de tourbe du lac des îlets : coléoptères, fourmis et diptères. Plusieurs fragments des élytres de coléoptères ont été trouvés ; les efforts d'identification sont toutefois concentrés sur la famille des scolytes (*Polygraphus rufipeni*). Des restes de fourmis ont aussi été identifiés au niveau spécifique (3 espèces) principalement à partir de leurs têtes: *Myrmica alaskensis*, *Myrmica lobifrons* et *Camponotus sp.* Plusieurs capsules céphaliques de Diptère (*Bimbionidae sp.*) ont été retrouvées dans l'ensemble des échantillons analysés. L'ensemble des résultats paléoéntomologiques, à l'exception du site LIL5, à cause du très faible nombre de débris paléoéntomologiques, sont compilés dans la figure 15, montrant l'abondance de ces macro-restes en fonction du temps estimé (an. cal.) à partir du calcul du taux d'accumulation de la tourbe .

L'analyse paléoéntomologique du site LIL1 démontre principalement la présence de quelques élytres de scolytes durant trois périodes, 5 cm (400 an. cal.) et 20 cm (2300 an. cal.) et 21 cm (2400 an. cal.) (Figure 15). Un grand nombre de capsules céphaliques (328 cc) de *Bimbionidae sp.* pour ce site à 8 cm (900 an. cal.) est noté. Aucun macroreste de fourmis n'est présent dans ce site.

Pour le site LIL2, le groupe des fourmis est représenté par des individus du genre *Myrmica* (ref. *alaskensi*, *lobifrons*). Ils commencent à être présents à 10 cm (400 an. cal.) et 23 cm (1500 an. cal.). Entre 45 cm (2200 an. cal.) et 47 cm (2400 an. cal.), leur

présence est relativement constante. Les macro-restes de scolytes sont aussi absents dans les premiers profils analysés, ils commencent à être présents à partir de 9 cm (800 an. cal.). La présence de quelques macro-restes de scolytes entre 23 cm (1400 an. cal.) et 47 cm (2400 an. cal.) est relativement soutenue dans ces périodes, leur abondance varie de 1 à 6 macro-restes/100 cc. Plus proche de 11 cm (500 an. cal.), une forte présence de capsules céphaliques de *Bimbionidae sp.* (430 cc) est perçue.

Pour le site LIL3, des macro-restes de *Myrmica sp.* et *Camponotus sp.* sont répertoriés à partir de 20 cm (500 an. cal.). La fréquence et l'abondance des macro-restes de *Myrmica sp.* restent toutefois plus importantes par rapport aux macro-restes de *Camponotus sp.* qui sont présents seulement à 20 cm (500 an. cal.), 25 cm (1000 an. cal.) et 30 cm (1800 an. cal.). Plusieurs capsules céphaliques de *Bimbionidae sp.* sont présentes dans les profils mais leur nombre reste inférieur par rapport à l'abondance dans les sites LIL1 et LIL2. Des maximums d'abondance de *Bimbionidae sp.* sont toutefois notés entre 18 cm (300 an. cal.) et 19 cm (400 an. cal.).

L'analyse paléoentomologique pour le site LIL4 montre principalement l'absence de macro-restes de fourmis entre 20 cm (1000 an. cal.) et 50 cm (2500 an. cal.) Quelques macro-restes de *Myrmica sp.* et *Camponotus sp.* sont présents entre 7 cm (400 an. cal.) et 10 cm (800 an. cal.) Un maximum d'abondance de capsules céphaliques de *Bimbionidae sp.* est présent à 7 cm (400 an. cal.).

L'assemblage des macro-restes de fourmis pour le site LIL6 est représenté par quelques macro-restes situés entre 37 cm (1500 an. cal.) et 43 cm (1800 an. cal.) exclusivement. Il y a des fragments d'élytres de scolytes seulement à 400 et 1400 an. cal. Au total, 20 capsules céphaliques de *Bimbionidae* ont été triées à 500 an. cal., c'est la plus forte abondance de ces macro-restes pour l'ensemble du site LIL6.

