

**SARAH AUGER**

**DYNAMIQUE STRUCTURALE D'UNE PESSIÈRE À  
LICHENS ANCIENNE À LA LIMITE NORDIQUE DE  
RÉPARTITION DES FORÊTS**

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

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE  
FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE  
UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

2008

## Résumé

La structure d'une pessière à lichens ancienne située à la limite des arbres dans la région de la rivière Boniface (57° 45' N; 76° 20' O), au Québec nordique, a été caractérisée afin de mieux comprendre la dynamique spatio-temporelle de cet écosystème rare. Les arbres et les caractéristiques pédogénétiques des sols ont été étudiés pour décrire la forêt, reconstituer son historique au-delà du dernier feu et vérifier que ce peuplement est en équilibre avec le climat actuel en l'absence de perturbation (feu). La forêt s'est établie après un feu survenu il y a 950 ans et la radiodatation des charbons de bois du sol indique qu'il y aurait eu plusieurs épisodes de feux entre 2700 et 950 ans étal. BP. La fréquence des feux était d'environ 300 ans pendant cette période, alors qu'elle est nulle depuis le dernier feu. Les courbes de structure de taille (hauteur et diamètre) en J inversé indiquent que la forêt est ancienne et qu'elle est en équilibre avec le climat actuel en l'absence de feu. L'étude dendrochronologique a permis de dater l'époque de vie des arbres. Depuis le dernier feu, les épinettes se sont établies à toutes les époques. La longévité des individus, variant généralement entre 150 et 350 ans, indique que les individus vivant présentement dans le site ne sont pas issus de la première cohorte après feu. Par contre, peu de reproduction par des graines, permettant l'établissement de nouveaux individus à une grande distance des parents, a été observée. La forêt se maintient plutôt grâce au marcottage en l'absence de feu et les épinettes issues de marcottes se trouvent toujours à proximité de l'individu-mère. La distribution du couvert végétal est donc relativement stable depuis 950 ans. On a observé que la stabilité du couvert en un endroit donné favorise la différenciation des sols qui sont davantage podzolisés sous les épinettes (podzol humo-ferrique) que sous les lichens (brunisol dystrique éluvié). Toutefois, depuis l'installation de la forêt, il y a plutôt eu une uniformisation du degré de podzolisation des sols causée par le déplacement des épinettes et des lichens suite à chacun des feux qui se sont produits entre 2700 et 950 ans étal. BP.

## Avant-propos

J'aimerais avant tout remercier mon directeur de recherche, Serge Payette. Cette thèse n'aurait pu voir le jour sans le dévouement de cet homme passionné par l'écologie. Il m'a donné un sujet riche en défis, captivant, et il m'a soutenue jusqu'au bout. Tous ses conseils m'ont été d'une aide précieuse. Merci Serge pour ta confiance, ta disponibilité, ton soutien et ta générosité.

Je remercie également les membres de mon comité d'évaluation, Gilles Houle et Michel Caillier.

J'aimerais remercier mes assistants de terrain, Mathieu Côté, Sébastien Cyr et Mélanie Saulnier qui ont donné le meilleur d'eux-mêmes tout au long de la période d'échantillonnage. Je tiens à remercier Daniel Marcotte du département des sols et de génie agroenvironnemental ainsi que Jérémie Vachon dont l'aide pour les analyses de sol en laboratoire fût grandement appréciée. Je remercie aussi Marie-Hélène Vandermissen qui m'a aidée avec l'analyse spatiale, Ann Delwaide qui m'a porté secours à divers moments au cours de l'analyse des données et Élisabeth Robert qui a fait toute l'analyse pollinique. Merci également à Yann Arlen-Pouliot, Guillaume De Lafontaine, François Girard, Catherine Plasse, Stefanie Pollock, Joannie Savard et Corinne Vézeau pour les conseils et les avis pertinents qu'ils m'ont donnés.

Enfin, je veux remercier ma famille et mes amis qui sont présents tous les jours à mes côtés et grâce à qui, je suis la personne que je suis.

Ce travail a été réalisé en grande partie grâce au support financier fourni par le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et le Ministère des Affaires indiennes et du Nord (Programme de formation scientifique dans le nord-PFSN). J'aimerais finalement remercier le Centre d'études nordiques pour son soutien logistique, pédagogique et professionnel.

## Table des matières

<b>RÉSUMÉ</b> .....	<b>II</b>
<b>AVANT-PROPOS</b> .....	<b>III</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES</b> .....	<b>IV</b>
<b>Liste des figures</b> .....	<b>V</b>
<b>Liste des tableaux</b> .....	<b>VII</b>
<b>INTRODUCTION</b> .....	<b>1</b>
<b>SITE D'ÉTUDE</b> .....	<b>4</b>
<b>MÉTHODOLOGIE</b> .....	<b>6</b>
MILIEU PHYSIQUE ET STRUCTURE DU PEUPLEMENT .....	6
ANALYSE DES SOLS .....	7
Tranchées .....	7
Profils .....	8
Pollen et stomates des paléosols .....	9
CHRONOLOGIE DES FEUX .....	9
Charbons à la surface du sol .....	9
Charbons du sol minéral .....	10
ANALYSE SPATIALE .....	10
STATISTIQUES .....	11
<b>RÉSULTATS</b> .....	<b>12</b>
VÉGÉTATION .....	12
DESCRIPTION DES SOLS .....	17
STRUCTURE DU PEUPLEMENT .....	20
PALÉOSOLS .....	25
HISTOIRE DE LA VÉGÉTATION : POLLEN ET STOMATES .....	26
CHRONOLOGIE DES FEUX .....	27
<b>DISCUSSION</b> .....	<b>29</b>
DYNAMIQUE DU PEUPLEMENT .....	29
INTERACTIONS SOL-VÉGÉTATION .....	31
<b>CONCLUSION</b> .....	<b>35</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	<b>36</b>
<b>ANNEXES</b> .....	<b>40</b>

## Liste des figures

- Figure 1.** a) Position du site d'étude au Québec nordique et répartition des types de formations végétales de la forêt boréale et de la toundra. FM : forêt mixte, FF : forêt fermée, FO : forêt ouverte, TF : toundra forestière, TA : toundra arbustive, TH : toundra herbacée. b) Site d'étude.....5
- Figure 2.** Fréquence relative des espèces selon le relevé linéaire effectué à tous les 25 cm le long d'une ligne de 40 m (160 sondages). Les espèces non répertoriées lors du relevé floristique figurent dans la liste à droite de l'histogramme.....13
- Figure 3.** Disposition des 3 types de couvert végétal principaux identifiés lors des relevés de sol effectués à tous les mètres de distance dans le quadrat et position des échantillons de sol dont le fer et l'aluminium ont été extraits au pyrophosphate. ▲ : épinette vivante ; ♣ : bouleau glanduleux ; ○ : milieu ouvert (lichen, camarine ou autre); ● : échantillons de sol.....14
- Figure 4.** Carte du site d'étude. Les isohypses représentent la topographie du site (altitude en mètres par rapport au niveau de la mer). Le dégradé de gris représente l'épaisseur de neige moyenne inférée. Les régions blanches correspondent à l'épaisseur minimale (30 cm), alors que les régions noires correspondent à l'épaisseur maximale (140 cm). Les contours des clones de bouleaux et de rhododendrons sont tracés en blanc. ▲ : position des épinettes ; ♣ : délimitation des contours des clones de bouleaux ou de rhododendrons. ....15
- Figure 5.** Carte descriptive du site d'étude présentant la position des épinettes, des charbons  $\geq 2$  mm et des 4 tranchées. Les 34 clones d'épinettes vivantes sont encerclés en rouge et identifiés par un numéro. Les pointillés verts correspondent aux limites des clones présents avant le dernier feu et dont l'existence a été déduite à l'aide des relevés de charbon de bois de la surface du sol effectués à tous les mètres. Quelques clones d'épinettes mortes sont encerclés en rouge. Les épinettes qui se sont établies par graine récemment et leurs marcottes sont identifiées en bleu. La position des tranchées est indiquée par un trait noir accompagné d'un numéro de 1 à 4 (1 : sous lichens ; 2 : sous épinettes mortes ; 3 : sous épinettes vivantes ; 4 : sous épinettes vivantes avec paléosols). Les 5 plantules sont identifiées par un P. ▲ : épinettes vivantes; > : épinettes mortes; ▲ : charbon; : plantules d'épinette ; † : limites du quadrat.....16
- Figure 6.** Épaisseur de la matière organique en fonction du couvert végétal. Le bleu foncé correspond à une absence de matière organique, le turquoise à une épaisseur de 3,3 cm, le jaune à épaisseur de 5,2 cm, le rouge à une épaisseur de 8,5 et le mauve à une épaisseur de 35,8 cm. ▲ : épinette ; ♣ : bouleau ; ○ : autre ; > : bois mort ; ∫ : airelle des marécages ; † : rhododendron ; , : mousse.....17
- Figure 7.** Épaisseur moyenne de la matière organique en fonction du type de couvert végétal. Le petit carré central représente l'épaisseur moyenne de la matière organique, les rectangles définissent l'intervalle de confiance et les barres indiquent l'écart-type. ...18

- Figure 8.** Profils de sol analysés. a) Podzol humo-ferrique sous un clone d'épinettes (profil 4). b) Brunisol dystrique éluvié sous un couvert de lichens (profil 1). La règle mesure 30 cm.....19
- Figure 9.** Distribution des % (Fe+Al)<sub>pyro</sub> en fonction des trois types de couvert principaux. Le carré central représente la moyenne. Le rectangle délimite l'écart-type. Les barres indiquent les valeurs minimales et maximales. ....20
- Figure 10.** a) Structure de diamètre et c) structure de hauteur des épinettes vivantes ( $n = 705$ ). b) Structure de diamètre des épinettes mortes ( $n = 617$ ).....21
- Figure 11.** Régression linéaire entre la hauteur des épinettes et l'épaisseur de neige inférée ( $r^2 = 0,2410$  ;  $p < 0,001$ ).....22
- Figure 12.** Régression linéaire entre le % (Fe+Al)<sub>pyro</sub> et l'épaisseur de neige inférée ( $r^2 = 0,014$  ;  $p = 0,386$ ).....22
- Figure 13.** Longévité des individus morts mesurant plus d'un mètre de longueur ( $n = 114$ )..23
- Figure 14.** Structure d'âge des épinettes mortes datées ( $n = 111$ ). Les périodes de vie des épinettes sont classées chronologiquement à partir de la date d'établissement sur le graphique du haut et à partir de la date de mortalité sur le graphique du bas. ....24
- Figure 15.** Structure de taille des individus vivants (a) et des individus morts (b). Courbe de la fonction de puissance de la structure de taille (diamètre en cm) des individus vivants (c) et des individus morts (d). ....25
- Figure 16.** Diagramme pollinique provenant de 6 paléosols datés (Tableau 2). Les astérisques précédant les dates signifient que celles-ci proviennent de fragments de charbon et les autres proviennent de la matière organique. Les astérisques à l'intérieur du diagramme représentent un pourcentage pollinique égal à 0,2.....27
- Figure 17.** Chronologie des feux dans le site d'étude depuis 6 000 ans <sup>14</sup>C BP basée sur la distribution des poids statistiques des 30 dates au radiocarbone. Le poids statistique est calculé selon la méthode de Talon *et al.* (2005). L'échelle de temps est présentée en années <sup>14</sup>C BP non étalonnées et en années étalonnées BP. Les flèches représentent l'établissement de l'épinette dans la région d'étude (1) et dans le site d'étude (2). Chacune des dates situées sous les pics noirs identifiés par un numéro (1 à 7) correspond à un feu. ....28

## Liste des tableaux

- Tableau 1.** Rapport variance/moyenne (RVM) pour les différents types de couvert végétal considérés. Moy = moyenne ; Var = variance ; RVM = variance/moyenne. Si le RVM = 1, la structure du couvert est aléatoire ; si le RVM > 1, la structure du couvert est concentrée et si le RVM < 1, la structure du couvert est dispersée. ....13
- Tableau 2.** Âges  $^{14}\text{C}$  et âges étalonnées des échantillons de charbon provenant de la surface du sol et des carottes de sol minéral.....40
- Tableau 3.** Âges  $^{14}\text{C}$  et âges étalonnées des échantillons de charbon et de matière organique provenant d'horizons organiques (Hb) enfouis. ....41
- Tableau 4.** Description des horizons organiques des profils analysés. Les numéros 1 à 4 réfèrent à la position des pédon à la Figure 5 (1 : sous lichen ; 2 : sous épinettes mortes ; 3 : sous épinettes vivantes ; 4 : sous épinettes vivantes avec paléosols ; P1 correspond au profil sans paléosol et P2 correspond au profil avec présence de paléosols). Limite : A = abrupte ; G = graduelle. ....42
- Tableau 5.** Caractéristiques physiques des profils de sol des tranchées 1 à 3. (poly. = polyédrique ; gran.= granulaire ; parti.= particulaire ; sl = sable loameux ; ls = loam sableux ; ll = loam loameux) .....43
- Tableau 6.** Caractéristiques physiques des profils de sol de la tranchée 4 creusée sous des épinettes vivantes. P1 correspond au profil sans paléosol et P2 correspond au profil avec présence de paléosols. (gran.= granulaire ; parti.= particulaire ; sl = sable loameux ; ls = loam sableux).....44
- Tableau 7.** Caractéristiques chimiques des profils de sol des tranchées 1 à 3.....45
- Tableau 8.** Caractéristiques chimiques des profils de sol de la tranchée 4 creusée sous des épinettes vivantes. P1 correspond au profil sans paléosol et P2 correspond au profil avec présence de paléosols. ....46

## Introduction

Les forêts anciennes qui se sont établies naturellement et qui n'ont pas été dérangées par l'homme depuis leur installation sont des écosystèmes rares en partie parce que leur présence est dépendante de la fréquence des perturbations (Oliver et Larson 1996, Kneeshaw et Gauthier 2003, Helms 2004, Lilja *et al.* 2006, Rouvinen et Kouki 2008). En effet, le temps écoulé entre deux perturbations, par exemple deux feux de forte intensité, doit être plus long que la longévité moyenne des individus (Lorimer 1980, Kneeshaw et Gauthier 2003). Ainsi, en présence d'une espèce dont l'espérance de vie est longue, il faut aussi que l'intervalle de temps entre deux perturbations successives importantes soit long pour que la forêt puisse devenir ancienne. Une caractéristique de ce type de forêt est la présence d'arbres vivants et morts de toutes les tailles (Duchesne 1994, Oliver et Larson 1996, Kneeshaw et Gauthier 2003, Helms 2004, Rouvinen et Kouki 2008). Cette caractéristique se développe lorsque les gros arbres meurent. Les troncs s'accumulent ainsi au sol et de nouveaux individus peuvent s'établir, créant une structure d'âge inéquienne (Duchesne 1994, Kneeshaw et Gauthier 2003). Les courbes de structure d'âge ou de taille en J inversé illustrent le taux d'établissement élevé et la décroissance du nombre d'individus dans les classes d'âge supérieur (Oliver et Larson 1996, Lilja *et al.* 2006). Ces forêts sont à l'équilibre car les jeunes individus remplacent graduellement les vieux individus (Oliver et Larson 1996, Kneeshaw et Gauthier 2003).

La fréquence élevée des feux en forêt boréale ne permet généralement pas l'atteinte du stade de forêt ancienne (Kneeshaw et Gauthier 2003). L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), une espèce arborescente dominante de la forêt boréale, est d'ailleurs adaptée aux feux récurrents car elle produit des cônes sérotineux enduits de cire. Par conséquent, cette perturbation permet aux populations de se régénérer par la dissémination simultanée d'une grande quantité de graines (Viereck et Johnston 1990). Par contre, à la limite nordique de répartition des forêts, près du 58° N, la période de rotation des feux est d'environ 1 800 ans (Payette *et al.* 2008). Cela est dû à la faible probabilité d'ignition résultant des conditions climatiques froides et humides, ainsi qu'à la discontinuité du couvert arborescent qui diminue la probabilité de propagation des feux. De plus, la reproduction sexuée y est souvent inefficace à cause des conditions climatiques contraignantes (Payette *et al.* 1985, Payette *et al.* 1989b). L'épinette se



multiplie donc préférentiellement de façon végétative par marcottage des branches basses qui s'enfouissent dans le sol pour former de nouveaux individus. Ainsi, grâce à la faible fréquence des feux et à la capacité de multiplication végétative des épinettes, les pessières à lichens de la limite des arbres se maintiennent pendant des milliers d'années (Payette *et al.* 1989b, Payette *et al.* 2008). En effet, des fragments de charbon de bois trouvés dans les sols indiquent qu'elles ont toutes plus de 900 ans et que certaines d'entre elles n'ont vraisemblablement pas été incendiées depuis leur établissement initial.

Depuis 1000 ans, à la limite des arbres, une réduction de l'établissement après feu en réponse à un refroidissement climatique a causé la régression de la forêt en toundra, réduisant le nombre de forêts anciennes (Payette *et al.* 2008). La rareté de ces forêts ainsi que leur pérennité en absence de feu, en font un sujet d'étude paléoécologique intéressant.

Les derniers siècles de l'histoire d'une forêt subarctique peuvent être retracés en datant des échantillons de bois subfossiles qui sont conservés pendant plusieurs centaines d'années lorsqu'il reposent à la surface d'un sol bien drainé (Payette *et al.* 1989a). Une chronologie permettant l'interdatation des bois morts a d'ailleurs été confectionnée pour cette région à l'aide des cernes pâles (cernes de croissance ayant peu ou pas de cellules de bois final) qui sont particulièrement abondants chez l'épinette à cette latitude (Filion *et al.* 1986, Delwaide *et al.* 1991).

L'étude des sols est également utile pour retracer l'histoire ancienne d'une forêt. En effet, un phénomène important dans la dynamique des sols des écosystèmes forestiers anciens est le renversement des arbres. Suite à un feu ou à des vents violents, les épinettes qui possèdent un système racinaire très superficiel sont renversées (Lutz 1940, Stephens 1956, Brown 1977, 1979, Clinton et Baker 2000). En se déracinant, l'arbre retourne le sol en enfouissant dans le sol minéral le charbon et la matière organique qui sont ainsi conservés pendant plusieurs milliers d'années (Filion 1984a, Talon *et al.* 2005). D'autres phénomènes, tels les glissements de terrain ou l'ensablement, provoquent aussi la formation de paléosols. L'histoire de la végétation peut être reconstituée par l'analyse du charbon, du pollen et des pièces macrofossiles appuyée par la datation au  $^{14}\text{C}$  des paléosols (Filion 1984b).