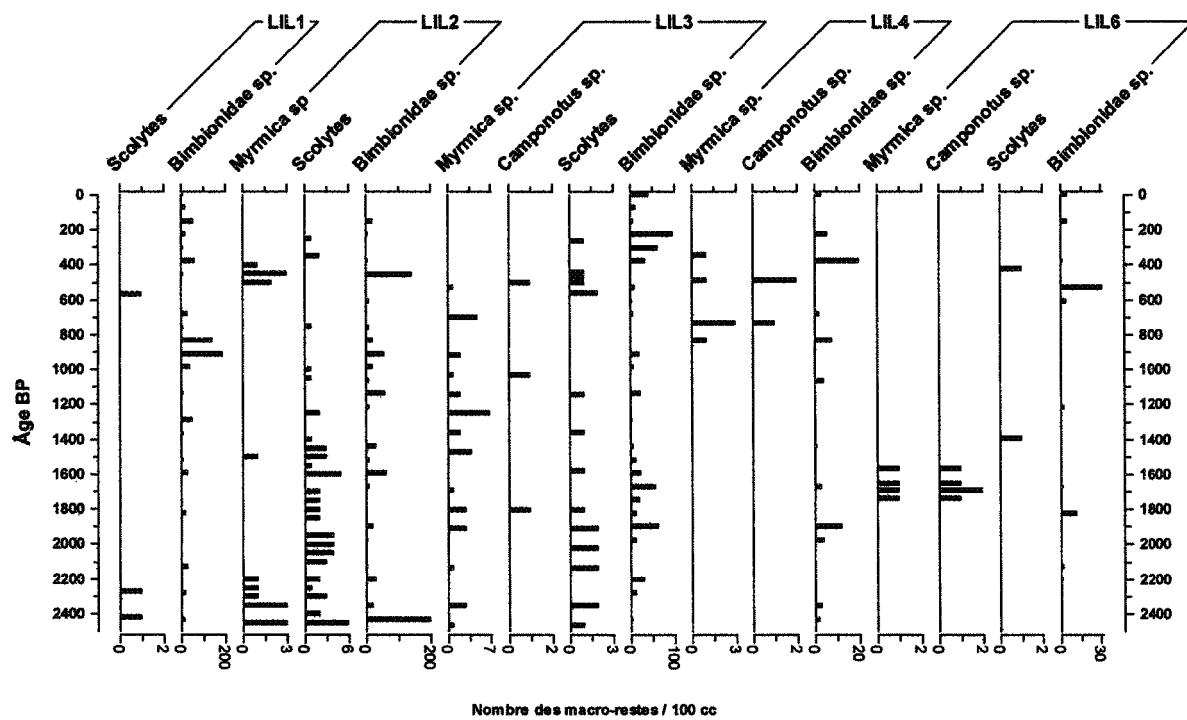


Figure 15. Diagramme des macro-restes d'insectes : Coléoptère (*Scolytidae*), Fourmis (*Myrmica sp.* et *Camponotus sp.*) et Diptère (*Bimbionidae*) dans les six échantillons pris dans la tourbière du lac des îlets, Saguenay.

DISCUSSION

Taux d'accumulation

La reconstitution détaillée de l'origine et du développement de la tourbière du lac des îlets (Simard *et al.* 2006) suggère une succession typique des tourbières boréales constituée en général de trois phases : une phase lacustre suivie d'une phase minérotrophe pour finir avec une phase ombrotrophe (Heinselman 1970). D'après les résultats des assemblages des macro-restes végétaux (figures 7, 8, 9 et 10), la période étudiée (2500 an. cal.) correspondrait à la période ombrotrophe caractérisée par la forte présence des mousses *Sphagnum sp.* et de quelques éricacées. Le passage d'une tourbière minérotrophe vers une tourbière ombrotrophe est le résultat d'un ensemble de processus qui implique entre autres le taux d'accumulation de la tourbe et l'acidification du milieu par les sphaignes qui vont changer les conditions physicochimiques, favorisant la croissance des espèces typiques des milieux ombrotropes (Payette 2001). Le passage de la phase minérotrophe à la phase ombrotrophe de la tourbière du lac des îlets serait un processus qui aurait pris environ 1240 ans, pendant la période entre 6850 an. cal. et 5609 an. cal. (Simard *et al.* 2006).

Même si pour la plupart des sites, une relation linéaire est présentée dans le taux d'accumulation de la matière organique (figure 3, LIL1, LIL4 LIL5 et LIL6), il est très important considérer que l'accumulation de cette matière organique ne serait pas linéaire dans le temps (figure 3 : LIL2 et LIL3). La linéarité présentée pour quelques sites est attribuable au faible nombre de datations disponibles. Il serait donc nécessaire de dater plus de profondeurs afin d'établir un taux d'accumulation plus précis et pouvoir

ainsi avoir une meilleure résolution temporelle des événements survenus au cours du temps dans la forêt du lac des îlets.

Cette accumulation de la tourbe résulte du rapport entre la production et la décomposition de la matière organique. Des modifications au sein du bilan hydrique vont influencer le niveau de la nappe phréatique, ce qui aurait des répercussions sur le degré de décomposition et sur le rythme d'accumulation de la tourbe (Lavoie et Richard 2000). Simard *et al.* (2006) avaient calculé un taux d'accumulation sur les premiers 60 cm de tourbe à 0,14 mm/an, ce qui se rapproche du taux moyen d'accumulation (0,17 mm/année) calculé pour l'ensemble des six sites de la présente étude. Même si tous les échantillons ont été pris jusqu'à 50 cm de profondeur, d'importantes variations au niveau des datations au ^{14}C sont notées. Ces donnés suggèrent un taux d'accumulation différentielle de la tourbe dans le temps et par rapport à la distance de la tourbière ombróthrophe ouverte (voir figure 4). Cette accumulation différentielle pourrait expliquer en partie le fait que le monolithe pris le plus loin de la tourbière (LIL1) présente la date la plus ancienne (4840 +/- 60 an. cal.) par rapport au monolithe pris le plus proche de la section de tourbière ombróthrophe ouverte (LIL6 ; 1780 +/- 60 an. cal.). Proche de la tourbière ombróthrophe ouverte, le processus d'accumulation de la matière organique serait accéléré, grâce aux conditions acides et anaérobiques plus fortes dans cette section de la tourbière par rapport à la section boisée de la tourbière, favorisant la croissance rapide des Sphagnes.

Ce taux d'accumulation différentiel est présent aussi dans le temps et se caractérise principalement par un taux d'accumulation plus rapide dans les premiers centimètres (0-20 cm). Par exemple, dans le site LIL3, le taux d'accumulation entre 0 cm et 20 cm est de 0,33 mm/année par rapport à 0,09 mm/année entre 20 cm et 50 cm. Des processus comme la compaction du matériel dans le temps pourraient être à l'origine de ce taux d'accumulation différentiel. Même si les processus de bioturbation dans les tourbières boréales sont minimaux, il est toutefois possible que les systèmes racinaires affectent en partie l'accumulation de la tourbe en brassant le matériel. L'activité des feux aurait pu aussi affecter le processus d'accumulation et de sédimentation des macro-restes principalement entre 10 cm et 50 cm (400 et 2500 an. cal.) (Simard *et al.* 2006), périodes où on retrouve en grande quantité des indicateurs de l'action des feux : charbons de bois ainsi que des fragments de feuilles carbonisées. Le feu affecte la composition des espèces dans les tourbières en éliminant de façon différentielle la végétation et en redémarrant la succession, ce qui pourrait se traduire par un changement dans l'accumulation de tourbe (Brian *et al.* 2005). L'intensité des feux pourrait aussi être responsable d'une perte de sections de tourbe, se traduisant par une sous-estimation du taux d'accumulation. Le faible nombre de datations affecte le calcul du taux d'accumulation pour l'ensemble des échantillons, principalement pour les échantillons LIL1, LIL4, LIL5 et LIL6 qui n'ont qu'une seule date.