L'évolution d'un sol est aussi grandement affectée par le type de végétation qui le recouvre (Moore 1978). En milieu subarctique, la podzolisation qui consiste en l'éluviation des acides organiques et des sesquioxydes de fer et d'aluminium est le processus pédogénétique principal (Tedrow *et al.* 1958, Buurman et Jongmans 2005). Elle est favorisée par la présence d'une litière acide et la percolation de l'eau de fonte de la neige retenue préférentiellement sous les épinettes (Filion et Payette 1976, Holtmeier et Broll 1992, Laberge 1998). Un sol se développant sous un clone d'épinettes peut donc évoluer plus rapidement que celui se trouvant sous les lichens. Les pessières anciennes de la toundra forestière sont des milieux ouverts où ces deux types de végétation occupent des microsites distincts. Cela peut mener à une différenciation du sol sous ces deux types de couvert végétal. Ainsi, le degré de développement du sol est susceptible d'indiquer la paléovégétation (lichen ou épinette) à un endroit donné.

L'objectif principal de ce travail est de caractériser la structure d'une pessière ancienne de la limite des arbres et d'étudier sa dynamique interne. La végétation arborescente et les caractéristiques pédogénétiques des sols ont servi à déterminer la structure actuelle du peuplement. L'étude de la relation entre la pédogenèse du sol et les plantes trouvées en surface a permis de vérifier si la pédogenèse est un indice fiable pour retracer l'histoire de la végétation. La dynamique spatio-temporelle et l'évolution du couvert végétal ont été étudiées. Enfin, l'historique de la forêt au-delà du dernier feu a été reconstitué et son équilibre avec les conditions climatiques actuelles a été évalué.

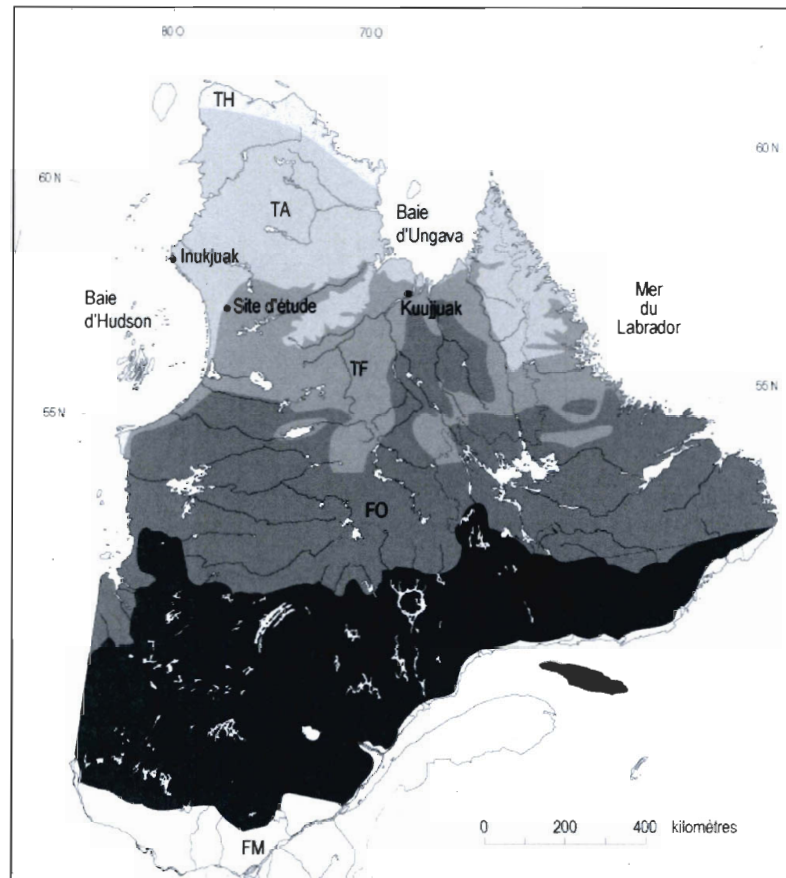
## Site d'étude

Le site d'étude se trouve dans la région de la rivière Boniface (57° 45' N ; 76° 20' O) à 30 km de la côte est de la baie d'Hudson et à 10 km au sud de la limite latitudinale des arbres (Figure 1). La station météorologique la plus près se situe à Inukjuak (58° 28' N ; 78° 04' O), sur la côte est de la baie d'Hudson, à environ 130 km au nord-est du site d'étude. La température annuelle moyenne à Inukjuak est de -7 °C. La température moyenne du mois le plus froid (février) est de -26 °C et celle du mois le plus chaud (juillet) est de 9 °C. Les précipitations annuelles moyennes sont de 450-500 mm dont 40 % tombent sous forme de neige. La durée de la période sans gel est de 60 jours et la saison de croissance s'étend de la mi-juin à la mi-août (Environnement Canada, 2004).

La région de la rivière Boniface fait partie du Bouclier canadien d'âge précambrien composé de granites et de gneiss. Le paysage est constitué de collines de 100 à 200 m d'altitude au-dessus du niveau de la mer. L'épinette noire est l'espèce arborescente dominante et s'est installée peu après la déglaciation, il y a 6 500 ans écal. BP (Bhiry *et al.* 2007). Les pessières à mousses occupent les dépressions humides. Les pessières à lichens se situent sur les pentes mésiques des collines et une végétation de toundra arbustive couvre les sommets exposés aux vents (Payette 1983).

Le site d'étude est une pessière à lichens ancienne présentant les caractéristiques visuelles des forêts anciennes de la région que sont la présence d'arbres de toutes les tailles et de bois morts à tous les stades de décomposition (Payette *et al.* 1985, Payette et Gagnon 1985). La forêt se situe sur une pente mésique de 10 ° exposée au nord-nord-est, à une altitude de 92 à 102 m au dessus du niveau marin. Lors d'une étude préliminaire, un charbon de bois trouvé à la surface du sol minéral a été daté à 1300 ans <sup>14</sup>C BP.

a)



b)



**Figure 1.** a) Position du site d'étude au Québec nordique et répartition des types de formations végétales de la forêt boréale et de la toundra. FM : forêt mixte, FF : forêt fermée, FO : forêt ouverte, TF : toundra forestière, TA : toundra arbustive, TH : toundra herbacée. b) Site d'étude.

## Méthodologie

Dans la forêt (Figure 1 b), un quadrat de 1200 m<sup>2</sup> (30 m x 40 m) a été positionné de façon à ce que la pente soit constante et qu'il se trouve à plus de 5 m de la lisière de la pessière à mousses dans laquelle le site d'étude est enclavé. La dimension du quadrat permet de représenter la structure générale de la forêt tout en étant d'une taille raisonnable pour y effectuer un échantillonnage exhaustif.

### *Milieu physique et structure du peuplement*

Le peuplement a été cartographié en identifiant et en positionnant, à l'aide d'une station totale (Leica TC805), toutes les épinettes vivantes et mortes. Le contour des clones de *Betula glandulosa* Michx. et de *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron et Judd, a aussi été délimité. La carte topographique du site a été produite à l'aide du logiciel Vertical Mapper 3.0 (Northwood Technologies Inc. et Marconi Mobile Limited, 2001), module du logiciel MapInfo Professional 8.0 (MapInfo Corporation, 2005), à partir de la position altitudinale de chacun des points récoltés au théodolite.

La fréquence relative des espèces végétales a été déterminée selon la méthode du point d'interception (Mueller-Dombois et Ellenberg 1974) à tous les 25 cm le long d'une ligne de 40 m délimitant une extrémité du quadrat. Une liste des espèces trouvées dans le site, mais non répertoriées lors du relevé floristique, a également été dressée.

La structure de taille du peuplement a été établie en mesurant le diamètre à la base du tronc ainsi que la hauteur de chaque épinette. Chez les tiges mortes de moins de un mètre de hauteur, seul le diamètre basal a été mesuré. L'âge des plantules, petites épinettes établies récemment, a été déterminé en comptant le nombre de cicatrices de bourgeon terminal à partir du collet (Black et Bliss 1980). Les caractéristiques structurales du peuplement ont aussi été évaluées par la forme et les anomalies de croissance des tiges. L'orientation de la courbure de la base du tronc a permis de déterminer l'origine (marcotte ou graine) de chaque épinette et de relier les marcottes à leur clone d'appartenance. Enfin, la période de vie de chaque individu mort et la structure d'âge de ces derniers ont été déterminées à l'aide d'une ou de plusieurs rondelles de bois récoltées sur chacun des troncs. Aucun individu vivant n'a été récolté

afin de conserver cet écosystème rare. Tous les échantillons ont été séchés et finement sablés pour laisser apparaître clairement les cernes de croissance. L'âge, la date d'établissement et la date de mortalité apparente de chaque individu ont été déterminés par l'interdatation des cernes pâles des échantillons avec ceux de la chronologie de référence (Filion *et al.* 1986, Arseneault et Payette 1998).

En région subarctique, les conditions hydriques qui favorisent le développement des sols dépendent beaucoup de la quantité de neige reçue en hiver. Les épaisseurs moyennes de neige ont été inférées afin de vérifier si la pédogenèse est influencée par ce facteur. Pendant la saison estivale, il est possible de déduire l'épaisseur moyenne du couvert de neige à l'aide des signes d'abrasion causée par la neige et les cristaux de glace qui affectent le feuillage et les méristèmes apicaux des arbres et arbustes à l'interface air-neige. Les conditions moyennes d'enneigement ont été inférées de trois façons. Premièrement, la hauteur moyenne des clones de bouleau dont le feuillage atteint l'interface air-neige sans le dépasser a été mesurée (Pereg et Payette 1998). Deuxièmement, la position des anomalies de croissance (verticille, bougeoir) chez les épinettes par rapport à la surface du sol a été mesurée (Payette 1974). Enfin, comme les aiguilles d'épinette se situant au-dessus du couvert de neige sont habituellement plus jaunes que celles se trouvant en dessous, la hauteur à laquelle un changement de couleur était observé dans le feuillage a également été mesurée (Lavoie et Payette 1992). La carte de l'épaisseur moyenne de neige a été produite à l'aide du logiciel Vertical Mapper en se basant sur la position de chaque arbre et le contour des arbustes.

## **Analyse des sols**

### **Tranchées**

Quatre tranchées (1 m x 2 m) ont été pratiquées afin de caractériser les sols en fonction des principaux types de couvert végétal et de les comparer entre eux. La première tranchée a été creusée sous une végétation de lichens, la seconde sous un clone d'épinettes mortes et la troisième sous un clone d'épinettes vivantes. Dans la quatrième tranchée creusée sous un clone d'épinettes vivantes, deux profils ont été analysés. Le premier comprenait des paléosols superposés et l'autre un sol non perturbé. Dans chaque tranchée, les horizons de sol ont été identifiés, décrits et échantillonnés. L'âge approximatif des paléosols a été obtenu par la radiodatation d'échantillons d'horizons

organiques enfouis (Hb), préalablement nettoyés de toute matière organique moderne (radicelles) sous une loupe binoculaire (40x). Toutes les datations au  $^{14}\text{C}$  de charbon et de matière organique ont été faites selon la méthode AMS (Accelerator Mass Spectrometry) au laboratoire de radiodatation du Centre d'études nordiques de l'Université Laval et à celui de l'Université de Californie à Irvine (Keck Carbon Cycle AMS Facility). Les dates ont été étalonnées à l'aide du programme CALIB REV 5.0.1 (Stuiver et Reimer 1993). Il faut noter que c'est l'âge maximum de l'enfouissement du paléosol qui est déterminé par la radiodatation de la matière organique ou des pièces de charbon enfouis. En effet, la matière organique et le charbon ont été produits avant leur enfouissement. De plus, la matière organique enfouie peut s'être accumulée plusieurs siècles avant l'événement et comme l'humification est un processus lent, la date obtenue par la radiodatation est nécessairement antérieure à la date réelle de l'enfouissement.

En laboratoire, les sols ont été séchés à 38 °C et tamisés manuellement à 2 mm. Une fraction de chaque échantillon a été moulue à 25  $\mu\text{m}$  aux fins d'analyses chimiques. La couleur de tous les échantillons secs et humides a été évaluée à l'aide du code de couleur Munsell (MacBeth 1994). L'analyse granulométrique (méthode de l'hydromètre de Bouyoucos), la détermination du pH à l'eau et au  $\text{CaCl}_2$ , l'extraction de l'azote et celle du carbone organique ont été effectuées (McKeague 1978). La concentration en cations échangeables (Ca, Na, Mg, K) extraits à l'acétate d'ammonium, le pourcentage de fer et d'aluminium extrait au pyrophosphate de sodium ( $\% (\text{Fe}+\text{Al})_{\text{pyro}}$ ), le pourcentage de fer et d'aluminium extrait au dithionite de sodium et celui extrait à l'oxalate d'ammonium (tranchées 1 et 4) ont été mesurés par spectrophotométrie. Le pourcentage de fer total a été mesuré après son extraction par fusion. La capacité d'échange cationique (CEC) et la saturation en base ont été calculées. Les sols ont été classés selon les normes du système canadien de classification des sols (Groupe de travail sur la classification des sols 2002).

## Profils

À tous les mètres dans le quadrat, le profil de sol a été observé afin d'évaluer l'influence de la végétation sur les processus pédogénétiques. La végétation dominante à la surface de chaque profil a été identifiée. Les horizons organiques (L, F, H) et l'horizon minéral A ont été décrits et leur épaisseur a été mesurée. Une carte de l'épaisseur de la matière

organique, c'est-à-dire l'épaisseur des 3 horizons organiques confondus, a été faite à l'aide du logiciel Vertical Mapper. Dans une portion correspondant à la moitié de la superficie du quadrat, lorsqu'aucun obstacle (roche, bois, racine) n'était rencontré, un échantillon de l'horizon B a été récolté dans chacun des profils creusés à tous les mètres ( $n = 620$ ). Parmi les échantillons récoltés, 60 ont été choisis aléatoirement selon trois classes de recouvrement végétal : sous les épinettes vivantes ou mortes ( $n = 20$ ), sous les bouleaux ( $n = 10$ ) et sous le couvert d'un milieu ouvert (lichen ou autre;  $n = 30$ ), afin d'évaluer l'intensité de la podzolisation du sol ( $\% (Fe+Al)_{pyro}$ ) en fonction du type de couvert végétal.

### **Pollen et stomates des paléosols**

Le pollen d'un échantillon de  $1 \text{ cm}^3$  de matière organique de chacun des 6 paléosols datés au radiocarbone a été extrait selon la méthode de Faegri et Iverson (1989). Sur chacune des lames microscopiques, 500 à 1 000 grains de pollen ont été dénombrés sous un microscope optique (400x). Une analyse des stomates (cellules foliaires résistantes à la décomposition) de l'horizon organique du paléosol daté à 4 200 ans étal. BP et dans lequel aucun charbon n'a été trouvé, a également été effectuée. Cette analyse sert à vérifier si l'épinette était présente au site à cette époque car les stomates indiquent la présence locale d'une espèce végétale (Hansen 1995). La matière organique ( $5 \text{ cm}^3$ ) a été portée à ébullition dans 50 ml d'hydroxyde de potassium (KOH, 5 %) afin d'être défloculée. L'échantillon a été décanté, rincé, puis tamisé à l'aide de tamis de  $53 \mu\text{m}$  et de  $150 \mu\text{m}$ . Cinq lames ont été montées avec le matériel recueilli dans le tamis de  $53 \mu\text{m}$  et les stomates de *Picea* ont été identifiés et comptés sous un microscope optique (100x).

### **Chronologie des feux**

#### **Charbons à la surface du sol**

La présence de charbon de bois au contact du sol minéral et de la matière organique dans les horizons Hb a été notée et cartographiée dans les profils de sol effectués à chaque mètre. Ces données ont servi à déterminer l'emplacement des arbres avant le dernier feu. En effet, les endroits où il y a une forte concentration de charbon ou des pièces carbonisées de grande taille ( $\geq 5 \text{ mm}$ ) correspondent à l'emplacement des arbres avant le feu (Ohlson et Tryterud 2000). Les fragments de charbon dont la taille est



supérieure à 2 mm ont été récoltés aux endroits où ils abondaient. Dix pièces provenant de la surface du sol minéral et quinze provenant d'horizons Hb ont été choisies aléatoirement puis nettoyées et datées. Les dates obtenues indiquent l'âge approximatif des feux étant donné que c'est l'époque de vie de l'arbre qui est datée (Payette *et al.* 2008).

### **Charbons du sol minéral**

La récolte de charbons de bois provenant du sol minéral sert à déterminer les dates d'anciens feux dont les traces seraient disparues à la surface du sol, mais qui auraient pu être conservées par l'enfouissement dans le sol minéral de certains fragments de charbon. Afin de compléter l'historique des feux, 25 carottes (753 cm<sup>3</sup>/carotte) de sol minéral ont été prélevées systématiquement à tous les 3 m de distance le long de 5 lignes équidistantes, à raison de 5 carottes par ligne (Talon *et al.* 2005). Les échantillons ont été placés dans une solution de KOH (1 %) pendant 4 heures afin de défloculer la matière organique. Ils ont ensuite été rincés et tamisés à l'eau à l'aide de tamis de 4 mm, 2 mm, 850 µm et 425 µm. Les pièces de charbon de 2 mm et plus ont été extraites et nettoyées sous une loupe binoculaire (16x) avant d'être pesées. Seulement 5 fragments pesant 10 mg ou plus ont pu être datés.

### **Analyse spatiale**

Une analyse de la structure spatiale de la forêt a été effectuée à l'aide des logiciels MapInfo (module MapStat, Thériault, 2006) et Geoda 0.9.5-i beta (Anselin, University of Illinois, 2004) afin de décrire la distribution actuelle de la végétation et de la comparer avec celle de la paléovégétation. L'aire de recouvrement des groupes de végétation suivants, épinette, bouleau et milieu ouvert (lichens, camarine noire (*Empetrum nigrum* L.) ou autre) a été calculée. La structure spatiale des couverts a été analysée afin de vérifier si elle était concentrée, aléatoire ou dispersée. Pour ce faire, une grille formée de cellules hexagonales de 4,5 m de rayon a été superposée à la représentation graphique du quadrat dans MapInfo. L'indice de la variance sur la moyenne de points par cellule (RVM) a été calculé pour chaque type de couvert et la probabilité d'obtenir une telle distribution de points a été vérifiée à l'aide d'un test de  $\chi^2$  ( $H_0$  : si RVM = 1, la distribution spatiale observée n'est pas significativement différente de la distribution aléatoire;  $H_1$  : si RVM > 1, la distribution observée est plus concentrée

que la distribution aléatoire). Cette analyse a également été appliquée à la distribution des arbres morts, mais le rayon des cellules était de 7,5 m afin d'éviter un trop grand nombre de cellules vides. La distribution des échantillons de sol sélectionnés aléatoirement a aussi été analysée à l'aide d'une grille hexagonale ( $R = 4,0$  m) afin de vérifier s'ils étaient répartis aléatoirement dans le quadrat.

À l'aide du logiciel Geoda, le degré d'autocorrélation spatiale globale entre les dates de mortalité des épinettes a été déterminé pour l'ensemble de la période allant de 1531 à 2006 après J.-C., afin de vérifier si les arbres ont tendance à être regroupés selon leur date de mortalité. Le degré d'autocorrélation spatiale (globale et locale) entre les dates de mortalité a aussi été déterminé pour chaque siècle considéré individuellement. Les degrés d'autocorrélation spatiale globale et locale sont indiqués respectivement par l'indice  $I$  de Moran et l'indice  $I$  de Moran décomposé. Enfin, la distribution des charbons, celle des arbres morts et celle des épinettes vivantes ont été comparées entre elles à l'aide d'analyses spatiales bivariées.

### **Statistiques**

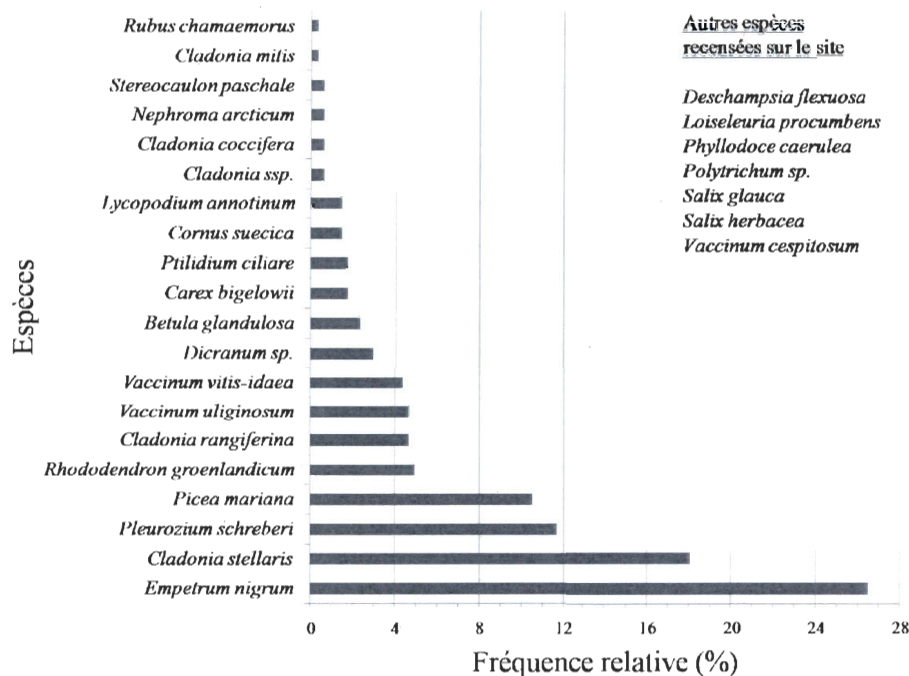
La relation entre le type de végétation (épinette noire, bouleau glanduleux et milieu ouvert) et le degré de podzolisation des sols ( $\% (Fe+Al_{pyro})$ ) a été vérifiée à l'aide d'un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis, car la distribution des données ne suivait pas la loi normale. L'épaisseur de la matière organique a été comparée chez 7 classes de recouvrement végétal (épinette, bois mort, bouleau, thé du Labrador, airelle des marécages (*Vaccinium uliginosum* L.), mousses, et autres (comprenant les lichens et la camarine) à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis. Comme la quantité d'eau qui percole dans le sol est importante à l'éluviation du carbone organique, du fer libre et de l'aluminium libre, la relation entre le degré de podzolisation et l'épaisseur de neige inférée au point d'échantillonnage a été analysée à l'aide d'une régression linéaire. Enfin, puisque les épinettes peuvent influencer la distribution du couvert de neige, la relation entre la hauteur des épinettes et l'épaisseur moyenne de neige inférée a aussi été vérifiée à l'aide d'une régression linéaire.

## Résultats

### Végétation

Selon le relevé de végétation (Figure 2), l'espèce la plus fréquente est la camarine noire (26,5 %). Viennent ensuite le lichen *Cladonia stellaris* (Opiz) Brodo (18,0 %) et la mousse *Pleurozium schreberi* (BSG.) Mitt. (11,7 %). La fréquence relative de l'épinette noire est en quatrième position (10,5 %) tandis que le bouleau glanduleux et le thé du Labrador sont moins fréquents (2,3 et 5,0 %). Le pourcentage de recouvrement de chacun des types de couvert suivants, épinette, bouleau-rhododendron et milieu ouvert (lichens et camarine), est respectivement de 17,2 %, 7,6 % et 75,2 %. Le pourcentage de recouvrement des épinettes est inférieur à 25 % ce qui correspond à celui observé dans les pessières à lichens de la partie nord de la toundra forestière (Payette 1992). Les types de couvert (épinette vivante, bouleau, autres) ainsi que les épinettes mortes sont disposés de façon concentrée dans l'aire étudiée (Figure 3) car leurs RVM sont supérieurs à 1 (Tableau 1). Selon le test de  $\chi^2$ , l'hypothèse nulle (distribution aléatoire) est rejetée et l'hypothèse alternative (distribution concentrée) est acceptée.

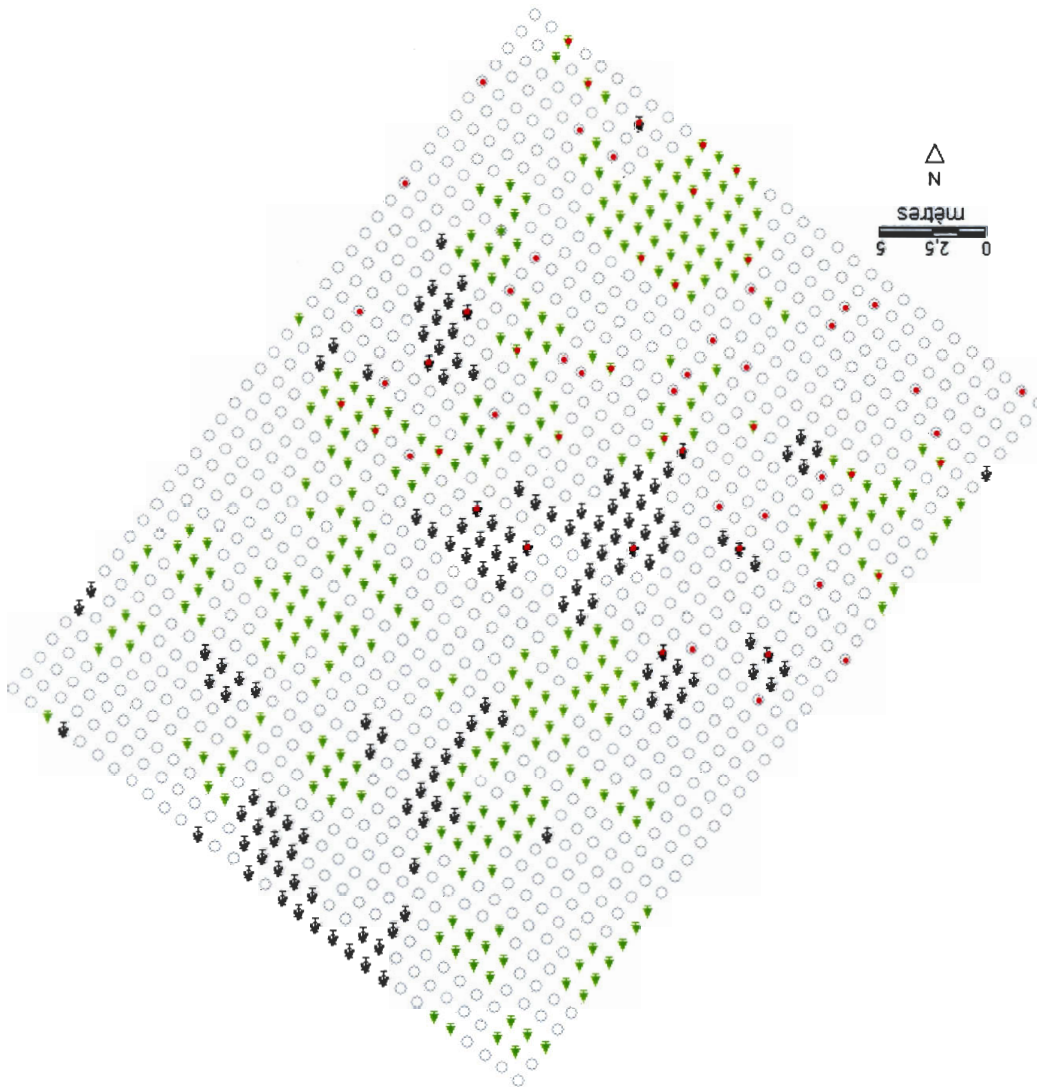
La topographie, l'épaisseur moyenne de neige et la position des bouleaux et des épinettes sont illustrées à la Figure 4. La position des 5 plantules d'épinettes noires âgées entre 3 et 16 ans et celle des 8 épinettes noires qui se sont établies par graine récemment sont visibles sur la carte de la Figure 5. Il semble qu'elles aient toutes germé en milieu ouvert ou à proximité de clones de bouleau glanduleux. En effet, les 5 plantules se trouvent toutes dans un environnement de lichens, alors que les 8 arbres issus de graine semblent isolés des autres. Plusieurs arbres morts sont connectés avec des clones d'épinettes vivantes, mais un certain nombre est dispersé en milieu ouvert. La plupart des charbons se trouvent en milieu ouvert où il y a actuellement ni épinette ni bouleau. Toutefois, il semble ne pas y avoir eu d'épinettes depuis longtemps à certains endroits, puisqu'aucun charbon ni épinette vivante ou morte ne s'y trouvent comme au centre du quadrat (Figure 5).



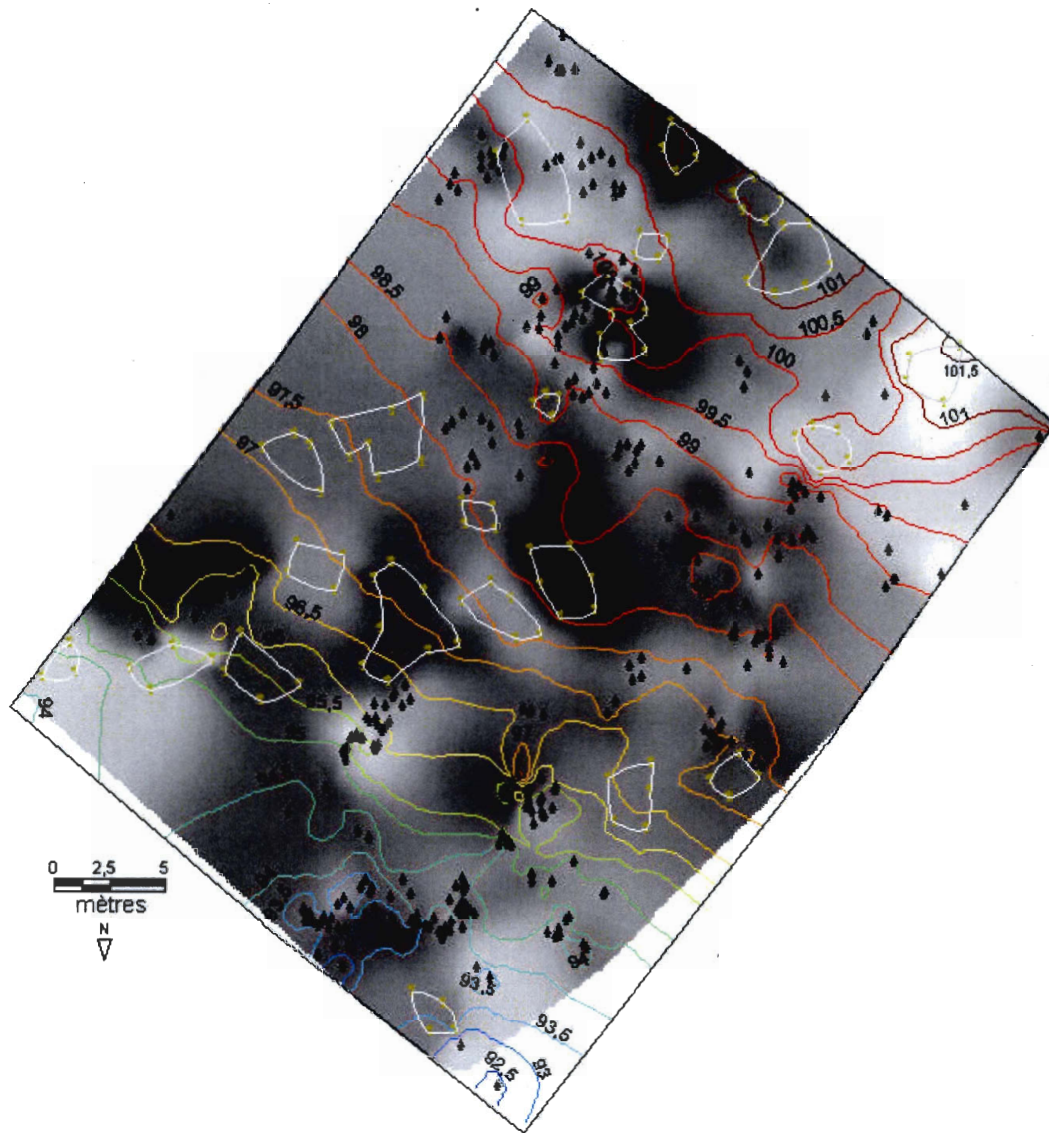
**Figure 2.** Fréquence relative des espèces selon le relevé linéaire effectué à tous les 25 cm le long d'une ligne de 40 m (160 sondages). Les espèces non répertoriées lors du relevé floristique figurent dans la liste à droite de l'histogramme.

**Tableau 1.** Rapport variance/moyenne (RVM) pour les différents types de couvert végétal considérés. Moy = moyenne ; Var = variance ; RVM = variance/moyenne. Si le RVM = 1, la structure du couvert est aléatoire ; si le RVM > 1, la structure du couvert est concentrée et si le RVM < 1, la structure du couvert est dispersée.

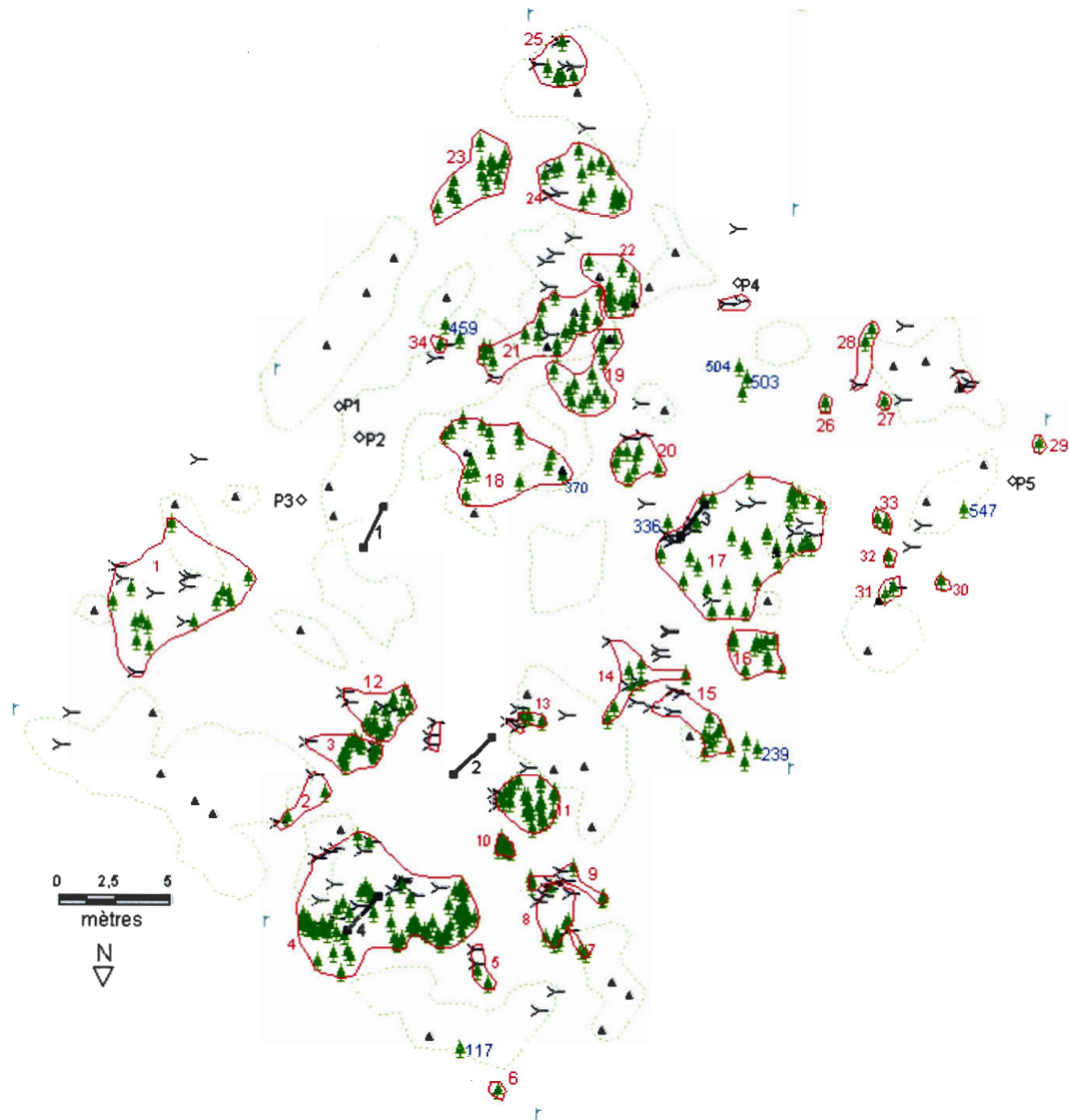
Type de couvert	Moy	Var	RVM	$\chi^2$	p	structure du couvert
Épinettes vivantes	8,45	74,93	8,86	310,11	0	Concentrée
Bouleaux	3,86	25,15	6,52	228,22	0	Concentrée
Milieus ouverts	24,09	181,56	7,54	263,84	0	Concentrée
Épinettes mortes	9,82	50,69	5,16	56,79	0	Concentrée
Échantillons de sol (Fe + Al) <sub>pyro</sub>	2,72	2,65	0,97	21,4	0,43	Aléatoire



**Figure 3.** Disposition des 3 types de couvert végétal principaux identifiés lors des relevés de sol effectués à tous les mètres de distance dans le quadrat et position des échantillons de sol dont le fer et l'aluminium ont été extraits au pyrophosphate. ▼ : échantillon de sol dont le fer et l'aluminium ont été extraits au pyrophosphate. ◻ : milieu ouvert (lichen, camarine ou épiphyte vivante); ◻ : bouleau glanduleux; ◻ : échantillon de sol.