Reconstitution de la végétation

L'utilisation des macro-restes permet de reconstituer l'histoire de la végétation à une échelle locale (Birks, 1993). Des processus comme le temps d'entourbement, le pourcentage d'accumulation et l'humification (Jasinski et Payette 2005) et les processus normaux du développement d'une tourbière (Lavoie et al. 2001) vont affecter la conservation et l'accumulation des macro-restes.

D'après les diagrammes de macro-restes (figures 8 et 9), la composition de la végétation pour les six échantillons analysés présente le même type de couvert végétal que celui d'aujourd'hui, dominé par des taxons typiques des milieux ombratrophiques telles que des espèces d'éricacées et de mousses (*Sphagnum sp.*). D'autres espèces comme *Carex trisperma* sont aussi des indicateurs de la présence des conditions ombratrophes et acides (Couillard et Grondin 1986) et se localisent dans la tourbière du lac des îlets depuis au moins les 2500 dernières années.

Les diagrammes des macro-restes d'épinette noire suggèrent que ces macro-restes sont présents sur les profils analysés pour l'ensemble des sites analysés. Toutefois, en dessous de 10 cm (400 an. cal.), la plupart des macro-restes d'épinette noire sont carbonisés, ce qui suggère qu'il y avait de l'épinette noire mais qu'elle a brûlé. Étant donné la forte activité des feux pendant ces périodes, la plupart de ces macro-restes retrouvés sont des fragments de feuilles carbonisées (figure 13 et 14). Simard et al. (2006) avaient suggéré que ce taxon a été présent de façon endémique dans le site

d'étude depuis 8600 an. cal. Même si des processus de perturbations naturelles comme les feux et les épidémies ont touché la zone d'étude de façon récurrente, la régénération de l'épinette noire ne semble pas être compromise. Étant pourvue de cônes semi-sérotineux, l'épinette noire est reconnue comme une espèce adaptée à se régénérer après feu (Gagnon et Morin 2001). L'abondance des macro-restes d'épinette noire pourrait indiquer la présence d'un couvert forestier dominé par cette espèce. Simard et al. (2006) remarquent que pendant la période 6800 an. cal. caractérisée par une grande abondance d'indicateurs de TBÉ, les macro-restes d'épinette noire diminuent. L'abondance des macro-restes d'épinette noire est relativement stable sur les 10 premiers centimètres (400 an. cal.), avec quelque maximum d'abondance pour l'ensemble des échantillons. Une diminution de l'abondance des macro-restes d'épinette noire non carbonisés entre 400 et 800 an. cal., comme conséquence principalement de la grande activité des feux pendant ces périodes est notée. Seulement le site LIL1 constitue une exception. Le calcul du taux d'accumulation pour le site LIL1 pourrait être erroné, étant donné que ce taux d'accumulation a été calculé à partir d'une seule date (4840 an. cal.) ce qui aurait élargi la présence des macro-restes de *P. mariana* dans le temps.

Des macrorestes de *A. balsamea* ont été aussi retrouvés principalement en surface, entre 0 cm et 9 cm (0 et 400 an. cal. environ). La présence des macro-restes de sapin coïncide avec les périodes d'abondance d'indicateurs de l'activité de TBÉ dans le temps. La présence de ces macro-restes pourrait nous indiquer le développement d'une structure forestière plus âgée, à partir de 400 an. cal., comme conséquence de la diminution de la fréquence des feux sur le site d'étude, ce qui est reflété par l'absence d'indicateurs de

l'activité des feux pendant ces périodes. Bergeron et Leduc (1998) proposent un modèle qui permet d'estimer la mortalité due aux épidémies de TBÉ en relation avec la fréquence des feux et les caractéristiques du site. La proportion des espèces hôtes de la TBÉ, comme le sapin, augmente quand la fréquence de feux diminue. L'abondance de ces espèces due à la diminution de la fréquence des feux pourrait favoriser l'augmentation du niveau de population de l'insecte, ce qui dans ce travail se reflète par l'abondance des paléoindicateurs de l'activité de TBÉ lors des périodes en absence de paléoindicateurs des feux. Une diminution de la fréquence des feux peut favoriser, au niveau du paysage, le développement des vieilles forêts caractérisées par l'abondance des espèces tolérantes à l'ombre comme le sapin baumier (Bergeron et Dansereau 1993). Simard *et al.* (2006) signalaient la disparition de ces macro-restes à partir de 7120 an. cal., comme conséquence des processus d'ombrotrophication du développement de la tourbière. L'apparition des ces macro-restes à des périodes plus récentes lors de cette étude pourrait être causée principalement par le grand nombre d'échantillons prélevés, donc plus de matériel analysé, permettant ainsi d'avoir une meilleure résolution. Des processus comme la dissémination par le vent (Fowells 1965) auraient pu faciliter le transport des macro-restes de sapin en provenance des peuplements contigüs avec présence de cette espèce.

Reconstitution de la structure forestière à partir des analyses paléoenigmatologiques

Lors de cette étude, l'utilisation des insectes pour reconstruire la structure forestière dans le passé s'est avérée difficile, étant donné que la plupart des insectes retrouvés (scolytes et fourmis) ne sont pas spécifiques à des jeunes ou vieilles forêts. L'abondance et la diversité d'insectes récoltés seraient associées aux conditions humides de la tourbière (Zimmerman 2000) plutôt qu'à la structure de la forêt.

Les espèces de scolytes s'attaquent en général au bois mort. Donc, il est difficile de déterminer si l'origine et l'abondance de ce bois mort est le résultat des processus de perturbations naturelles ou bien plutôt la conséquence du vieillissement de la forêt à travers le temps. Etant donné la forte récurrence d'indicateurs de l'activité des feux, principalement entre 400 et 2400 an. cal., nous suggérons que les feux auraient été la cause principale de l'origine et de l'abondance du bois mort dans la forêt du lac des îlets. Un incendie forestier est un événement imprévisible qui génère une immense quantité d'arbres morts dans un très court laps de temps. Le feu n'est pas sélectif; il tue des arbres vigoureux, réduit ou élimine la compétition entre les organismes. Aucun patron de colonisation des insectes après feu n'est perçu lors de cette reconstitution paléoenigmatologique.