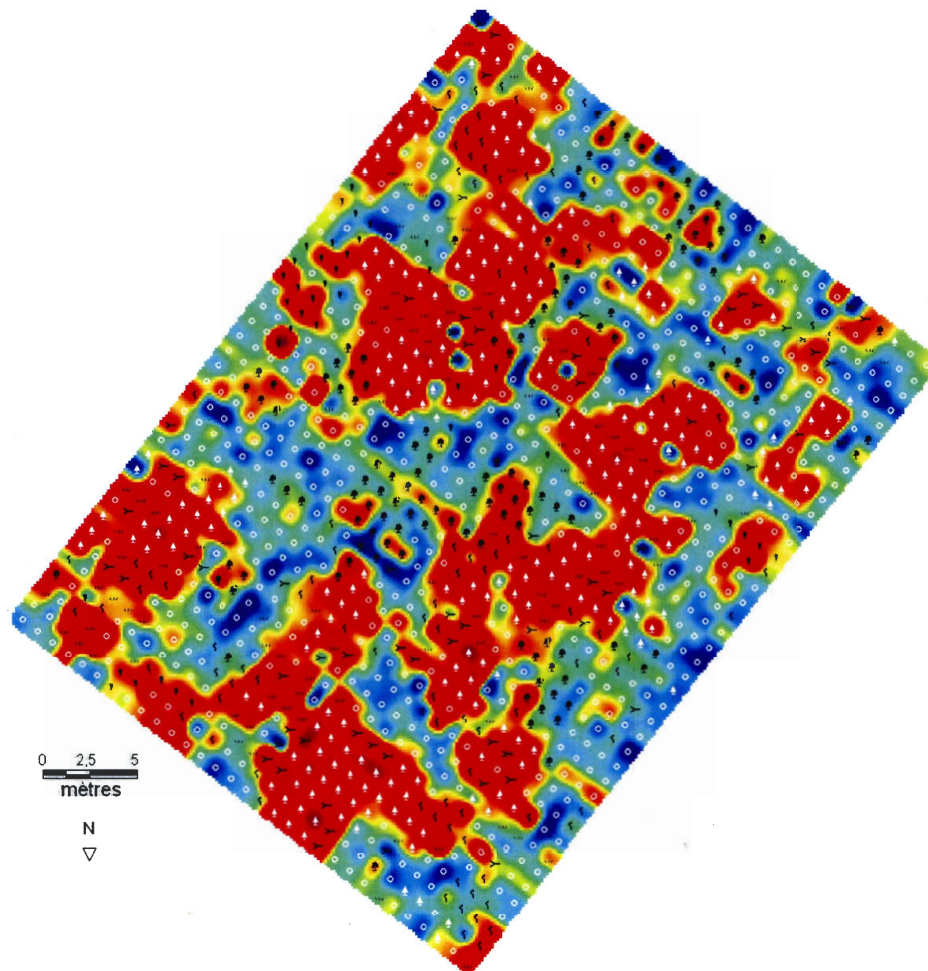
**Figure 4.** Carte du site d'étude. Les isohypses représentent la topographie du site (altitude en mètres par rapport au niveau de la mer). Le dégradé de gris représente l'épaisseur de neige moyenne inférée. Les régions blanches correspondent à l'épaisseur minimale (30 cm), alors que les régions noires correspondent à l'épaisseur maximale (140 cm). Les contours des clones de bouleaux et de rhododendrons sont tracés en blanc. ▲ : position des épinettes ; 🌲 : délimitation des contours des clones de bouleaux ou de rhododendrons.



**Figure 5.** Carte descriptive du site d'étude présentant la position des épinettes, des charbons  $\geq 2$  mm et des 4 tranchées. Les 34 clones d'épinettes vivantes sont encerclés en rouge et identifiés par un numéro. Les pointillés verts correspondent aux limites des clones présents avant le dernier feu et dont l'existence a été déduite à l'aide des relevés de charbon de bois de la surface du sol effectués à tous les mètres. Quelques clones d'épinettes mortes sont encerclés en rouge. Les épinettes qui se sont établies par graine récemment et leurs marcottes sont identifiées en bleu. La position des tranchées est indiquée par un trait noir accompagné d'un numéro de 1 à 4 (1 : sous lichens ; 2 : sous épinettes mortes ; 3 : sous épinettes vivantes ; 4 : sous épinettes vivantes avec paléosols). Les 5 plantules sont identifiées par un P. ▲ : épinettes vivantes; ▾ : épinettes mortes; ▲ : charbon; ○ : plantules d'épinette ; ┆ : limites du quadrat.

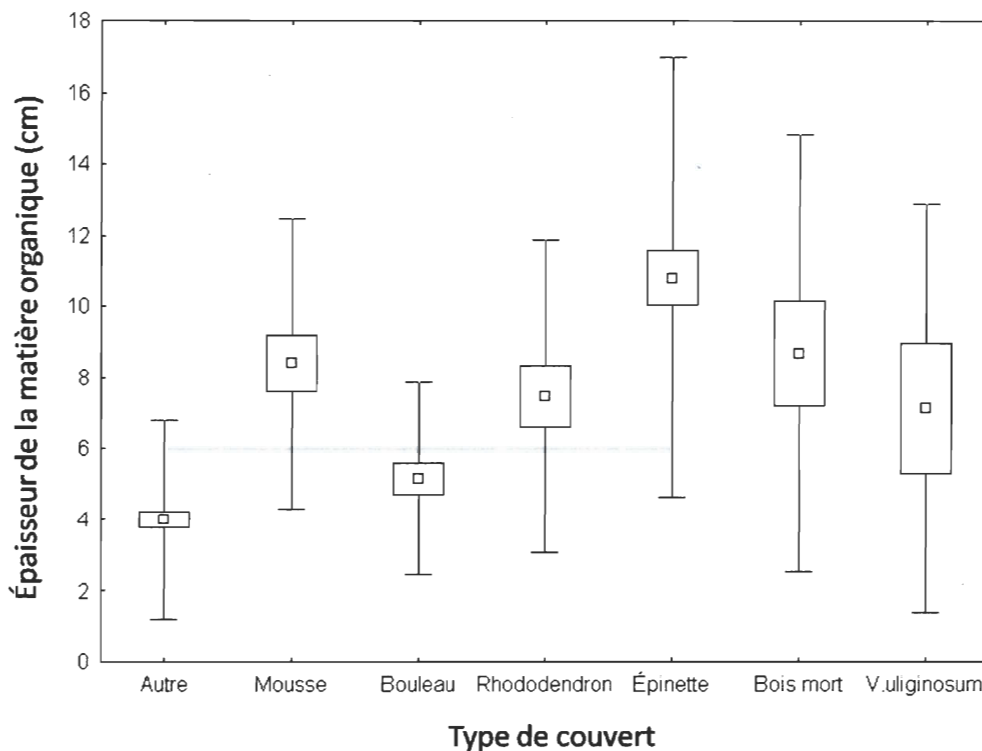
## Description des sols

L'épaisseur de la matière organique est associée au type de couvert végétal. Il y a significativement plus de matière organique sous les épinettes, le bois mort, les bouleaux, les aireselles des marécages, le thé du Labrador et les mousses que sous les autres types de couvert (lichen, camarine, airelle vigne-d'Ida (*Vaccinium vitis-idaea*) ou autres (test de Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ) (Figure 6 et Figure 7). L'épaisseur de la matière organique semble dépendre de la capacité du couvert végétal à produire une quantité importante de litière et du degré d'humidité que ce couvert végétal retient.



**Figure 6.** Épaisseur de la matière organique en fonction du couvert végétal. Le bleu foncé correspond à une absence de matière organique, le turquoise à une épaisseur de 3,3 cm, le jaune à épaisseur de 5,2 cm, le rouge à une épaisseur de 8,5 et le mauve à une épaisseur de 35,8 cm. ▲ : épinette ; ♣ : bouleau ; ○ : autre ; > : bois mort ; f : airelle des marécages ; ¶ : rhododendron ; √ : mousse



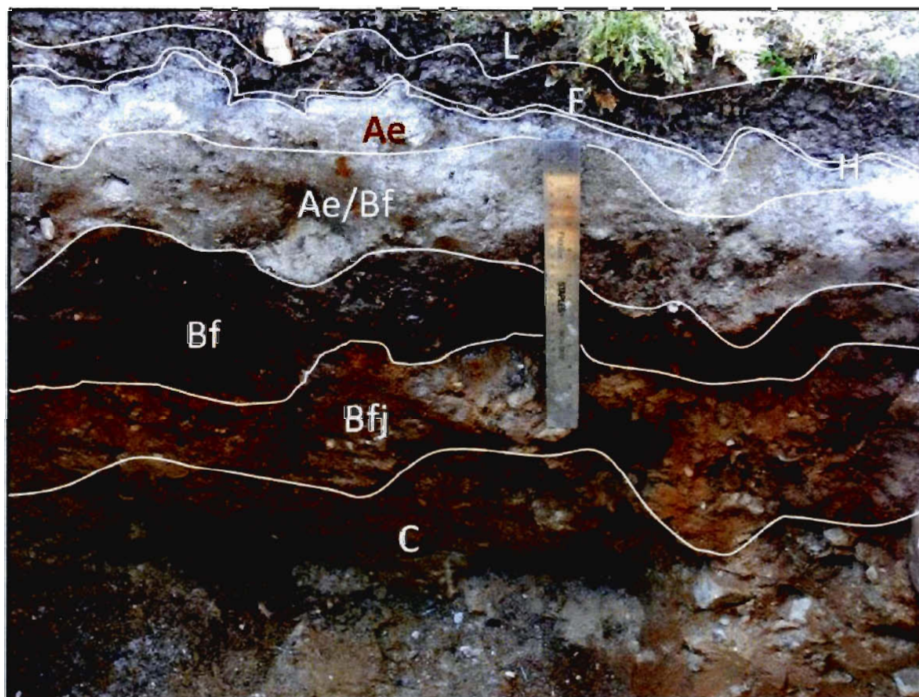


**Figure 7.** Épaisseur moyenne de la matière organique en fonction du type de couvert végétal. Le petit carré central représente l'épaisseur moyenne de la matière organique, les rectangles définissent l'intervalle de confiance et les barres indiquent l'écart-type.

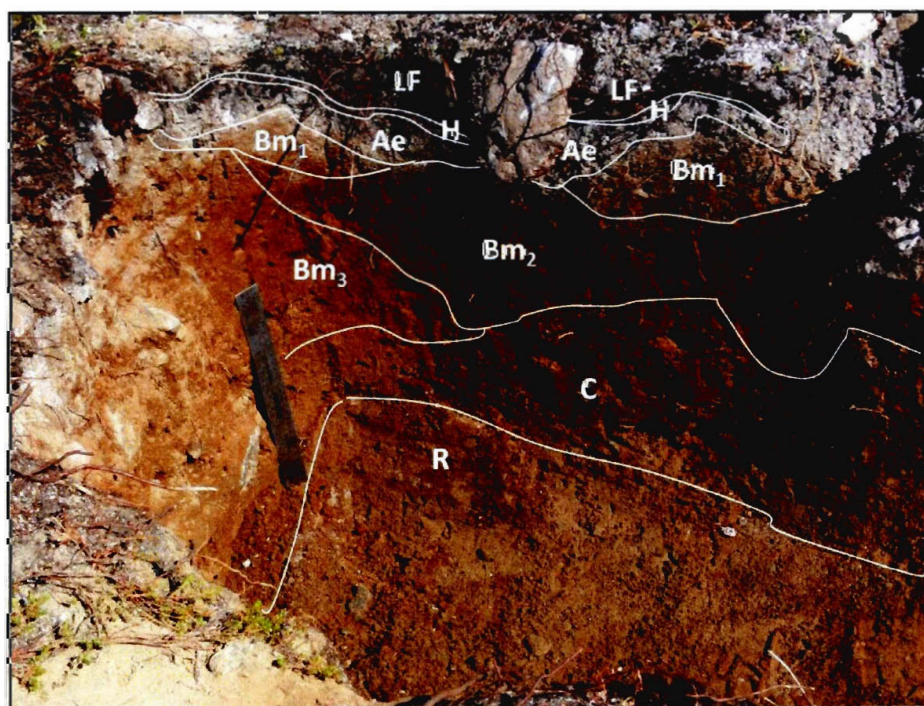
Les analyses de sol indiquent que la forêt étudiée se trouve sur des brunisols dystriques éluviés et des podzols humo-ferriques (Figure 8 et Tableaux 4 à 8 en annexes). Le sol développé dans un substrat sableux y est acide et bien drainé. Dans les tranchées, les sols sont plus développés sous les clones d'épinettes vivantes (podzols) que sous le couvert de lichens (brunisols).

Le RVM se rapprochant de 1 et le test de  $\chi^2$  significatif (Tableau 1) indiquent que la structure de point des 60 échantillons provenant des profils effectués à tous les mètres est aléatoire (Figure 3). Cela confirme que les échantillons ont été sélectionnés selon les règles du hasard. Cependant, chez ces échantillons, aucune différence significative du %  $(\text{Fe}+\text{Al})_{\text{pyro}}$  n'a été observée entre les 3 types de couvert (épinette, bouleau et autre; test de Kruskal-Wallis,  $p = 0,9581$ ) (Figure 9). Les résultats de cette analyse diffèrent de ce qui a été observé dans les tranchées, car les sols sous les épinettes ne sont pas plus développés que ceux sous les arbustes ou ceux situés en milieu ouvert.

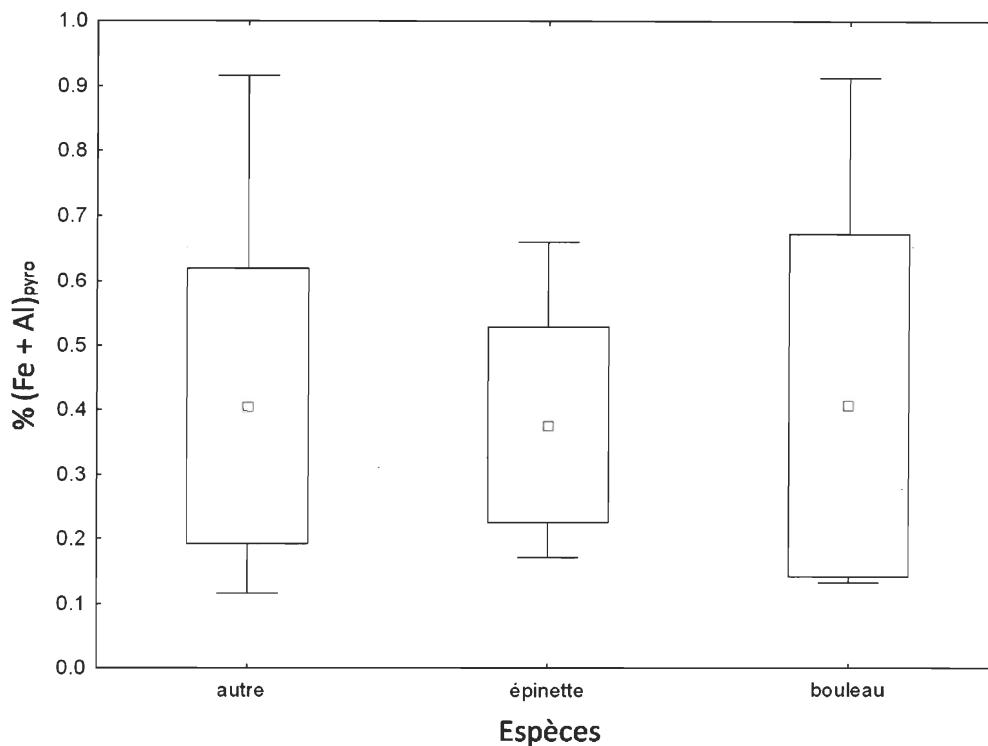
a)



b)



**Figure 8.** Profils de sol analysés. a) Podzol humo-ferrique sous un clone d'épinettes (profil 4). b) Brunisol dystrique éluvié sous un couvert de lichens (profil 1). La règle mesure 30 cm.

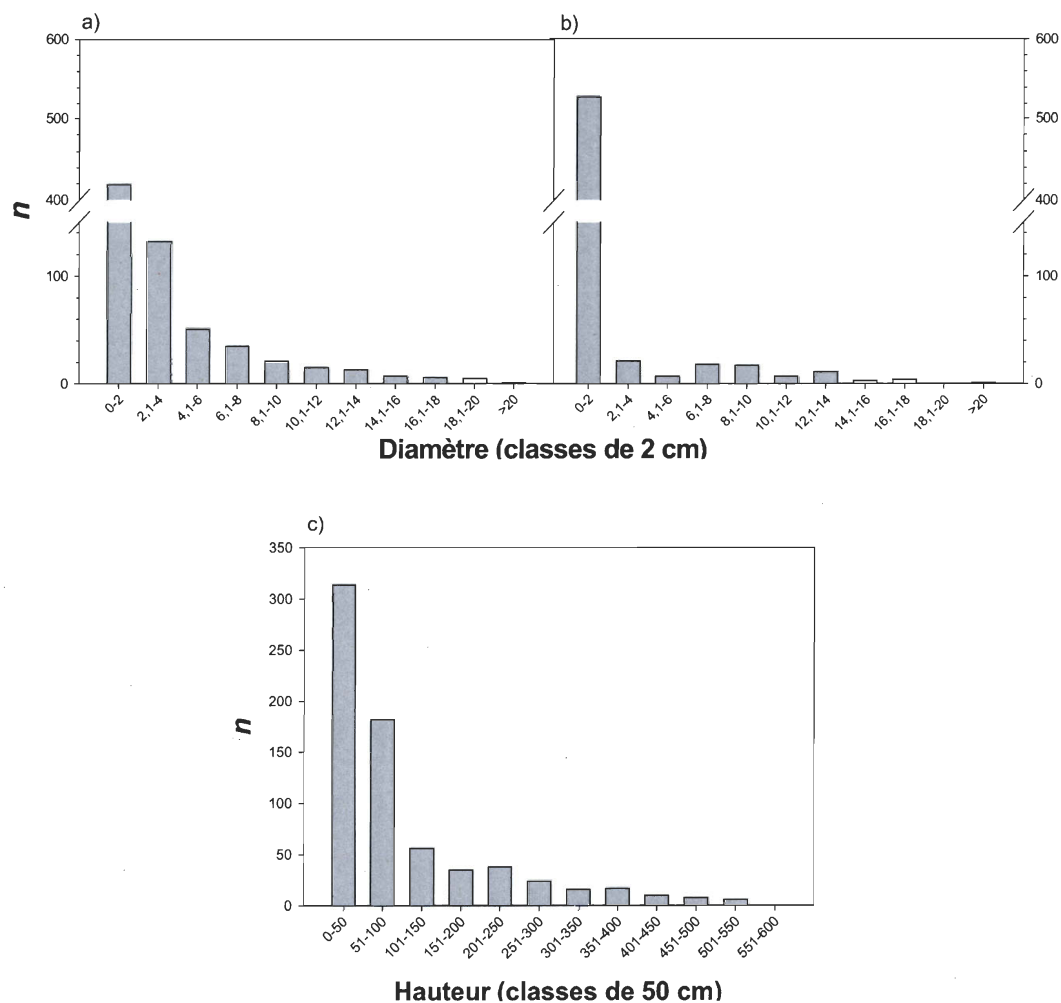


**Figure 9.** Distribution des % (Fe+Al)<sub>pyro</sub> en fonction des trois types de couvert principaux. Le carré central représente la moyenne. Le rectangle délimite l'écart-type. Les barres indiquent les valeurs minimales et maximales.

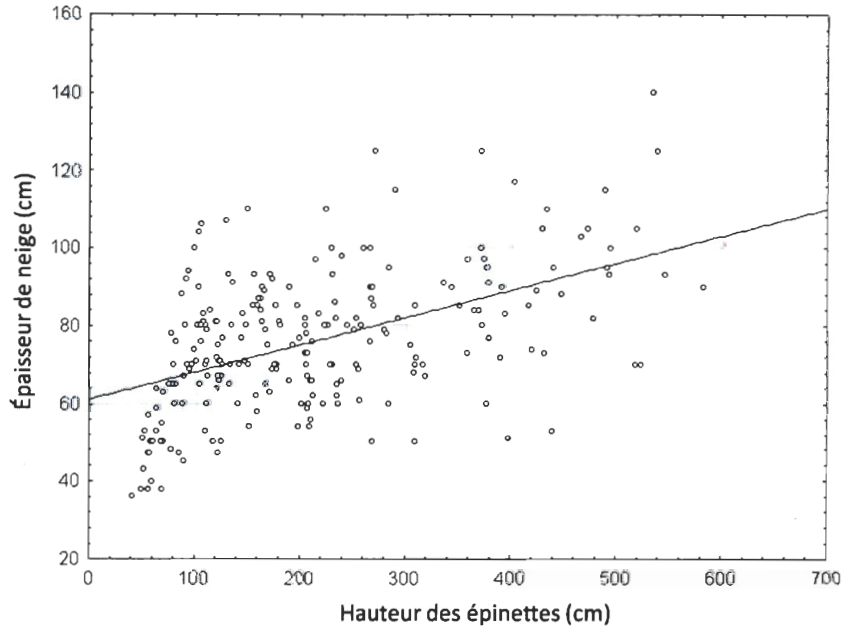
### ***Structure du peuplement***

Les courbes de structure de taille des épinettes mortes et des épinettes vivantes sont en J inversé (Figure 10). Il y a beaucoup de petits individus autant chez les tiges mortes que chez les tiges vivantes. En effet, 85,6 % des tiges mortes et 59,4 % des tiges vivantes ont un diamètre inférieur à 2 cm. Le diamètre basal du tronc le plus gros est de 26,7 cm. De plus, la plupart des tiges vivantes et mortes mesurent moins d'un mètre de hauteur (70,2 et 87,5 %) et l'épinette la plus grande mesure 583 cm. Seulement 11,6 % des individus vivants ont plus de 2,5 m de hauteur, taille normalement retenue pour les considérer comme des arbres. Les épinettes du site ont des formes de croissance diversifiées allant de la forme empétrioïde à la forme normale selon leur degré d'exposition au vent. La forme de croissance des épinettes et la hauteur des clones de bouleaux sont reliées à l'épaisseur de la neige. En effet, l'épaisseur de neige minimale (environ 33 cm) est observée aux endroits où les épinettes ont une forme prostrée ou sont absentes, dans les secteurs est et ouest du quadrat. L'épaisseur maximale (environ

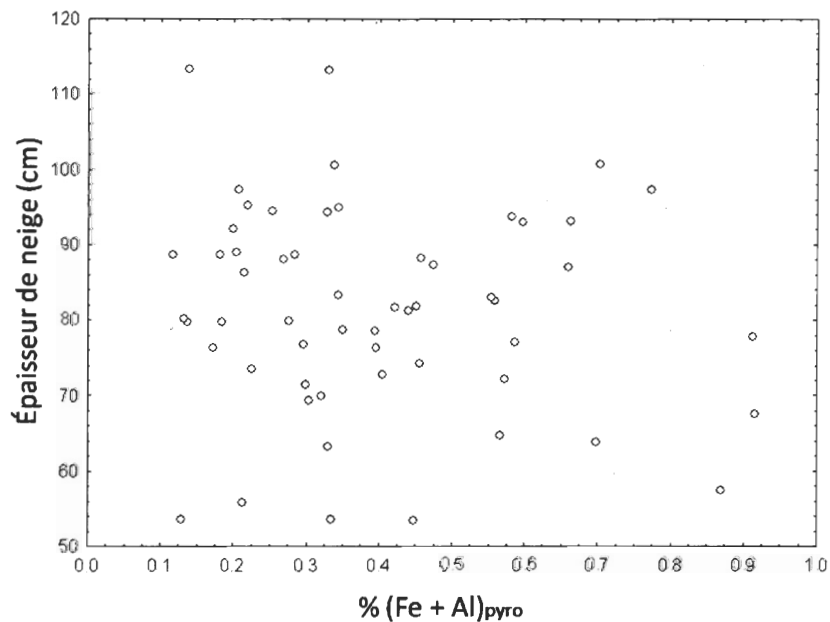
140 cm) est observée à proximité des clones d'épinettes 1 et 19-21-22, ainsi qu'à proximité de deux clones de bouleau, l'un au milieu du quadrat, l'autre près du coin sud du quadrat (Figure 4 et Figure 5). On note une faible relation entre la taille des épinettes et la hauteur de neige (Régression linéaire;  $r^2 = 0,2410$ ;  $p < 0,001$ ). Il y a donc un apport en eau plus important sous les épinettes (Figure 11). Cependant, il n'existe pas de relation entre le degré de podzolisation et l'épaisseur de neige (Régression linéaire;  $r^2 = 0,014$ ;  $p = 0,386$ ) (Figure 12).



**Figure 10.** a) Structure de diamètre et c) structure de hauteur des épinettes vivantes ( $n = 705$ ). b) Structure de diamètre des épinettes mortes ( $n = 617$ ).



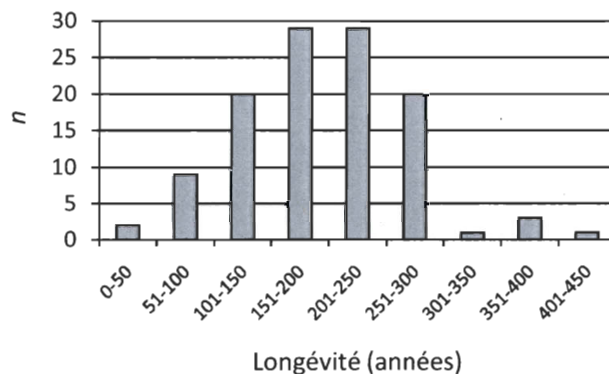
**Figure 11.** Régression linéaire entre la hauteur des épinettes et l'épaisseur de neige inférée ( $r^2 = 0,2410$  ;  $p < 0,001$ ).



**Figure 12.** Régression linéaire entre le % (Fe+Al)<sub>pyro</sub> et l'épaisseur de neige inférée ( $r^2 = 0,014$  ;  $p = 0,386$ ).

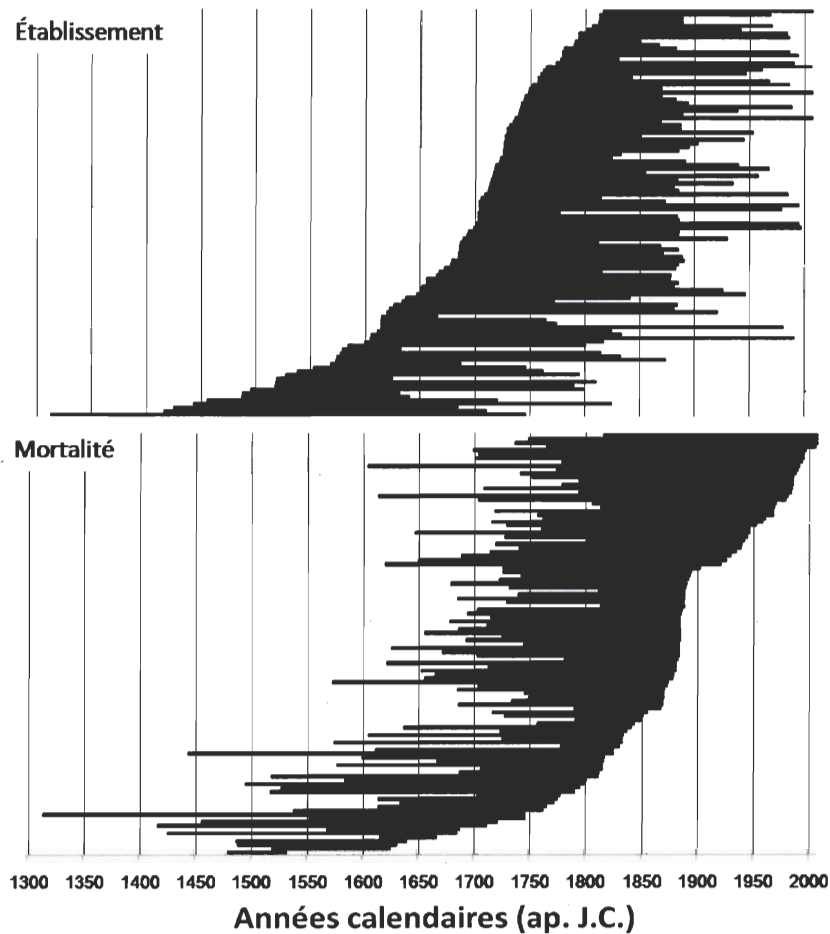
La longévité des tiges mortes qui avaient atteint une longueur de plus de 1 m se situe entre 43 et 432 ans et la plupart des arbres morts ont vécu 100 à 300 ans (moy. = 195 ans) (Figure 13). L'âge d'une épinette trouvée dans le site d'étude (432 ans) se

rapproche de l'âge maximal de 504 ans enregistré chez une épinette noire de la région du lac Bush (Payette *et al.* 1985). Par contre, 540 marcottes mortes de moins de 1 m de hauteur ont été recensées dans le site d'étude, ce qui indique qu'il y a très peu d'individus qui réussissent à atteindre le stade d'arbre.



**Figure 13.** Longévité des individus morts mesurant plus d'un mètre de longueur ( $n = 114$ ).

Depuis l'établissement, en 1313 après J.-C., du plus vieil arbre subfossile trouvé, les épinettes se sont établies continuellement jusqu'au XIX<sup>ème</sup> siècle (Figure 14). Les arbres qui se sont établis par la suite sont probablement encore vivants aujourd'hui. La structure de taille observée chez les épinettes vivantes indique qu'il y a un établissement massif de petits individus, mais que peu d'entre eux survivent jusqu'à l'âge adulte. La courbe de survie (semi-logarithmique) des individus vivants montre que la mortalité diminue avec une augmentation de la taille ou de l'âge (Figure 15 a). La courbe de fonction de puissance (log-log) est linéaire ce qui confirme que le taux de mortalité est variable (Figure 15 c) (Hett et Loucks 1976). Le modèle de survie de type III, c'est-à-dire une diminution du risque de mortalité avec une augmentation de l'âge ou de la taille, est représentatif du statut démographique des arbres vivants dans cette forêt (Harcombe 1987). La courbe de survie des individus morts est également semi-logarithmique en tenant compte de la sous-estimation du nombre d'individus dans les classes de diamètre de 2 à 6 cm (Figure 15 b). La courbe linéaire obtenue avec la fonction de puissance confirme que le taux de mortalité est dépendant de la taille ou de l'âge comme chez les individus vivants (Figure 15 d).

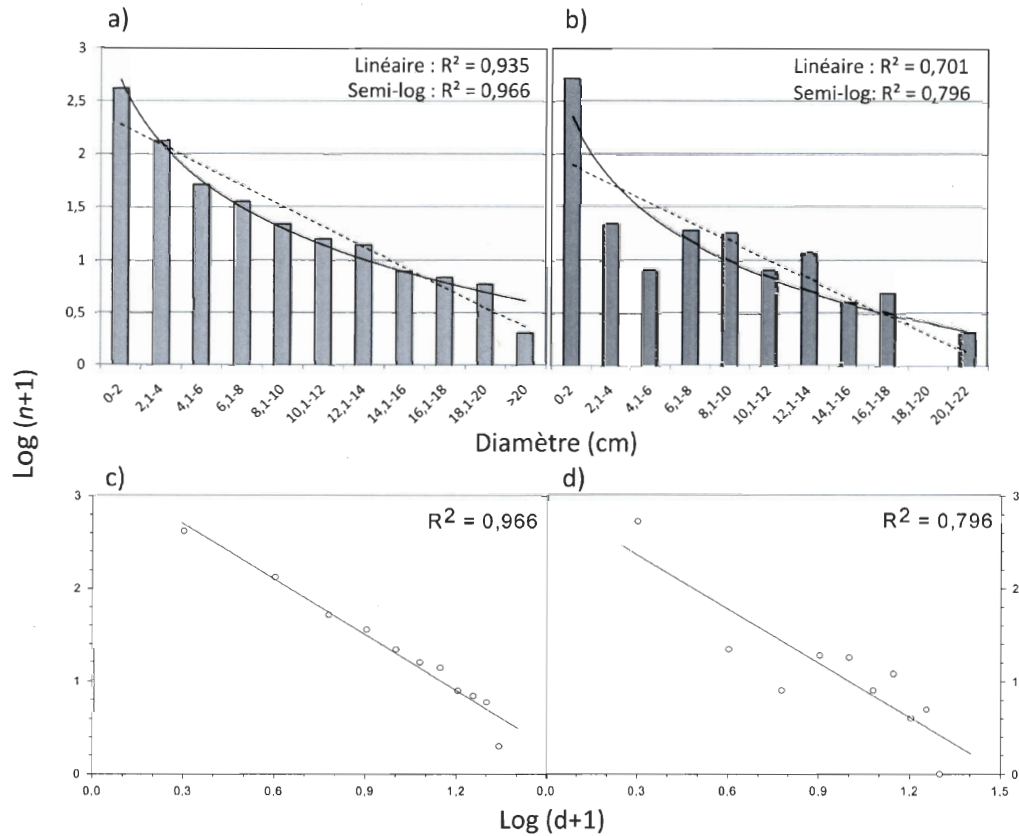


**Figure 14.** Structure d'âge des épinettes mortes datées ( $n = 111$ ). Les périodes de vie des épinettes sont classées chronologiquement à partir de la date d'établissement sur le graphique du haut et à partir de la date de mortalité sur le graphique du bas.

La structure d'âge suggère l'incidence d'une période de forte mortalité pendant la décennie 1880 (Figure 14). Une autocorrélation spatiale locale des dates de mortalité est observée dans l'est du quadrat au XIX<sup>ème</sup> siècle. En effet, le tiers des individus (9/27) morts entre 1880 et 1894 sont plus près d'individus morts à la même époque que d'individus morts au début du siècle. Par contre, aucune autocorrélation spatiale globale n'a été décelée lorsque toutes les dates de mortalité sont considérées dans une même analyse ni lorsqu'elles sont comparées entre elles à chaque siècle (par exemple de 1800 à 1899). L'indice  $I$  de Moran non significatif ( $p = 0,204$ ) indique que les arbres ne meurent pas de façon contagieuse dans l'aire étudiée.

Aucune autocorrélation spatiale n'est observée non plus entre la position des fragments de charbon et celle des arbres morts ( $p = 0,572$ ), ni entre la position des arbres vivants et

celle des fragments de charbon ( $p = 0,999$ ). Par contre, une très faible autocorrélation spatiale positive ( $I_{\text{obs}} = 0,0174$ ;  $p \leq 0,001$ ) est observée entre la position des arbres vivants et celle des arbres morts.



**Figure 15.** Structure de taille des individus vivants (a) et des individus morts (b). Courbe de la fonction de puissance de la structure de taille (diamètre en cm) des individus vivants (c) et des individus morts (d).