Plusieurs insectes xylophages se sont adaptés aux feux récurrents observés en forêt boréale, comme par exemple des coléoptères dont le *Polygraphus rufipennis* (Kirby)

(Scolytidae) présent dans cette étude et reconnu pour sa capacité à utiliser efficacement les nouveaux habitats créés par le feu dans des peuplements d'épinette noire (Saint-Germain et al. 2004). Plusieurs facteurs influencent la capacité de colonisation des coléoptères après feu, comme par exemple le diamètre des arbres, la vigueur de l'arbre avant l'incendie et même les caractéristiques du site brûlé (distance de la forêt non brûlée, exposition au vent). Une des conséquences de la grande fréquence des feux sur la forêt du lac des îlets serait le développement des jeunes forêts avec des arbres ayant un petit diamètre par rapport à ceux retrouvés dans des vieilles forêts. Donc, une diminution du diamètre aurait des effets directs sur la disponibilité des ressources pour la colonisation d'insectes xylophages. Toutefois, nos résultats ne permettent pas de faire un lien entre l'abondance de ces coléoptères et l'âge de la forêt.

Deux genres de fourmis furent identifiés lors de cette reconstitution paléoécologique : *Myrmica spp.* et *Camponotus spp.* Les fourmis charpentières (*Camponotus spp.*) construisent une série de galeries souterraines. Toutefois des ouvrières peuvent coloniser les milieux aériens (Sanders et Pang 1992). Ces fourmis sont présentes davantage dans des milieux forestiers à canopée fermée (Jennings et al. 1986) composés par des espèces d'épinette (*Picea spp.*) et du sapin baumier. Quelques espèces du genre *Camponotus spp.* ainsi que quelques coléoptères carabidés ont été identifiés comme prédateurs éventuels des larves et des pupes de la TBÉ (Kelly et Regnière 1985). Une complémentarité entre ces macro-restes et des indicateurs de l'action de la TBÉ dans le temps pourrait être utilisé à titre d'indicateurs complémentaires pour cibler les périodes des forts niveaux de population de TBÉ.

Reconstitution de l'activité des feux

La reconstitution de l'activité des feux dans la tourbière du lac des îlets est faite à partir des charbons de bois (>0,5mm) et des fragments d'aiguilles carbonisés d'épinette noire (FEUC), utilisés comme indicateurs des événements de feux à une échelle locale (Jasinski et Payette 2005). Les diagrammes d'indicateur de l'activité des feux (figure 13 et 14) sont caractérisés pour une variation temporelle dans le patron d'abondance de charbons de bois. Il est difficile d'établir une relation entre le maximum d'abondance de charbons de bois et les différents sites échantillonnés et quelquefois même en présence des deux indicateurs (charbons et feuilles carbonisées). Ce phénomène pourrait être expliqué par la manière irrégulière que le feu aurait pu affecter la tourbière ou par une sous-évaluation dans l'estimation de l'âge à partir de quelques datations seulement.

La forte abondance de charbons de bois et des fragments d'aiguilles carbonisées entre 400 et 2500 an. cal. suggère une grande activité des feux dans la forêt du lac des îlets. Pendant ces périodes, le nombre d'indicateurs de l'activité de la TBÉ est très faible. Donc l'activité relativement proche des feux dans le temps aurait pu favoriser le développement d'une structure forestière jeune au détriment des espèces comme le sapin reflété par le faible nombre de macro-restes de sapin baumier et d'épinette noire et d'indicateurs de la TBÉ pendant ces périodes d'indicateurs abondants de feux. Dans des régions où le cycle de feux dépasse plus de 100 ans, l'impact des épidémies de la TBÉ

sur le peuplement s'avère plus important, occasionnant environ 40 % de mortalité des sapins baumiers dans le peuplement (Bergeron et Leduc 1998).

Étant donnée la forte abondance des charbons de bois à des courts intervalles de temps, il est très difficile d'établir un historique précis des feux (le régime, la fréquence et l'intensité). Pitkänen et Huttunem (1999) suggèrent qu'il n'y a aucune corrélation entre l'importance des pics de charbons de bois et la taille des feux à une échelle locale. Innes et Simmons (2000) suggèrent que l'abondance des charbons de bois pourrait être considérée comme une moyenne pour évaluer l'activité globale des feux. La forte abondance des charbons de bois et des fragments de feuilles carbonisées (figure 13 et 14) indique une forte activité des feux entre 400 an. cal. et 2500 an. cal.. La présence de *Rubus idaeus* entre les périodes d'activité de paléo-feux pourrait constituer aussi un indicateur direct des changements dans la végétation, principalement comme un indicateur des ouvertures du milieu par l'action des feux (Jasinski et Payette, 2005)

Plusieurs études suggèrent un lien entre l'abondance de *Cenococcum graniforme*, les périodes de sécheresse (Lavoie et al., 2001), le pourcentage d'érosion (Richard et al. 1999), l'augmentation des charbons de bois (Jasinski et Payette, 2005) et les sites bien drainés (Jackson et Mason 1984). Torres et Honrubia (1997) constataient que les secteurs affectés par le feu ont eu des niveaux plus élevés de *C. graniforme* que les secteurs qui n'avaient pas brûlé. Les assemblages de ce champignon dans nos échantillons ne montrent aucun patron permettant l'interprétation. Le plus important maximum d'abondance des sclérotes est noté entre 300 an. cal et 600 an. cal. (figure 9

et 10) périodes caractérisées par une diminution d'indicateurs de l'activité des feux et l'apparition d'indicateurs de l'activité de la TBÉ dans le temps.