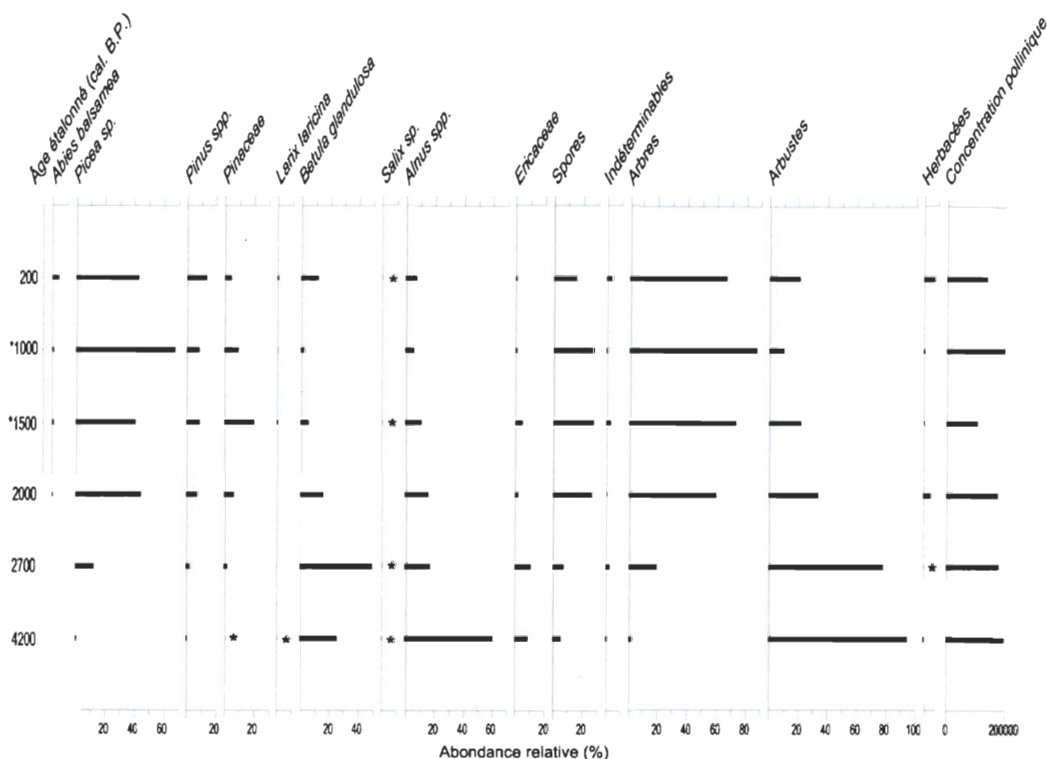
## Paléosols

Les paléosols résultent probablement de trois événements de glissement de terrain différents (Tableau 3). Le premier événement d'enfouissement s'est produit vers 4 200 ans étal. BP (3 800 ans  $^{14}\text{C}$  BP). La formation du deuxième paléosol s'est produite vers 2 730 ans étal. BP et celle du troisième paléosol s'est faite vers 2 030 ans étal. BP. Les deux derniers événements ont eu lieu peu de temps après le passage de feux.



### ***Histoire de la végétation : pollen et stomates***

Le diagramme pollinique indique que le pollen arbustif est dominant de 4 200 à 2 000 ans étal. BP (Figure 16). Pendant cette période, le pourcentage de pollen d'éricacées est aussi à son maximum, alors que celui de l'épinette est à son minimum (1,0 % à 4 200 ans étal. BP). Par contre, un stomate d'épinette a été trouvé dans le paléosol de 4 200 ans, indiquant, malgré le faible pourcentage pollinique observé, la présence de l'espèce dans le site d'étude environ 2 000 ans après sa première apparition dans la région (Bhiry *et al.* 2007). Vers 4 200 ans étal. BP, l'aulne présente le pourcentage pollinique le plus élevé, alors qu'autour de 2 700 ans étal. BP, le bouleau devient dominant. Le pourcentage de pollen arbustif reste important jusqu'à 2 000 ans étal. BP. Depuis ce temps, le pollen arboréen domine avec un maximum enregistré vers 1000 ans étal. BP (88,1 % du total pollinique). C'est également à ce moment que le pourcentage de pollen de *Picea* atteint sa valeur maximale de 68,0 %. Présentement, il contribue à 43,3 % du pourcentage pollinique total, valeur semblable à celle de 2 000 et de 1 500 ans étal. BP. Le pourcentage de pollen de plantes herbacées a varié dans le temps, mais il a toujours été inférieur à sa valeur actuelle de 7,5 %. Le faible pourcentage de pollen de pin à toutes les époques résulte d'un transport sur de longues distances puisque la limite nordique du pin n'a jamais dépassé 55° 75' N (Desponts et Payette 1993, Gajewski *et al.* 1993). Il en est de même pour le pollen de sapin dont la limite nordique se situe vers le 54° N dans le secteur de la Baie de James, vers le 55° N à l'est du lac Bienville et vers le 57° N sur la côte du Labrador (Payette 1993).

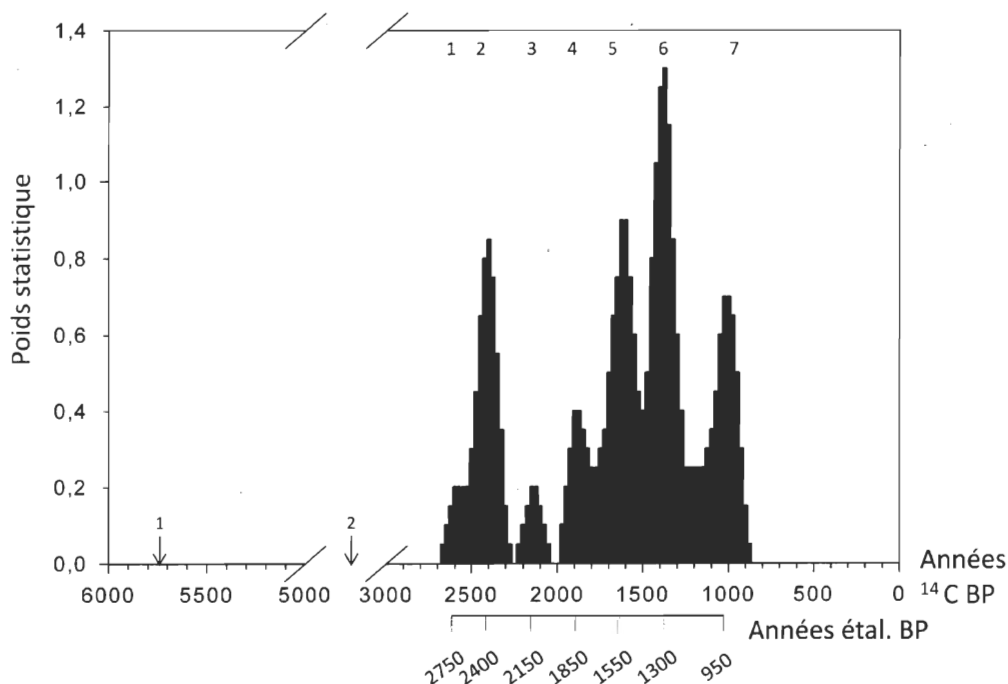


**Figure 16.** Diagramme pollinique provenant de 6 paléosols datés (Tableau 2). Les astérisques précédant les dates signifient que celles-ci proviennent de fragments de charbon et les autres proviennent de la matière organique. Les astérisques à l'intérieur du diagramme représentent un pourcentage pollinique égal à 0,2.

### **Chronologie des feux**

Le site d'étude a brûlé 7 fois entre 3 000 et 950 ans étal. BP. Aucune preuve de feu n'a été trouvée avant et après cette période malgré la présence de l'épinette depuis plus de 4 000 ans (Figure 17). Par contre, le bois qui brûle et produit des charbons lors d'un feu est habituellement du bois mort. Certains vieux troncs reposant à la surface du sol ont donc pu donner des dates de feu beaucoup plus vieilles (Payette *et al.* 2008). Ainsi, le charbon qui indique une date de feu à 2 750 ans étal. BP pourrait provenir d'un individu ayant brûlé lors du feu de 2 400 ans étal. BP et le charbon donnant une date de feu de 2150 pourrait provenir d'un individu ayant brûlé lors du feu de 1 850 ans étal. BP. Toutefois, il n'est pas possible de discriminer ces dates de feu (2 750 et 2 150 ans étal. BP). Ils sont donc considérés comme deux feux distincts. Les fragments de charbon provenant de la surface du sol minéral représentent les 3 derniers feux seulement. Les autres dates proviennent des charbons enfouis. Selon les dates obtenues (Tableau 2 et Tableau 3 en annexes), deux changements majeurs dans la fréquence des feux se sont

produits. Le premier changement survient à 3 000 ans étal. BP. De 3 000 à 950 ans étal. BP, une fréquence de feu élevée, c'est-à-dire un feu tous les 300 ans, est observée. L'autre changement se produit vers 950 ans étal. BP, alors que l'on constate l'absence de feu dans ce site depuis cette date. Il est à noter que d'autres feux ont peut-être sévi dans le site mais aucune preuve de leur incidence passée n'a été trouvée compte tenu du nombre d'échantillons de charbon datés.



**Figure 17.** Chronologie des feux dans le site d'étude depuis 6 000 ans <sup>14</sup>C BP basée sur la distribution des poids statistiques des 30 dates au radiocarbone. Le poids statistique est calculé selon la méthode de Talon *et al.* (2005). L'échelle de temps est présentée en années <sup>14</sup>C BP non étalonnées et en années étalonnées BP. Les flèches représentent l'établissement de l'épinette dans la région d'étude (1) et dans le site d'étude (2). Chacune des dates situées sous les pics noirs identifiés par un numéro (1 à 7) correspond à un feu.

## Discussion

### *Dynamique du peuplement*

Par définition, dans les forêts anciennes, aucun arbre de la cohorte initiale est encore vivant (Oliver et Larson 1996). Le caractère ancestral de la forêt étudiée est confirmé par la date d'établissement (1313 après J.-C.) du plus vieil arbre subfossile, ainsi que par la date du dernier feu (950 ans étal. BP) qui sont cohérentes. De plus, les arbres vivants présentement ne sont pas issus de la cohorte initiale car la longévité des individus dépasse rarement 400 ans. La présence de bois morts d'individus ayant vécu à diverses époques confirme que la phase d'établissement initial a été suivie par un renouvellement continu des épinettes.

La structure de taille en J inversé est également caractéristique de celle observée dans les forêts anciennes (Oliver et Larson 1996). Malgré la forte mortalité chez les jeunes individus, le remplacement graduel des vieux individus s'est fait surtout par marcottage. Jusqu'alors, le nombre d'individus qui survivent et atteignent le stade d'arbre permet le maintien de la forêt telle qu'elle est car aucun signe de dépérissement n'a été observé. La forêt est donc à l'équilibre. Par contre, il faut noter que cet équilibre se maintient en l'absence de feu seulement, puisque la régénération par graine n'a pu assurer l'établissement d'une forêt dans les sites de la région d'étude qui ont brûlé depuis 900 ans (Payette *et al.* 2008).

Dans le cas des forêts à l'équilibre, la structure de taille des individus est généralement utilisée afin d'en déduire la structure d'âge (Harcombe 1987). Or, la structure de taille des individus vivants dans le site d'étude ne présente pas la même tendance que celle des individus morts (Figure 10). Cette différence peut s'expliquer par la décomposition plus rapide des tiges de petit diamètre qui cause une sous-estimation du nombre d'individus morts dans les classes de 2 à 6 cm. En effet, le taux de mortalité plus faible que le taux de décomposition chez ces tiges empêche qu'elles s'accumulent au sol. Le grand nombre de tiges mortes de moins de 2 cm témoigne de la forte mortalité dans cette classe de taille. Les tiges ayant un diamètre supérieur à 6 cm correspondent à des individus qui ont généralement atteint la longévité moyenne. Ils ont donc la même probabilité de mourir indépendamment de leur taille, d'où la variation observée entre le

nombre d'individus morts dans les classes de plus de 6 cm de diamètre. En tenant compte de la décomposition différentielle selon la classe de taille, les deux structures de taille (Figure 15) devraient être semblables et les deux courbes de survie devraient suivre le modèle de survie en exponentielle négative (Harcombe 1987). Puisque les deux structures de taille (morts et vivants) sont semblables, on peut conclure que la structure d'âge des individus vivants ressemble probablement à celle des individus morts.

La courbe de survie exponentielle négative (Figure 15 a et b) suggère aussi que la forêt est en équilibre, mais l'inflexion dans la courbe de mortalité (Figure 14) pendant la décennie 1880 indique une période pendant laquelle la mortalité s'est accrue. Dans la même région, Payette *et al.* (1985) ont observé une augmentation de la mortalité des épinettes au cours de la même période. Ils ont émis l'hypothèse que les épinettes arborescentes auraient été graduellement défoliées pendant le Petit Âge Glaciaire. Malgré l'amélioration des conditions climatiques au début du XX<sup>ème</sup> siècle, les épinettes qui subsistaient avec une masse foliaire réduite étaient déjà engagées dans un processus de mort lente et ont péri. En 2007, le mycélium d'un organisme fongique appelé brûlure printanière qui se propage grâce au couvert de neige et qui peut être causée par 3 espèces de champignon (*Lophophacidium hyperboreum* Lagerb., *Phacidium abietis* (Dearn.) J. Reid & Cain et *Phacidium infestans* P. Karst) (Bussièrès 2007, communication personnelle) a été observé dans le site d'étude et dans d'autres forêts anciennes de la région. Le feuillage infra-nival de certains individus était très affecté ou disparu. Ces pathogènes auraient donc pu donner le coup de grâce aux individus défoliés pendant le Petit Âge Glaciaire en s'attaquant au petit nombre d'aiguilles infra-nivales qu'il leur restait. La diminution de la largeur des cernes de la majorité des individus morts pendant la décennie 1880 et l'agrégation spatiale du tiers d'entre eux, appuient cette hypothèse. Par contre, d'autres études doivent être faites afin de mieux comprendre ce phénomène de mortalité.

Le diagramme pollinique du site d'étude et l'analyse des stomates du paléosol indiquent que le premier feu aurait brûlé une pessière, peut-être ancienne, qui se serait établie par le remplacement graduel de la végétation arbustive au cours des 1 000 ans précédant ce feu. En considérant le passage d'un nombre minimum de 7 feux dans le site, l'augmentation dans la fréquence des feux enregistrée vers 2 700 ans <sup>14</sup>C BP concorde

avec le moment de l'extension maximale de la forêt boréale qui se situe entre 3 800 et 2 000 ans  $^{14}\text{C}$  BP (Gajewski *et al.* 1993). Vers 3 000 ans  $^{14}\text{C}$  BP, le couvert forestier était plus continu et plus dense qu'aujourd'hui (Payette et Gagnon 1985, Gajewski *et al.* 1993). Il est possible qu'une couverture forestière plus étendue à cette époque ait favorisé la propagation des feux. Le climat était également sec ce qui aurait aussi favorisé une plus grande incidence de feu (Filion 1984a). Depuis les derniers 950 ans, l'absence de feu dans le site d'étude, tout comme ailleurs dans les autres sites forestiers de la région, suggère que le climat était plus sec et plus chaud avant 900 ans étal. BP (Payette *et al.* 2008). De plus, étant donné que les pessières à lichens qui ont brûlé depuis les derniers 900 ans ne se sont pas régénérées, la région s'est peu à peu déboisée ce qui a diminué le combustible potentiel à brûler. Une diminution du pollen de *Picea* est d'ailleurs observée dans le diagramme pollinique régional de Gajewski *et al.* (1993), alors que dans le site étudié, un maximum de pollen d'épinette a été enregistré vers 1000 ans étal. BP. Cela démontre que les grains de pollen se déposant dans les paléosols sont plutôt d'origine locale que régionale.

### **Interactions sol-végétation**

L'absence d'autocorrélation spatiale entre les épinettes vivantes et le charbon ou entre les épinettes mortes et le charbon indique clairement l'existence d'un déplacement des épinettes entre le dernier feu et l'actuel. Ce déplacement pourrait être associé à la présence de sol minéral à nu suite aux feux, ce dernier étant un lit de germination privilégié des graines d'épinettes noires (Black et Bliss 1980, Viereck et Johnston 1990). À la suite des feux, les graines ont pu germer sur le sol minéral qui était exposé en plusieurs endroits dans le site. Par contre, en l'absence de feu, le marcottage est le moyen de propagation privilégié.

Contrairement aux forêts anciennes des régions tempérées où la dynamique forestière est assurée par la formation de trouées dans la voûte forestière (Lorimer 1980, Payette *et al.* 1990, Foster *et al.* 1996), certaines ouvertures semblent ne jamais avoir été comblées depuis le dernier feu dans le peuplement étudié. Lors de la mort des vieux individus, peu de changements ont été observés dans la forêt car le processus de remplacement est très lent. De plus, tout comme dans les forêts anciennes subalpines de *Picea engelmannii* et d'*Abies lasiocarpa* (Antos et Parish 2002), une condition critique de la

dynamique des trouées, c'est-à-dire le manque de lumière au niveau du sol, n'est pas rencontrée dans ce milieu très ouvert. Même si le tapis de lichens dans les ouvertures forestières peut être un endroit favorable pour la germination lorsque les graines tombent dans des fentes de lichens (Sirois 1993), les épinettes établies par graine survivent rarement car la survie est plus difficile en milieu ouvert. La survie est plutôt favorisée dans les endroits protégés où le couvert de neige est plus épais comme sous les arbres ou les arbustes, puisque l'abrasion par le vent et les cristaux de glace en hiver ainsi que l'impact négatif des gels tardifs sur les bourgeons végétatifs sont réduits (Pereg et Payette 1998). Ainsi, l'établissement se fait préférentiellement près des individus plus âgés grâce au marcottage. Ce type de forêt est unique puisque les conditions climatiques ne permettent pas aux individus de profiter des ouvertures. Arseneault et Payette (1992) ont conclu qu'en l'absence de feu, les pessières à lichens de la limite des arbres gardent leur structure ouverte pendant une longue période de temps. La stabilité dans la position du couvert depuis 950 ans est d'ailleurs reflétée par l'épaisseur de la matière organique sous les arbustes et les épinettes (vivantes et mortes). Par contre, les épinettes ont occupé la majeure partie de l'aire de la forêt depuis son établissement initial vers 4 200 ans étal. BP. Le déplacement des épinettes a été accentué par la reproduction sexuée suite aux feux récurrents de la période de 3 000 à 950 ans étal. BP. Les cônes s'ouvrent habituellement après un feu ce qui favorise la dissémination des graines sur une distance équivalente à 2 ou 3 fois la hauteur de l'individu-mère, c'est-à-dire environ une vingtaine de mètres (Vincent 1965). Cette distance est plus importante que la croissance latérale des clones d'épinettes évaluée à 0,01 à 0,02 m par année (Laberge *et al.* 2001). Puisque le marcottage est le moyen de propagation privilégié depuis le dernier feu, il y a eu une stabilité spatiale du couvert végétal. La disposition des épinettes vivantes et des épinettes mortes confirme qu'il y a eu peu de changement de végétation et que la forêt a toujours été très ouverte depuis ce temps.

La podzolisation des sols du site est influencée par la stabilité spatiale de la végétation. Les sols sont bien développés sous les épinettes (tranchées 3 et 4) où des preuves macrofossiles (bois mort, charbon, stomates) attestent qu'elles ont été présentes à cet endroit depuis des milliers d'années. Selon la World Reference Base for Soil Resources (2006), un horizon podzolique doit contenir plus de 0,5 %  $(Al + 1/2 Fe)_{oxalate}$  et avoir un horizon sus-jacent qui a moins de la moitié de cette valeur en  $(Al + 1/2 Fe)_{oxalate}$ . Dans le

site, l'horizon podzolique d'un sol qui se développe depuis au moins 4 200 ans sous un couvert d'épinette contenait 0,469 % de  $(Al + 1/2 Fe)_{\text{oxalate}}$  et l'horizon sus-jacent en contenait seulement 0,0855 %. En Finlande, sous des conditions semblables de précipitation (500 à 600 mm par année) et une couverture de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) ou d'épinette de Norvège (*Picea abies*), l'horizon podzolique d'un sol se développant depuis 4 780 ans contenait 0,5 % de  $(Al + 1/2 Fe)_{\text{oxalate}}$  (Mokma *et al.* 2004). Par contre, sous le couvert de lichen (tranchée 1), sans aucune trace de la présence de l'épinette, les sols sont peu développés. Le degré de développement du sol est donc un indicateur de l'interaction prolongée entre la végétation et le substrat. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus par Laberge (1998) qui a observé des sols moins développés à l'extérieur des clones prostrés d'épinettes que sous ces derniers.

Cependant, dans l'ensemble du site, il semble y avoir eu une uniformisation des processus pédogénétiques. En effet, très peu d'échantillons (8/60) présentent des pourcentages de fer et d'aluminium extraits au pyrophosphate supérieurs à 0,6 %. Les pourcentages obtenus sont plutôt distribués entre 0,25 et 0,55 % peu importe le type de couvert considéré et sont semblables à ceux obtenus par Payette et Filion (1993) dans les horizons podzoliques des sols sableux qu'ils ont étudiés dans la partie septentrionale de la toundra forestière. De plus, le %  $(Fe+Al)_{\text{pyro}}$  n'était pas relié à l'épaisseur de neige plus importante sous les clones alors que la quantité d'eau produite par la fonte de la neige devrait pourtant agir positivement sur le processus de podzolisation (Holtmeier et Broll 1992, Payette et Filion 1993). Cela laisse transparaître un phénomène d'uniformisation des sols au cours du temps. Dans cette forêt, des sols situés sous un couvert de lichens sont parfois aussi développés que ceux situés sous un couvert de bouleaux ou d'épinettes. Il a d'ailleurs été observé que des podzols peuvent se développer sous une végétation de toundra alpine en Alaska (Ugolini *et al.* 1981). La formation de ce type de sol dans le site d'étude résulterait plutôt du déplacement des épinettes dans le temps que de la formation *in situ* d'un podzol sous un couvert lichénique. Il faut noter que les trois événements de glissements de terrain ont rajeuni le sol dans la partie inférieure du quadrat. La podzolisation a donc recommencé dans le sol décapé et dans le matériel qui a été superposé au sol initial. Même si le sol se transforme sous l'influence des épinettes et que le passage des clones d'épinettes reste inscrit pendant plusieurs siècles dans les profils de sol en l'absence de perturbation (Laberge 1998), la pédogenèse ne peut être utilisée seule comme indicateur de la



paléovégétation. Des analyses macrofossiles et paléo-environnementales s'avèrent nécessaires.

En somme, la forêt a connu deux phases d'utilisation spatiale du sol à la suite de son installation graduelle, vraisemblablement entre 4 000 et 3 000 ans étal. BP. La première phase a été caractérisée par un déplacement des épinettes généré par une fréquence de feu élevée pendant la période de 3 000 à 950 ans étal. BP, où la forêt a brûlé tous les 300 ans environ. La végétation a donc eu peu de temps pour agir sur le sol en un endroit donné entre chaque feu. Cela a mené à une uniformisation spatiale du degré de podzolisation des sols. La seconde phase a été caractérisée par la stabilité spatiale du couvert végétal depuis 950 ans étal. BP. On peut poser l'hypothèse que si la forêt se maintient en l'absence de feu et de régénération par graine pendant encore une longue période de temps, le processus d'uniformisation des sols aura tendance à être inversé. En effet, les sols se différencient lorsqu'ils sont en interaction prolongée avec un type de végétation donné (lichen *versus* épinette).

## Conclusion

On peut affirmer que la forêt présente la structure d'une forêt ancienne et qu'elle est en équilibre avec les conditions actuelles en l'absence de feu puisqu'elle se maintient depuis 950 ans grâce au marcottage. La disposition du couvert végétal a d'ailleurs connu peu de changement depuis ce temps étant donné que ce mode de multiplication est favorisé. La persistance de la forêt est liée à des facteurs climatiques influençant la fréquence des feux, à des facteurs biotiques tels la présence de combustible et l'absence de régénération par graine, et à des facteurs stochastiques comme la probabilité d'ignition par la foudre. Or, l'avenir de cette forêt est incertain puisque si elle était détruite par un feu, les conditions climatiques actuelles ne permettraient pas sa régénération. L'impact des changements climatiques sur les forêts anciennes de la limite des arbres est également inconnu. Ces changements pourraient agir sur les principaux facteurs structurant ces écosystèmes, c'est-à-dire la régénération par graine, la fréquence des feux dans la région et les pathogènes.

## Bibliographie

- Anselin L. et The Regents of the University of Illinois. 2004. *Geoda 0.9.5-i5*. University of Illinois, Illinois, U.S.A.
- Antos, J. A. et R. Parish. 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia* **130**: 126-135.
- Arseneault, D. et S. Payette. 1992. A postfire shift from lichen spruce to lichen tundra vegetation at tree line. *Ecology* **73**: 1067-1081.
- Arseneault, D. et S. Payette. 1998. Chronologie des cernes pâles de l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) au Québec subarctique: de 706 à 1675 ap. J.-C. *Géographie physique et Quaternaire* **52**: 1-8.
- Bhiry, N., S. Payette et E. C. Robert. 2007. Peatland development at the arctic tree line (Québec, Canada) influenced by flooding and permafrost. *Quaternary Research* **67**: 426-437.
- Black, R. A. et L. C. Bliss. 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill.) B.S.P., at tree line near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Ecological Monographs* **50**: 331-354.
- Brown, J. L. 1977. Perturbation of soil horizons by windfall : Impact on pedogenesis. *Canadian Journal of Soil Science* **57**: 173-186.
- Brown, J. L. 1979. Systematic study of variability of podzolic soil along a trench in maple grove with yellow birch. *Canadian Journal of Soil Science* **59**: 131-146.
- Buurman, P. et A. G. Jongmans. 2005. Podzolisation and soil organic matter dynamics. *Geoderma* **125**: 71-83.
- Clinton, B. D. et C. R. Baker. 2000. Catastrophic windthrow in the southern Appalachians: characteristics of pits and mounds and initial vegetation responses. *Forest Ecology and Management* **126**: 51-60.
- Delwaide, A., L. Filion et S. Payette. 1991. Spatiotemporal distribution of light rings in sub-arctic black spruce, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* **21**: 1828-1832.
- Despots, M. et S. Payette. 1993. The Holocene dynamics of jack pine at its northern range limit in Québec. *Journal of Ecology* **81**: 719-727.
- Duchesne, L. C. 1994. Defining Canada old-growth forests : problems and solutions. *Forestry Chronicle* **70**: 739-744.
- Environnement Canada. 2004. Normales climatiques.  
[http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate\\_normals/index\\_f.htm](http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.htm)
- Faegri, K. et J. Iversen. 1989. *Textbook of pollen analysis*, 4th ed., révisée par K. Faegri, P.E. Kaland, et K. Krzywinski. John Wiley & Sons, Chichester.
- Filion, L. et S. Payette. 1976. La dynamique de l'enneigement en région hémis-arctique, Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec. *Cahiers de Géographie de Québec* **20**: 275-302.
- Filion, L. 1984a. A relationship between dunes, fire and climate recorded in the Holocene deposits of Québec. *Nature* **309**: 543-546.
- Filion, L. 1984b. Analyse macrofossile et pollinique de paléosols de dunes en Hudsonie, Québec nordique. *Géographie physique et Quaternaire* **38**: 113-122.
- Filion, L., S. Payette, L. Gauthier et Y. Boutin. 1986. Light rings in sub-arctic conifers as a dendrochronological tool. *Quaternary Research* **26**: 272-279.
- Foster, D. R., D. A. Orwig et J. S. McLachlan. 1996. Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 419-424.

- Gajewski, K., S. Payette et J. C. Ritchie. 1993. Holocene vegetation history at the boreal forest - shrub-tundra transition in north-western Québec. *Journal of Ecology* **81**: 433-443.
- Groupe de travail sur la classification des sols. 2002. *Le système canadien de classification des sols* (3<sup>ième</sup> édition). Agriculture et Agroalimentaire Canada Publication 1646, Ottawa, Ontario.
- Hansen, B. C. S. 1995. Conifer stomate analysis as a paleoecological tool : An example from the Hudson-Bay Lowlands. *Canadian Journal of Botany* **73**: 244-252.
- Harcombe, P. A. 1987. Tree life-tables. *BioScience* **37**: 557-568.
- Helms, J. A. 2004. Old-growth: What is it? *Journal of Forestry* **102**: 8-12.
- Hett J.M. et L.O. Loucks. 1976. Age Structure Models of Balsam Fir and Eastern Hemlock. *Journal of Ecology* **64**: 1029-1044.
- Holtmeier, F. K. et G. Broll. 1992. The influence of tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest alpine tundra ecotone on Niwot Ridge, Colorado Front Range, USA. *Arctic and Alpine Research* **24**: 216-228.
- Kneeshaw, D. et S. Gauthier. 2003. Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environmental Reviews* **11**: S99-S114.
- Laberge, M. J., S. Payette et N. Pitre. 2001. Development of stunted black spruce (*Picea mariana*) clones in the subarctic environment: A dendro-architectural analysis. *Écoscience* **8**: 489-498.
- Laberge, M.-J. 1998. Dynamique spatio-temporelle des clones prostrés d'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) au Québec subarctique. Thèse Ph. D. Université Laval, Québec.
- Lavoie, C. et S. Payette. 1992. Black spruce growth forms as a record of a changing winter environment at treeline, Québec, Canada. *Arctic and Alpine Research* **24**: 40-49.
- Lilja, S., T. Wallenius et T. Kuuluvainen. 2006. Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. *Écoscience* **13**: 181-192.
- Lorimer, C. G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* **61**: 1169-1184.
- Lutz, H. J. 1940. Disturbance of forest soil resulting from uprooting of trees. *School of Forestry Bulletin* 45. Yale University, United States, pp. 1-53.
- MacBeth division de Kollmorgen Instruments Corporation. 1994. *Munsell Soil Color Charts*. Édition 1994. Baltimore, MD.
- MapInfo Corporation. 2005. *MapInfo Professionnal*, Version 8.0. New-York, États-Unis.
- McKeague, J. A. 1978. *Manual of soil sampling and methods of analysis*, 2<sup>ième</sup> édition. Canadian Soil Survey Committee. Canadian Society of Soil Science, Ottawa, Ontario.
- Mokma, D. L., M. Yli-Halla et K. Lindqvist. 2004. Podzol formation in sandy soils of Finland. *Geoderma* **120**: 259-272.
- Moore, T. R. 1978. Soil formation in northeastern Canada. *Annals of the Association of American Geographers* **68**: 518-534.
- Mueller-Dombois, D. et H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons, New York, USA. 570 pp.
- Northwood Technologies Inc. et Marconi Mobile Limited. 2001. *Vertical Mapper*, Version 3.0. Spatial Analysis and Display Software.

- Ohlson, M. et E. Tryterud. 2000. Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *Holocene* **10**: 519-525.
- Oliver, C. D. et B. C. Larson. 1996. *Forest stand dynamics*. John Wiley and Sons, New York, USA. 520 pp.
- Payette, S. 1974. Classification écologique des formes de croissance de *Picea glauca* (Moench) Voss et de *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. en milieux subarctiques et subalpins. *Naturaliste canadien* **101**: 893-903.
- Payette, S. 1983. The forest tundra and present tree-lines of the northern Québec-Labrador peninsula. *Tree-line Ecology. Proceeding of Northern Québec Tree-line Conference* (éds P. Morisset et S. Payette) *Nordicana* **47**: 3-23.
- Payette, S., L. Filion, L. Gauthier et Y. Boutin. 1985. Secular climate change in old-growth tree-line vegetation of northern Québec. *Nature* **315**: 135-138.
- Payette, S. et R. Gagnon. 1985. Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra of Québec. *Nature* **313**: 570-572.
- Payette, S., L. Filion, A. Delwaide et C. Begin. 1989a. Reconstruction of tree-line vegetation response to long-term climate change. *Nature* **341**: 429-431.
- Payette, S., C. Morneau, L. Sirois et M. Despons. 1989b. Recent fire history of the northern Québec biomes. *Ecology* **70**: 656-673.
- Payette, S., L. Filion et A. Delwaide. 1990. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantare Ecological Reserve, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* **20**: 1228-1241.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Pages 144-169 in H. H. Shugart, R. Leemans, and G. B. Bonan, (Eds.). *A systems analysis of the boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Payette, S. 1993. The range limit of boreal tree species in Québec-Labrador: an ecological and paleoecological interpretation. *Review of Palaeobotany and Palynology* **79**: 7-30.
- Payette, S. et L. Filion. 1993. Origin and significance of sub-arctic patchy podzolic soils and paleosols. *Arctic and Alpine Research* **25**: 267-276.
- Payette, S., L. Filion et A. Delwaide. 2008. Spatially explicit fire-climate history of the boreal forest-tundra (Eastern Canada) over the last 2000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B-Biological Sciences* **363**: 2301-2316.
- Pereg, D. et S. Payette. 1998. Development of black spruce growth forms at treeline. *Plant Ecology* **138**: 137-147.
- Rouvinen, S. et J. Kouki. 2008. The natural northern European boreal forests: Unifying the concepts, terminologies, and their application. *Silva Fennica* **42**: 135-146.
- Sirois, L. 1993. Impact of fire on *Picea mariana* and *Pinus banksiana* seedlings in sub-arctic lichen woodlands. *Journal of Vegetation Science* **4**: 795-802.
- Stephens, E. P. 1956. The uprooting of trees: a forest process. *Soil Science Society of America Proceedings* **20**: 113-116.
- Stuiver, M. et Reimer, P.J. 1993. Extended <sup>14</sup>C database and revised CALIB radiocarbon program. *Radiocarbon* **35**: 215-230.
- Talon, B., S. Payette, L. Filion et A. Delwaide. 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.
- Tedrow, J. C. F., J. V. Drew, D. E. Hill et L. A. Douglas. 1958. Major genetic soils of the arctic slope of Alaska. *Journal of Soil Science* **9**: 33-45.
- Thériault M. 2006. *MapStat, spatial statistics for MapInfo*, Version 2.01.

- Ugolini, F. C., R. E. Reanier, G. H. Rau et J. I. Hedges. 1981. Pedological, isotopic, and geochemical investigations of the soils at the boreal forest and alpine tundra transition in northern Alaska. *Soil Science* **131**: 359-374.
- Viereck, L. A. et W. F. Johnston. 1990. Black Spruce (*Picea mariana* [Mill.] B. S. P.). in R. M. Burns and B. H. Honkala, (Eds.). *Silvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods*. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. pp 877.
- Vincent, A. B. 1965. Black spruce : A review of its silvics, ecology and silviculture. Publication 1100. Canadian Department of Forestry, Ottawa, Canada.
- World Reference Base for Soil Resources (WRB). 2006. *A framework for international classification, correlation and communication* (6<sup>ème</sup> édition). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, Italie.

## Annexes

**Tableau 2.** Âges  $^{14}\text{C}$  et âges étalonnées des échantillons de charbon provenant de la surface du sol et des carottes de sol minéral.

Provenance	No. d'échantillon	No. de laboratoire	No. de laboratoire de l'Université Laval	Matière datée	Âge $^{14}\text{C}$ (BP)	Intervalle étalonné (étal. BP)	Âge étalonné (étal. BP) 2 sigmas	Probabilité
Surface du sol minéral	W22	UCIAMS-37107	ULGAS-1036 ULA-370	charbon	965 ± 15	867 - 825 929 - 899	846 914	0,438 0,436
	P26	UCIAMS-37115	ULGAS-1047 ULA-376	charbon	1220 ± 15	1181 - 1071	1126	0,912
	P10	UCIAMS-37105	ULGAS-1031 ULA-368	charbon	1310 ± 15	1290 - 1237	1264	0,774
	G38	UCIAMS-37110	ULGAS-1041 ULA-373	charbon	1375 ± 15	1316 - 1276	1296	0,998
	N18	UCIAMS-37116	ULGAS-1049 ULA-377	charbon	1385 ± 15	1315 - 1283	1299	0,995
	L34	UCIAMS-37111	ULGAS-1043 ULA-374	charbon	1410 ± 15	1339 - 1294	1317	1
	W14	UCIAMS-37117	ULGAS-1052 ULA-378	charbon	1430 ± 15	1348 - 1300	1324	1
	K6	UCIAMS-37108	ULGAS-1037 ULA-371	charbon	1605 ± 15	1473 - 1416 1538 - 1481	1445 1510	0,539 0,461
	DD1	UCIAMS-37106	ULGAS-1033 ULA-369	charbon	1630 ± 15	1565 - 1509	1537	0,874
	J30	UCIAMS-37114	ULGAS-1046 ULA-375	charbon	1710 ± 15	1633 - 1558 1693 - 1650	1596 1672	0,681 0,319
Carotte de sol minéral	L3-R3-1	UCIAMS-36805	ULGAS-975 ULA-345	charbon	1020 ± 15	924 - 959	942	1
	L2-R4-30	UCIAMS-36804	ULGAS-973 ULA-344	charbon	2420 ± 15	2356 - 2488	2422	0,973
	L2-R4-32	UCIAMS-36803	ULGAS-971 ULA-343	charbon	2430 ± 15	2358 - 2492	2425	0,863
	L3-R2-3	UCIAMS-36806	ULGAS-977 ULA-346	charbon	2465 ± 15	2633 - 2704 2455 - 2552 2556 - 2618	2669 2504 2587	0,380 0,363 0,213
	L3-R2-1	UCIAMS-36807	ULGAS-979 ULA-347	charbon	2605	2731 - 2756	2744	1

**Tableau 3.** Âges  $^{14}\text{C}$  et âges étalonnées des échantillons de charbon et de matière organique provenant d'horizons organiques (Hb) enfouis.