Selon Gagnon (1989), le dernier feu qui aurait touché le territoire a eu lieu en 1922. Une grande abondance des charbons de bois et des fragments d'aiguilles carbonisées à 12 cm pourrait être la résultante de ce feu. Il est très difficile de supporter cela à de partir nos donnés, étant donné que le calcul du taux d'accumulation de la tourbe est fait à partir d'une seule date (LIL1, LIL4, LIL5 et LIL6) ce qui aurait pu affecter les dates calculés pour la surface (entre 0 et 10 cm). Avant cette période, aucun macro-reste indicateur de l'action des feux n'est retrouvé. Depuis le petit âge glaciaire, la forêt boréale enregistre une augmentation de l'intervalle entre les feux (Clark, 1988; Flannigan *et al.*, 1998, Lesieur *et al.*, 2002), ayant comme conséquence une réduction de l'homogénéité des peuplements et favorisant le développement de forêts matures à l'échelle du paysage. La diversité de macro-restes végétaux à travers le temps d'étude suggère que la composition du couvert forestier aurait suivi un processus de renouvellement sans pour autant changer sa composition végétale, même après des périodes d'intense activité des feux.

Pour mieux comprendre l'action des feux dans le temps et éventuellement inclure ces connaissances dans la mise en place d'un aménagement écosystémique, il est nécessaire de réaliser des datations plus détaillées des horizons brûlés, d'ajouter des techniques antracologiques et d'utiliser des indices à partir d'une classe de taille (Delcourt *et al.* 1998) et d'une classe de poids (Asselin et Payette 2005). De plus, une meilleure

compréhension des sources de charbons de bois, des processus taphonomiques et de sédimentation serait nécessaire.

Reconstitution des niveaux de population de la TBÉ dans le passé

La distribution, l'abondance et la complémentarité entre tous les paléo-indicateurs utilisés : les crottins, les capsules céphaliques de TBÉ et les traces du champignon *L. piceae* sur des aiguilles d'épinette noire, ont permis de retracer les principales périodes d'activité de l'insecte dans le passé de la tourbière du lac des îlets. Les crottins sont les macro-restes les plus abondants et les mieux conservés pour retracer l'activité de l'insecte dans le passé (Simard *et al.* 2002, Simard *et al.* 2006), même si leur nombre reste inférieur par rapport aux études précédentes utilisant cet indicateur. La grande abondance de ces paléo-indicateurs entre 3 cm (50 an. cal.) et 10 cm (400 an. cal. estimés à partir du taux d'accumulation) pourrait démontrer que ces périodes ont présenté un niveau de populations de la TBÉ élevé, à l'exception du site LIL1. La distribution des crottins dans ce site est possiblement une conséquence d'une erreur dans le calcul de l'âge à partir de la courbe du taux d'accumulation de la tourbe en utilisant une seule date, ce qui aurait pu étirer l'âge estimé. Il est important de tenir en compte que cet échantillon est situé proche de la tourbière ombrotrophe ouverte, où il y a moins d'arbres se traduisant par une plus faible probabilité de retrouver des indicateurs directs du passage de l'insecte par rapport aux autres sites placés dans la section boisée de la tourbière.

Un deuxième période d'abondance de paléo-indicateurs de l'activité de la TBÉ, toutefois moins importante et moins définie dans l'ensemble des échantillons par rapport à ceux de surface, est perçue entre 1500 et 2000 an. cal. Cette période pourrait correspondre aussi à des périodes de grande abondance de capsules céphaliques de la TBÉ observés dans d'autres études paléoécologiques (entre 1380 et 1020 an. cal. : Jasinski et Payette 2005). Simard *et al.* (en préparation) retrouvent également quelques périodes d'abondance de crottins, dans les mêmes périodes (Site Valin 1500 an. cal., site PLT 1900 an. cal.).

Les évidences de l'activité de l'insecte montrent que les conditions les plus favorables aux épidémies sont les peuplements matures de sapin (~ 60 ans) avec une forte production de fleurs staminées (Blais 1983, MacLean, 1980, Bauce et al. 1994). L'impact d'une épidémie serait lié à l'âge du peuplement depuis le dernier feu (MacLean 1980). Des larves qui se développent dans des peuplements matures de plus de 70 ans présentent une basse mortalité, mangent plus et produisent plus de crottins en comparaison avec les larves développées dans des peuplements immatures (-30 ans) (Beauché et al. 1994), ce qui pourrait expliquer la grande abondance des crottins retrouvés en surface. La présence d'une forêt à structure mature, avec présence du sapin baumier aurait donc favorisé des niveaux élevés de population de l'insecte depuis les 400 dernières années, ce qui est reflété par la grande abondance de paléo-indicateurs de la TBÉ pendant ces périodes. Soulignons une fois de plus que cette date est imprécise puisqu'elle a été déduite d'un taux d'accumulation calculé avec peu de dates ^{14}C . La

localisation de ces paléo-indicateurs en surface suggère que cette date pourrait être plus jeune.

L'insecte serait présent dans le territoire depuis 8200 an. cal.. Simard et al. (2006) suggèrent toutefois que les périodes de grande activité de l'insecte sont des événements plutôt rares à l'échelle de l'Holocène. Seulement trois grandes périodes d'activité de la TBÉ ont été détectées depuis 8600 an. cal. à l'aide des crottins de la TBÉ : à 150 cm (6775 an. cal), 140 cm (6550 an.cal.) et en surface (les deux derniers siècles environ).

Même si l'utilisation des autres groupes d'insectes comme indicateurs de la paléo-structure de la forêt ne s'avère pas significative, l'absence des paléo-indicateurs des feux aurait permis le développement d'une forêt mature avec présence de sapin baumier, ce qui pourrait expliquer la grande abondance de paléo-indicateurs de la TBÉ pendant les 400 derniers ans. Simard (2003) dans son étude à partir de l'analyse des arbres enfouis dans une tourbière aux Monts Valin, suggère que le signal des épidémies antérieures à celles du XXe siècle était trop faible pour être enregistré par les cernes de croissance des arbres, ce qui pourrait être lié à l'intensité des épidémies dans le passé : cette faible activité pourrait se traduire par un petit nombre de paléo-indicateurs de l'activité de la TBÉ entre 10 cm (400 an. cal.) et 50 cm (2500 an. cal.) dans notre étude et celle de Simard et al. (2006).