Provenance	No. d'échantillon	No. de laboratoire	No. de laboratoire de l'Université Laval	Matière datée	Âge $^{14}\text{C}$ (BP)	Intervalle étalonné (étal. BP)	Âge étalonné (étal. BP) 2 sigmas	Probabilité
Horizons organiques enfouis	Hb N38	UCIAMS-35986	ULGAS-914 ULA-316	charbon	1005 ± 20	908 - 962	935	0,971
	Hb G2	UCIAMS-36801	ULGAS-964 ULA-341	charbon	1060 ± 15	931 - 980	956	0,948
	pt 3 Hb1	UCIAMS-35980	ULGAS-899 ULA-310	charbon	1130 ± 20	969 - 1070	1020	1
	Hb BB9	UCIAMS-35979	ULGAS-896 ULA-309	charbon	1370 ± 20	1275 - 1311	1293	1
	Hb R6	UCIAMS-35993	ULGAS-931 ULA-323	charbon	1415 ± 15	1296 - 1341	1319	1
	Hb Z4	UCIAMS-37109	ULGAS-1040 ULA-372	charbon	1440 ± 15	1357 - 1301	1329	1,000
	Hb O6	UCIAMS-36800	ULGAS-962 ULA-340	charbon	1550 ± 15	1455 - 1518 1390 - 1447	1487 1419	0,603 0,397
	Hb U1	UCIAMS-36014	ULGAS-954 ULA-339	charbon	1615 ± 15	1485 - 1548	1517	0,603
	Hb G34	UCIAMS-35987	ULGAS-916 ULA-317	charbon	1660 ± 20	1523 - 1613	1568	1,000
	Hb AA38	UCIAMS-35985	ULGAS-913 ULA-315	charbon	1765 ± 20	1609 - 1732	1671	1
	Hb F34	UCIAMS-35988	ULGAS-922 ULA-318	charbon	1890 ± 20	1809 - 1887	1848	0,927
	Hb I 10	UCIAMS-35990	ULGAS-925 ULA-320	charbon	1905 ± 20	1817 - 1897	1857	0,999
	Hb Y30	UCIAMS-35989	ULGAS-924 ULA-319	charbon	2140 ± 20	2044 - 2157	2101	0,856
	Hb P8	UCIAMS-35992	ULGAS-929 ULA-322	charbon	2370 ± 20	2342 - 2376	2359	0,604
Hb EE8	UCIAMS-35991	ULGAS-927 ULA-321	charbon	2410 ± 20	2352 - 2488	2420	0,959	
Paléosols	Hb R30	UCIAMS-35977	ULGAS-892 ULA-307	matière organique enfouie	210 ± 20	148 - 188 269 - 301	168 285	0,498 0,343
	pt 2 Hb	UCIAMS-39569	ULGAS-1156 ULA-426	matière organique enfouie	2080 ± 15	2071 - 1996	2034	0,737
	pt 3 Hb2	UCIAMS-35978	ULGAS-894 ULA-308	matière organique enfouie	2485 ± 20	2470 - 2622 2628 - 2713	2546 2671	0,692 0,308
	26-06-07 #7 Hb	UCIAMS-39570	ULGAS-1158 ULA-427	matière organique enfouie	2570 ± 15	2748 - 2714	2731	0,980
26-06-07 #3 Hb	UCIAMS-39568	ULGAS-1155 ULA-425	matière organique enfouie	3805 ± 15	4240 - 4148	4194	0,982	



**Tableau 4.** Description des horizons organiques des profils analysés. Les numéros 1 à 4 réfèrent à la position des pédons à la Figure 5 (1 : sous lichen ; 2 : sous épinettes mortes ; 3 : sous épinettes vivantes ; 4 : sous épinettes vivantes avec paléosols ; P1 correspond au profil sans paléosol et P2 correspond au profil avec présence de paléosols). Limite : A = abrupte ; G = graduelle.

No. tranchée	Horizons	Profondeur (cm)	Épaisseur (cm)	Limite	Racines	pH eau	C (%)	N (%)	C/N	Particularités
1	L	5-3	0-2	G	-	3,76	45,08	0,6414	70,28	
	F	3-2	0-1	A	-	3,50	47,00	1,5750	29,84	
	H	2-0	1-2	A	-	3,47	25,35	0,9915	25,57	particules de charbon
2	L	18-10	6-8	G	oui	3,17	52,82	0,9358	56,44	
	F	10-2	7-8	G	oui	2,71	48,55	0,8209	59,14	
	H	2-0	0-2	A	oui	2,91	12,20	0,3206	38,05	discontinu
3	L	22-19	0-3	G	oui	2,97	49,92	1,0960	45,55	mousse
	F	19-3	2-16	A	oui	2,74	50,11	1,1030	45,43	lamellaire
	H	3-0	0,5-3	A	oui	2,83	20,86	0,4864	42,89	
4 (P1)	L	14,5-9,5	2-5	-	-	3,75	40,28	0,7825	51,48	
	F	9,5-1,5	7-8	-	-	3,15	49,74	0,9476	52,49	lamellaire
	H	1,5-0	0,5-1,5	-	-	3,03	24,29	0,6178	39,32	charbon
4 (P2)	L	17-9	6-8	-	-	3,31	50,07	0,6405	78,17	lichen+mousse
	F	9-1	4-8	-	-	2,81	50,55	1,0180	49,66	
	H	1-0	0,5-1	-	-	2,90	20,45	0,4992	40,97	charbon

**Tableau 5.** Caractéristiques physiques des profils de sol des tranchées 1 à 3. (poly. = polyédrique ; gran.= granulaire ; parti.= particulaire ; sl = sable loameux ; ls = loam sableux ; lli = loam limoneux)

No. tranchée	Classification du sol	Couvert végétal	Horizons	Profondeur (cm)	Épaisseur (cm)	Limite de l'horizon	Structure	Racines	Couleur		Granulométrie (%)				Remarques
									sec	humide	sable	limon	argile	Texture	
1	Brunisol dystrique éluviié	Lichen	Ae	0-4	2-4	A	poly.-gran.	oui	10 YR 6/1	10 YR 5/2	82,2	14,6	3,3	sl	
			Bm <sub>1</sub>	4-15	0-11	A	gran.	oui	10 YR 6/3	7.5 YR 4/3	78,4	20,1	1,5	sl	Discontinu
			Bm <sub>2</sub>	15-27	2-12	A	gran. à poly.	oui	7.5 YR 4/4	7.5 YR 3/2	72,4	24,0	3,6	ls	
			Bm <sub>3</sub>	27-37	9-10	G	gran. à poly.	oui	10 YR 5/3	10 YR 3/3	69,1	29,0	1,9	ls	
			C	37 et +	-	-	gran.	oui	10 YR 6/3	7.5 YR4/3	71,3	25,1	3,6	ls	
2	Brunisol dystrique éluviié)	Épinettes mortes	Ae	0-9	1-9	A	gran. parti.	oui	10 YR 7/1	10 YR 4/1	72,9	23,6	3,5	ls	
			Bm <sub>1</sub>	9-17	0-8	G	gran. parti.	oui	10 YR 5/2	10 YR 3/2	72,5	23,7	3,9	ls	
			Bfj	17-57	0-40	G	gran. parti.	peu	10 YR 3/4	10 YR 2/2	72,8	21,4	5,8	ls	
			Bm <sub>2</sub>	57-103	13-46	G	gran.	très peu	10 YR 5/4	10 YR 2/3	69,5	26,4	4,1	ls	
			Bm <sub>3</sub>	103-114	0-11	G	poly.	non	10 YR 6/3	10 YR 3/2	65,0	30,4	4,6	ls	
C	114-120	0-6	A	poly.	non	2.5 Y 6/2	2.5 Y 3/3	35,5	61,7	2,8	lli				
3	Brunisol dystrique éluviié	Épinettes vivantes	Ae	0-3	2-3	A	poly.	oui	7.5 YR 7/1	5 YR 5/1	68,4	27,8	3,8	ls	Peu profond (~ 30 cm)
			Bm	3-6	0-3	A	poly.-gran.	oui	10 YR 4/3	10 YR 2/3	77,3	19,7	3,0	sl	
			Bfj	6-10	0-4	G	poly.-gran.	oui	10 YR 3/3	7.5 YR 2/3	75,0	18,7	6,3	ls	
			C	10-12	0,5-2	A	poly.	oui	10 YR 6/3	10 YR 3/3	37,5	59,1	3,4	lli	

**Tableau 6.** Caractéristiques physiques des profils de sol de la tranchée 4 creusée sous des épinettes vivantes. P1 correspond au profil sans paléosol et P2 correspond au profil avec présence de paléosols. (gran.= granulaire ; parti.= particulaire ; sl = sable loameux ; ls = loam sableux)

No. tranchée	Classification du sol	Couvert végétal	Horizons	Profondeur (cm)	Épaisseur (cm)	Limite de l'horizon	Structure	Racines	Couleur		Granulométrie (%)				Remarques
									sec	humide	sable	limon	argile	Texture	
4 (P1)	Podzol humo-ferrique	Épinettes vivantes	Ae	0-5	3-5	G	gran. - parti.	-	7.5YR 7/1.5	7.5 YR 4/1	75,6	21,6	2,8	sl	
			Ae/Bf	5-17	4-12	G	gran. - parti.	-	10 YR 5/2	10 YR 3/2	74,6	23,3	2,1	sl	
			Bf	17-35	10-18	A	parti.	-	7.5 YR 3/3	7.5YR 1.7/1	70,7	23,3	6,0	ls	Concrétions
			Bfj	35-65	22-30	G	parti.	-	10 YR 5/4	10 YR 3/3	73,4	24,0	2,6	sl	
			C	65 et +	-	-	parti.	-	2.5 Y 6/2	2.5 Y 4/2	70,2	27,2	2,6	ls	
4 (P2)	Brunisol dystrique éluvié		Ae	0-4	1-4	G	gran.	-	7.5 YR 6/1	10 YR 5/1	75,0	22,2	2,8	sl	
			Bm <sub>1</sub>	4-14	5-10	G	gran.	-	10 YR 4/3	5 YR 3/2	78,8	18,4	2,8	sl	En plaques
			Bfj	14-29	15	G	gran.	-	7.5 YR 3/4	5 YR 2/4	78,1	16,1	5,8	sl	
			Bm <sub>2</sub>	29-43	14	G	gran.	-	10 YR 4/4	7.5 YR 3/4	71,7	24,5	3,8	ls	
			Aeb	66-72	0-6	G	parti.	-	10YR 6/2.5	10 YR 3/3	76,7	21,7	1,6	sl	
		Bmb <sub>1</sub>	72-78	3-6	G	parti.	-	10 YR 5/4	10 YR 3/2	71,8	24,6	3,6	ls		
		Bfjb	78-92	0-14	G	parti.	-	10 YR 4/4	10 YR 2/3	72,4	24,2	3,4	ls		
		Bmb <sub>2</sub>	92-112	8-20	G	parti.	-	10 YR 5/3	10 YR 3/3	74,5	22,3	3,1	sl		
Cb	112 et +	-	-	parti.	-	10 YR 6/2	10 YR 3/2	78,9	19,5	1,6	sl				

**Tableau 7.** Caractéristiques chimiques des profils de sol des tranchées 1 à 3.

No. tranchée	Horizons	pH eau	pH CaCl <sub>2</sub>	C (%)	N (%)	C/N	Fe (%)				Al (%)			% (Fe+Al) <sub>pyro</sub>	C/Fe <sub>pyro</sub>	(Fe+Al) <sub>pyro/argile</sub>	Ca (%)	Na (%)	Mg (%)	K (%)	Saturation en bases (%)	CEC (m <sub>eq</sub> /100g)
							Pyro	Oxa	Dith	Tot	Pyro	Oxa	Dith									
1	Ae	3,79	3,72	0,249	0,290	0,860	0,012	0,062	0,034	-	0,021	0,020	0,021	0,032	21,670	0,076	2,419	1,974	3,414	1,715	9,521	1,447
	Bm <sub>1</sub>	4,21	4,09	0,222	0,227	0,981	0,091	0,161	0,159	0,683	0,052	0,056	0,047	0,143	2,434	0,148	0,949	2,269	0,937	1,238	5,392	1,757
	Bm <sub>2</sub>	3,99	4,06	0,631	0,238	2,651	0,088	0,127	0,114	0,694	0,136	0,132	0,118	0,224	7,185	0,175	3,409	0,962	1,036	0,400	5,808	3,178
	Bm <sub>3</sub>	4,20	4,23	0,352	0,229	1,536	0,036	0,107	0,072	0,625	0,104	0,103	0,085	0,140	9,778	0,185	8,254	0,000	1,874	0,446	10,575	1,757
	C	4,45	4,41	0,076	0,219	0,347	0,017	0,122	0,065	0,674	0,072	0,069	0,052	0,089	4,606	0,021	18,216	1,353	5,622	3,222	28,414	0,439
2	Ae	3,27	3,21	0,509	0,231	2,201	0,021	-	-	-	0,027	-	-	0,048	23,934	0,145	2,815	2,224	4,634	1,590	11,263	1,421
	Bm <sub>1</sub>	3,22	3,36	0,799	0,242	3,295	0,090	-	-	0,770	0,055	-	-	0,145	8,874	0,205	6,661	0,718	4,138	0,486	12,003	3,978
	Bfj	3,64	3,97	1,607	0,269	5,983	0,216	-	-	0,824	0,288	-	-	0,504	7,431	0,277	4,606	0,182	2,475	0,102	7,365	8,758
	Bm <sub>2</sub>	3,98	4,25	0,780	0,239	3,262	0,084	-	-	0,706	0,205	-	-	0,288	9,345	0,190	4,532	0,288	1,815	0,192	6,827	4,082
	Bm <sub>3</sub>	4,02	4,34	0,496	0,232	2,138	0,080	-	-	0,737	0,150	-	-	0,229	6,223	0,108	7,331	0,000	2,534	0,259	10,124	2,273
C	4,13	4,41	0,492	0,234	2,105	0,061	-	-	0,878	0,138	-	-	0,198	8,126	0,176	8,336	1,065	2,506	0,363	12,271	2,299	
3	Ae	3,38	3,38	0,841	0,236	3,560	0,031	-	-	-	0,021	-	-	0,052	26,906	0,221	4,963	0,922	4,902	1,431	12,218	2,687
	Bm	3,92	3,98	1,036	0,252	4,108	0,122	-	-	0,771	0,134	-	-	0,256	8,527	0,345	4,222	0,273	1,835	0,216	6,546	4,934
	Bfj	3,67	3,83	2,389	0,296	8,076	0,314	-	-	0,773	0,272	-	-	0,586	7,602	0,379	2,668	0,245	0,819	0,139	3,871	11,057
	C	4,05	4,32	0,991	0,265	0,166	0,267	-	-	0,831	0,101	-	-	3,744	9,791	0,292	9,086	1,253	3,451	0,778	14,569	3,100

**Tableau 8.** Caractéristiques chimiques des profils de sol de la tranchée 4 creusée sous des épinettes vivantes. P1 correspond au profil sans paléosol et P2 correspond au profil avec présence de paléosols.

No. tranchée	Horizons	pH eau	pH CaCl <sub>2</sub>	C (%)	N (%)	C/N	Fe (%)				Al (%)			% (Fe+Al) <sub>pyro</sub>	C/Fe <sub>pyro</sub>	(Fe+Al) <sub>pyro/argile</sub>	Ca (%)	Na (%)	Mg (%)	K (%)	Saturation en bases (%)	CEC (m <sub>eq</sub> /100g)
							Pyro	Oxa	Dith	Tot	Pyro	Oxa	Dith									
4 (P1)	Ae	3,19	2,99	0,417	0,239	1,747	0,014	0,048	0,029	-	0,018	0,013	0,010	0,032	29,270	0,149	10,023	1,242	8,913	2,098	22,276	1,447
	Ae/Bf	3,21	3,22	0,457	0,236	1,935	0,078	0,095	0,104	0,848	0,051	0,038	0,028	0,129	5,877	0,218	2,903	0,780	2,867	0,749	7,300	2,583
	Bf	3,50	3,69	2,256	0,281	8,017	0,283	0,266	0,321	0,825	0,382	0,336	0,359	0,665	7,972	0,376	2,008	0,109	0,815	0,198	3,131	12,116
	Bfj	3,85	4,10	0,585	0,236	2,479	0,078	0,127	0,120	0,760	0,198	0,188	0,168	0,276	7,475	0,225	3,652	0,148	1,202	0,548	5,550	2,738
	C	3,97	4,30	0,142	0,224	0,635	0,021	0,065	0,060	0,841	0,078	0,078	0,055	0,099	6,696	0,055	8,117	0,688	2,741	2,491	14,036	0,801
4 (P2)	Ae	3,26	3,14	0,418	0,237	1,763	0,015	-	-	-	0,018	-	-	0,032	28,848	0,149	6,855	1,858	6,472	1,831	17,015	1,653
	Bm <sub>1</sub>	3,18	3,33	0,649	0,246	2,641	0,133	-	-	0,800	0,064	-	-	0,197	4,872	0,232	2,151	0,151	2,781	0,453	5,536	3,255
	Bfj	3,33	3,72	1,786	0,263	6,793	0,193	-	-	0,674	0,271	-	-	0,464	9,254	0,308	1,206	0,155	0,604	0,154	2,120	9,533
	Bm <sub>2</sub>	3,59	3,98	1,119	0,246	4,549	0,127	-	-	0,933	0,223	-	-	0,350	8,846	0,294	2,688	0,240	0,708	0,277	3,913	4,650
	Aeb	3,88	4,01	0,422	0,231	1,826	0,074	-	-	-	0,110	-	-	0,183	5,744	0,264	3,510	0,099	1,406	0,432	5,447	1,757
	Bmb <sub>1</sub>	3,86	3,99	0,668	0,234	2,851	0,129	-	-	0,696	0,184	-	-	0,313	5,179	0,186	2,671	0,272	1,218	0,202	4,362	4,056
	Bfjb	3,98	3,96	1,222	0,250	4,892	0,157	-	-	0,701	0,337	-	-	0,493	7,796	0,359	3,029	0,329	1,247	0,162	4,768	5,942
	Bmb <sub>2</sub>	4,05	4,07	0,430	0,229	1,875	0,050	-	-	0,728	0,143	-	-	0,193	8,590	0,139	13,472	3,746	1,874	1,514	20,606	1,757
Cb	4,15	4,22	0,167	0,222	0,753	0,026	-	-	0,760	0,080	-	-	0,106	6,545	0,104	15,836	0,000	2,896	1,100	19,832	0,853	