Certes, l'utilisation de paléo-indicateurs pour retracer l'activité de l'insecte dans le passé a des limites qu'il faut bien tenir en compte : la variation du nombre de crottins et de capsules céphaliques pourrait être due à plusieurs facteurs, comme des différences

dans le processus de préservation, d'accumulation et de migration des macro-restes (Filion *et al.* 2006). Lors des événements épidémiques rapprochés, l'analyse paléoécologique devient moins précise, permettant uniquement l'identification des grandes périodes d'activité de l'insecte. Par ailleurs, les feux qui sont survenus de façon récurrente (Figures 10 et 11) auraient eu d'importants impacts sur les conditions d'accumulation et de préservation des macro-restes, et possiblement une partie de la tourbe aurait brûlé localement, se traduisant par une perte des paléo-indicateurs.

Une autre difficulté majeure dans l'interprétation des assemblages des macro-restes se situe dans le fait que les tourbières boréales sont très influencées par le processus d'ombrotrophication, affectant la composition et l'abondance des taxons végétaux. Donc, il est difficile de séparer l'impact des perturbations naturelles sur la végétation de l'impact produit par le processus d'ombrotrophication (Simard *et al.* 2006).

Le possible petit nombre de forêts matures entre 400 et 2500 an. cal. aurait eu des impacts sur les niveaux de population de la TBÉ qu'aurait été relativement faibles pendant ces périodes. Dans des régions où l'intervalle entre les feux est supérieur à 200 ans, l'action des épidémies de TBÉ sur la dynamique forestière devient plus importante (Bergeron et Dansereau 1993). Jardon (2002) à partir des analyses dendrochronologiques suggère que les épidémies de la TBÉ survenues dans le 20^{ème} siècle ont une occurrence dans l'Est de l'Amérique du Nord à un intervalle situé entre 25 et 38 ans. Il propose aussi que l'intensité, la sévérité et la synchronisation sont plus marquées lors des dernières périodes épidémiques. Nos résultats appuient l'idée d'un

changement dans l'activité de l'insecte à travers le temps (Simard et al. 2006, Jardon 2000). Morin et al. (2007) suggèrent que ce changement dans l'activité de l'insecte à travers le temps pourrait être causé par les interventions humaines et par des changements dans la fréquence des feux (Bergeron et al. 2001), ce qui aurait changé la structure forestière, favorisant principalement le développement des vieilles forêts.

CONCLUSION

Cette reconstitution paléoécologique à partir d'un approche multi-proxy utilisant plusieurs indicateurs simultanément (végétaux, insectes, champignons et charbons de bois) apporte des informations sur l'activité des perturbations naturelles dans le secteur de la forêt du lac des îlets (Saguenay) à une échelle de temps élargi, permettant principalement de valider les travaux de Simard *et al.* (2006). Les résultats de la présente étude à partir de l'analyse des six échantillons de tourbe, suggèrent que l'activité de ces perturbations aurait changé depuis les 400 dernières années. Avant ça, une activité élevée des feux est perçue, ce qui aurait favorisé le développement de structures forestières jeunes, moins favorables à l'activité de la TBÉ reflété dans le faible nombre d'indicateurs de l'activité de l'insecte. À l'inverse, lors des périodes d'abondance des paléo-indicateurs de l'activité de la TBÉ il y a peu d'indicateurs de l'activité des feux, ce qui aurait favorisé le développement de forêts plus âgées et plus vulnérables.

Les crottins sont les macro-restes les mieux conservés et les plus abondants. Toutefois les deux autres paléo-indicateurs (capsules céphaliques et les traces de *L. piceae*) pourraient être utilisés comme indicateurs complémentaires pour valider ces reconstitutions. L'utilisation de plusieurs échantillons pour faire des reconstitutions paléoécologiques s'avère nécessaire pour avoir des informations complémentaires, principalement au niveau de la composition forestière, de l'expansion et du développement de la tourbière. Toutefois, les principaux événements des perturbations

sont représentés dans l'ensemble des échantillons. La présence des macro-restes d'épinette noire dans tous les échantillons et sur l'ensemble des profils analysés suggère un retour au peuplement initial après un processus de perturbation naturelle.

Pour avoir une meilleure résolution d'analyse, un plus grand nombre de datations radiocarbone serait nécessaire ainsi que le développement d'une méthode pour mieux interpréter l'abondance des charbons de bois. Par exemple, en utilisant un système de classement à partir de la taille des charbons de bois, il serait possible d'avoir des indices sur la proximité du secteur brûlé (Delcourt et al. 1998) ainsi qu'une meilleure résolution pour interpréter l'action individuelle de chaque feu (Asselin et Payette 2005). Il y a encore beaucoup de débats sur la possibilité de différencier et de quantifier l'activité individuelle des feux. L'utilisation des fragments de charbons de bois plus grands que 2 mm pourrait donner une meilleure résolution spatiale des feux, en permettant de mieux différencier les apports régionaux et locaux de charbons de bois (Ohlson et Tryterud 2000). Une autre possibilité serait l'utilisation de l'approche par bassin versant « basin-based » en analysant un grand nombre d'échantillons sur plusieurs transects à des intervalles de distance relativement courts (1 mètre) (Pitkänen et al 2001).

Il serait intéressant de poursuivre les recherches paléoécologiques en utilisant de nouveaux indicateurs ainsi que des indicateurs complémentaires aux analyses des macro-restes, comme par exemple l'utilisation des arbres enfouis, des analyses antrachologiques et des analyses polliniques. Enfin, une possibilité pour évaluer les effets des changements climatiques sur la dynamique des perturbations naturelles serait

l'échantillonnage sur un gradient latitudinal qui permettrait de mieux connaître l'activité des perturbations dans une échelle temporelle et spatiale.

RÉFÉRENCES

- Anderson, R.S., Davis, R.B., Miller, N.G. et Stuckenrath, R. 1986. History of late- and post-glacial vegetation and disturbance around Upper South Branch Pond, northern Maine. *Can. J. Bot.* 64: 1977-1986.
- Anderson, L.E., Crum, H.A. et Buck, W.R. 1990. List of the mosses of North America and North of Mexico. *Bryologist* 93: 448-499.
- Arseneault, D. 2001. Impact of fire behaviour on postfire forest development in a homogeneous boreal landscape. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 1367-1374.
- Asselin, H. et Payette, S. 2005. Late Holocene deforestation of a tree line site: estimation of pre-fire vegetation composition and black spruce cover using soil charcoal. *Ecography* 28 : 801-805
- Bauce, E., Crépin, M. et Carisey, N. 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia* 97: 499-507.
- Bergeron, Y. et Archambault, S. 1993. Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the 'Little Ice Age'. *The Holocene* 3: 255-259.
- Bergeron, Y. et Dansereau P. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *J. Veg. Sci.* 4: 827-832
- Bergeron, Y. et Leduc, A. 1998: Relationships between change in fire frequency and mortality due to spruce budworm outbreak in the southeastern Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 9 : 492-500.
- Bhiry, N. et Filion, L. 1996. Mid-Holocene hemlock decline in eastern North America linked with phytophagous insect activity. *Quaternary Research* 45: 312-320.
- Birks, H.H. 1993. The importance of plant macrofossils in late-glacial climatic reconstructions: an example from western Norway. *Quaternary Science Reviews* 12: 719-726.
- Blais, J.R. 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 13 : 539-547.

- Brian, W.B., Dale, H. et Kelman, W. 2005. Association of postfire peat accumulation and microtopography in boreal bogs. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2188-2193.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P.J.H., Frechette, B., Gauthier, S. et Prairie, Y.T. 2001. Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology* 89, 930-46.
- Clark, J. S. 1988. Effect of climate change on fire regimes in northwestern Minnesota. *Nature* 334: 233-235.
- Coetzee, L. et Brink, J. 2003. Fossil oribatid mites (Acari, Oribatida) from the Florisbad Quaternary deposits, South Africa. *Quaternary Research* 59 (2) : 246-254.
- Couillard, L. et Grondin, P. 1986. La végétation des milieux humides du Québec. Les publications du Québec, Gouvernement du Québec, Québec.
- Delcourt, P.A., Delcourt, H.R., Ison, C.R., Sharp, W.E. et Gremillion, K.J. 1998. Prehistoric human use of fire, the eastern agriculture complexe, and Appalachian oak-chestnut forest: palaeoecology of Cliff Palace Pond, Kentucky. *Am. Antiquity* 63: 263-278.
- Elias, S.A. 1994. Quaternary Beetles and Their Environments. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Environnement Canada. 1993. Normales climatiques au Canada : 1961-1990, Québec. Service de l'environnement atmosphérique, Environnement Canada.
- Farrar, J.L. 1996. Les arbres du Canada. Service canadien des forêts.
- Filion L, Payette S, Robert E.C, Delwaide, A. Lemieux, C. 2006. Insect-induced tree dieback and mortality gaps in high-altitude balsam fir forests of northern New England and adjacent areas. *Ecoscience* 13 (2) : 275-287.
- Flannigan, M. D., Bergeron, Y., Engelmark, O. et Wotton, B. M. 1998. Future wildfire in circumboreal forests in relation to global warming. *J. Veg. Sci.* 9: 469-476.
- Fowells, H. A. 1965. Silvics of forest trees of the United States. Forest Service U. S. Department of Agriculture, Washington, D.C.
- Gagnon R. 1989. Maintient après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinette noire (*Picea mariana*) et des formations de feuillus intolérants (*Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*) dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Québec). *Naturaliste canadien* 116 : 117-124.

- Gagnon. R. et Morin H. 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. *Le naturaliste canadien* 125 : 26-35.
- Gourbière, F., Pépin, R., Bernillon, D. 1986. Microscopie de la mycoflore des aiguilles de sapin (*Abies alba*). II. *Lophodermium piceae*. *Canadian Journal of Botany* 64: 102–107.
- Heinselman, M. L. 1970. Landscape evolution and peatland types, and the environment in the Lake Agassiz Peatland natural Area, Minnesota. *Ecological Monographs* 40: 235–261.
- Jackson, R.M. et Mason P.A. 1984. *Mycorrhiza*. Edward Arnold, London.
- Jasinski, J.P. et Payette, S. 2005. The creation of alternatives stables states in the southern boreal forest, Québec, Canada. *Ecological Monographs* 75 (4): 561-583.
- Jasinski J.P. et Payette S. 2007. Holocene occurrence of *Lophodermium piceae*, a black spruce needle endophyte and possible paleoindicator of boreal forest health. *Quaternary Research* 67 : 50-56.
- Jardon, Y. 2002. *Analyses Temporelles et Spatiales des Épidémies de la Tordeuse des Bourgeons de l'Épinette au Québec*. Ph.D. thesis, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi.
- Jennings D. T., Housewear M. W., et Francoeur, A. 1986. Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with strip-clearcut and dense spruce-fir forests of Maine. *Can. Entomol.* 118: 43–50.
- Juggins, S. 2003. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. University of Newcastle upon Tyne. Royaum Uni.
- Innes, J.B. et Simmons I.G. 2000. Mid-Holocene charcoal stratigraphy, fire history and palaeoecology at North Gill, North York Moors, UK. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 164 : 151–165.
- Kelly, B. et Régnière, J. 1985. Predation on pupae of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera : Tortricidae) on the forest floor. *The Canadian Entomologist* 117: 33-38.
- Krause, C. 1997. The use of dendrochronological material from buildings to get information about past spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 69-75.
- Kuhry, P. 1997. The palaeoecology of a treed bog in western boreal Canada: a study based on microfossils, macrofossils and physico-chimical properties. *Review of Palaeobotany and Palynology* 96: 183-224.

- Lavoie, C., Zimmermann, C. et Pellerin, S. 2001: Peatland restoration in southern Quebec (Canada): a paleoecological perspective. *Ecoscience* 8 : 247-258.
- Lavoie, M. et Richard, P.J.H. 2000. Paléoécologie de la tourbière du lac Malbaie, dans le massif des Laurentides (Québec) : évaluation du rôle du climat sur l'accumulation de la tourbe. *Géographie physique et Quaternaire* 54 : 169-183.
- Lesieur, D., Gauthier, S. et Bergeron, Y. 2002. Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.* 32: 1996–2009.
- Lévesque, P.E.M., Dinel, H. et Larouche, A. 1998. Guide illustré des macrofossiles végétaux des tourbières du Canada. Publication No. 1817. Agriculture Canada.
- Lussier, J.M., Morin, H. et Gagnon, R. 2002. Mortality in black spruce stands of fire or clear-cut origin. *Canadian journal of forest research* 32 : 539-47.
- MacLean, D. A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *Forest. Chron.* 56: 213-221.
- MacLean, D. A. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *Forest. Chron.* 60 : 273-299.
- Marie-Victorin, F. 1995. Flore Laurentienne. 3rd édition. Presses de l'Université de Montréal.
- McCullough, D.G., Werner, R.A. et Neumann, D. 1998. Fire and insects in northern and boreal forest ecosystems of North America. *Annual Review of Entomology* 43: 107-27.
- Miller, A. et Rusnock, P. 1993. The rise and fall of the silvicultural hypothesis in spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) management in eastern Canada. *Forest Ecology and Management* 61: 171-189.
- Montgomery, F.H. 1977: Seeds and fruits of plants of eastern Canada and northern United States. University of Toronto Press.
- Morin H. 1998. Importance et évolution des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est du Canada: l'apport de la dendrochronologie. *Géographie physique et Quaternaire* 52 (2) : 1-8.
- Morin, H., Jardon, Y. et Gagnon, R. 2007. Relation between spruce budworm outbreaks and forest dynamics in eastern north america. Dans: Johnson, E. et Miyanishi, K. (éds). *Plant Disturbance ecology*. Elsevier Academic Press.

- Ohlson, M. et Tryterud, E. 2000. Interpretation of the charcoal records in forest soil: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene* 10: 519-525.
- Patterson, W.A., Edwards, K.J. et MacGuire, D.J. 1987. Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire. *Quat. Sci. Rev.* 6: 3-23.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Dans: Shugart, H.H., Leemans, R. et Bonan, G.B. (éds). *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press.
- Payette, S. 2001. La stratigraphie. Dans : Payette, S. et Rochefort, L. (éds). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Ste-Foy, Québec.
- Pilcher, J.R., Baillie, M.G.L., Brown, D.M., McCormac, F.G., MacSweeney, P.B. et McLawrence, A.S. 1995. Dendrochronology of subfossil pine in the north of Ireland. *J. Ecol.* 83, 665-672.
- Pitkänen, A., Tolonen, K. et Jungner, H. 2001. A basin-based approach to the long-term history of forest fires as determined from peat strata. *The Holocene* 11 (5) : 599-605.
- Pitkänen, A. et Huttunem, P. 1999. A 1300-year forest-fire history at a site in eastern Finland based on charcoal and pollen records in laminated lake sediments. *Holocene* 9 : 311-320.
- Potelle, B. 1995. Potentielle de l'analyse des macrorestes pour détecter les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans les sols des sapinières boréales. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Chicoutimi.
- Richard, P.J.H., Occhietti, S., Clet, M. et Larouche, A.C. 1999. Paléophytogéographie de la formation de Scarborough : nouvelles données et implications. *Can. J. Earth Sci.* 36 : 1589-1602.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Hébert, C. 2004. Xylophagous insect species composition and patterns of substratum use on fire-killed black spruce in central Quebec. *Can. J. For. Res.* 34 : 677-685.
- Sanders, C.J. et Pang, A. 1992. Carpenter ants as predators of Spruce Budworm in the boreal forests of northwestern Ontario. *Can. Entomol.* 124 : 1093-1100.
- Simard, I. 1999. Histoire des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) dans l'archipel demingan par analyse macrofossiles et dendrochronologiques. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Chicoutimi.

- Simard, S., Morin, H. et Lavoie, C. 2006. A millennial-scale reconstruction of spruce budworm abundance in Saguenay, Québec, Canada. *The Holocene* 16 (1): 31-37
- Simard, S., Morin, H., et Lavoie, C. (en préparation). Holocene dynamics of spruce budworm outbreaks in eastern Canada.
- Simard, S. 2003. Les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette à travers les arbres subfossiles. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Chicoutimi.
- Talon, B., Payette, S., Filion, L. et Delwaide, A. 2005. Reconstruction of the long-term fire history of an old-growth deciduous forest in Southern Québec, Canada, from charred wood in mineral soils. *Quaternary Research* 64: 36-43
- Thibault, M. 1987. Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation. Carte. Service de la recherche. Ministère de l'énergie et des ressources, Québec.
- Torres, P. & Honrubia, M. 1997. Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a *Pinus halepensis* forest. *Forest Ecology and Management* 96: 189-196.
- Walker, I. R., Wilson, S. E. et Smol, J. P. 1995. Chironomidae (Diptera): Quantitative paleosalinity indicators for lakes of western Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 950-960.
- Wein, R.W. et MacLean, D.A. 1983. An overview of fire in northern ecosystems. Dans: Wein, R.W. et MacLean, D.A. *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems* (éds). John Wiley & Sons, New York.
- Zimmermann C. 2000. Analyse paléoécologique de la tourbière à pergélisol du mont du Lac des Cygnes (Charlevoix, Québec). Mémoire de maîtrise. Université Laval.